



HAL
open science

Effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville chez les adultes jeunes et âgés.

Matthieu P. Boisgontier

► To cite this version:

Matthieu P. Boisgontier. Effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville chez les adultes jeunes et âgés.. Neurosciences. Université de Grenoble, 2012. Français. NNT : . tel-00767572v1

HAL Id: tel-00767572

<https://theses.hal.science/tel-00767572v1>

Submitted on 20 Dec 2012 (v1), last revised 28 Jan 2013 (v2)

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **mouvement et comportement pour la santé et l'autonomie (MCA)**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Matthieu Pascal BOISGONTIER

Thèse dirigée par **Vincent NOUGIER** et
co-dirigée par **Alain FRANCO**

préparée au sein du **laboratoire CNRS TIMC-IMAG**
dans l'**école doctorale ingénierie pour la santé, la cognition et l'environnement (EDISCE)**

Effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville chez les adultes jeunes et âgés

Thèse soutenue publiquement le **5 juin 2012**,
devant le jury composé de :

Charalambos PAPAXANTHIS

PU, Université de Bourgogne (Rapporteur)

Jean-Jacques TEMPRADO

PU, Aix-Marseille Université (Rapporteur)

Isabelle OLIVIER

PU, Université Grenoble 1 (Examinatrice)

Nicolas FORESTIER

MCU, Université de Savoie (Examineur)

Denis MOTTET

PU, Université Montpellier 1 (Examineur)

Vincent NOUGIER

PU, Université Grenoble 1 (Directeur)

Alain FRANCO

PU-PH, Université de Nice – Sophia Antipolis (Co-directeur)



A Jeannine Kpee,

Tu me manques Manie.

Financement

Cette thèse a été financée par une allocation de recherche du cluster
Handicap Vieillesse Neurosciences de la Région Rhône-Alpes.

Résumé

Comme l'indiquent les divergences observées dans la littérature, la question de l'existence d'une modification du contrôle proprioceptif du mouvement au cours du vieillissement physiologique de l'adulte fait encore débat. Pour mieux comprendre ces divergences, trois études ont été réalisées afin de tester les effets de contraintes d'origines musculaire, attentionnelle et temporelle sur le contrôle proprioceptif du mouvement. La tâche commune à ces trois études était une tâche d'estimation active directe controlatérale de la position de la cheville. Les effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur les performances de contrôle proprioceptif ont été respectivement testés dans les conditions de fatigue et non fatigue, de simple et double tâche, et de vitesses libre et rapide. Pour évaluer la performance de contrôle proprioceptif, les erreurs totale, variable et constante ainsi que des variables temporelles et cinématiques ont été analysées. Chez les participants jeunes, les résultats de la première étude ont montré que la fatigue musculaire altère la performance d'estimation de position lorsque la cheville de référence est maintenue activement en position mais pas lorsqu'elle est maintenue passivement. Afin d'éviter de confondre un effet de la fatigue musculaire éventuellement induite par la répétition de la tâche d'estimation de position, les deuxième et troisième études ont été réalisées avec la référence maintenue passivement en position. Les résultats de ces deux études ont montré qu'en l'absence de contraintes cognitive et temporelle, la performance de positionnement final dans la tâche proprioceptive est comparable entre les adultes jeunes et âgés. Cependant, la stratégie utilisée pour atteindre cette position est

différente selon l'âge. Les résultats ont également montré que l'adjonction d'une contrainte cognitive ou temporelle produit une dégradation de la performance de contrôle proprioceptif des adultes âgés par rapport aux adultes jeunes. Dans l'ensemble, ces résultats montrent que la capacité des adultes âgés à résoudre les problèmes posés par les contraintes environnementales est inférieure à celle des adultes jeunes et mettent en évidence la modification de contrôle proprioceptif du mouvement qui s'opère au cours du vieillissement physiologique.

Mots-clés : Contrôle moteur ; Proprioception ; Vieillissement

Abstract

As outlined by strong and unexplained discrepancies in the literature, whether proprioceptive control of movement is altered in physiological adult ageing is still under debate. In an attempt to unify these previous results, the three studies of the present thesis proposed to test the effects of muscle, attentional and temporal stresses on the proprioceptive control of movement, respectively. The common task of these three studies was an ankle contralateral concurrent matching task. To test the effects of muscle, cognitive and temporal stresses on the proprioceptive control performance of older and young adults, participants performed the matching task in fatigue and no-fatigue, single and dual task, and self-paced and fast speed conditions, respectively. To assess participants' proprioceptive performance, error, temporal and kinematic variables were analysed. The results of the first study showed that performance in the matching task was altered by muscle fatigue only when the reference was actively maintained. To avoid confounding fatigue effects with other effects, the second and third studies assessed the matching task with a reference passively maintained. The results of these studies first showed that end-point performance in the matching task was similar in young and older adults in the absence of cognitive and temporal stress. However, the strategies the participants used to reach the end-point position were different in young and older adults. Second, the addition of a cognitive or temporal stress degraded the proprioceptive control performance in older adults as compared to the young ones. Taken together, these results emphasize a decreased resilience to stressors in older adults as

compared to young ones and highlight the age-related alteration in proprioceptive control of movement.

Key-words: Motor control; Proprioception; Ageing

Remerciements

Ces remerciements s'adressent tout d'abord à mon directeur de thèse, Vincent Nougier. Un merci très sincère pour ta disponibilité, pour la qualité de tes conseils, pour tes incitations à toujours faire plus, pour les innombrables relectures que tu as dû faire de mes différentes productions et enfin, le dernier merci, mais non des moindres, pour la liberté que tu m'as laissée, tout en me dirigeant malicieusement. Je tiens également à remercier Alain Franco, co-directeur de ma thèse, pour avoir orienté mes réflexions dans les bonnes directions.

Un merci respectueux et reconnaissant aux membres du jury pour avoir accepté d'expertiser mon travail.

Un merci chaleureux à toutes celles et tous ceux, plus jeunes et moins jeunes, qui ont si gentiment accepté de se porter volontaires pour pédaler.

Un merci évident à Isabelle Olivier tant pour le soutien qu'elle m'a apporté que pour la dynamique qu'elle impulse au sein de l'équipe Santé Plasticité Motricité.

Un merci reconnaissant à Olivier Chenu pour avoir pris le temps de programmer et débbugger le matériel.

Je remercie amicalement toutes les personnes que j'ai côtoyées de près ou de loin au troisième étage du bâtiment Jean Roget et qui ont participé, chacune à leur manière, à ce que ces années de recherches portent leurs fruits. Un merci

particulier à Bastien Moineau et Guillaume Barbieri pour cette ambiance à la fois studieuse et complice.

Merci aux organismes qui ont soutenu ce projet de recherche sur le plan financier, logistique ou administratif : le cluster de recherche Handicap Vieillessement Neurosciences de la Région Rhône-Alpes, le laboratoire TIMC-IMAG, l'Université de Grenoble, l'école doctorale EDISCE, les départements STAPS de l'Université Joseph Fourier et de l'Université de Savoie, l'Association Posture et Equilibre, l'association Mieux vieillir chez soi à La Tronche.

Un dernier merci à Magali pour être indulgente et compréhensive quant au partage injuste qui s'opère entre mon temps passé avec elle et mon temps passé au labo.

Merci à toutes et tous.

Sommaire



Sommaire

| | |
|--|------------|
| Résumé..... | V |
| Abstract | VII |
| Remerciements | IX |
| Préambule | 3 |
| 1. CADRE THÉORIQUE | 9 |
| 1.1. Proprioception et contrôle proprioceptif..... | 9 |
| 1.1.1. Proprioception | 9 |
| 1.1.2. Propriocepteurs | 9 |
| 1.1.3. Proprioception afférente et efférente | 11 |
| 1.1.4. Contrôle proprioceptif du mouvement..... | 13 |
| 1.2. Evaluation de la proprioception et du contrôle proprioceptif | 14 |
| 1.2.1. Evaluation de la proprioception..... | 14 |
| 1.2.2. Evaluation du contrôle proprioceptif..... | 15 |
| Protocoles d'estimation d'une position articulaire mémorisée..... | 15 |
| Protocoles d'estimation directe d'une position articulaire controlatérale..... | 15 |

| | |
|---|-----------|
| 1.3. Performances de contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés | 16 |
| | |
| 1.3.1. Estimation d'une position articulaire mémorisée | 16 |
| 1.3.2. Estimation directe d'une position articulaire controlatérale | 19 |
| 1.3.3. Divergences de la littérature | 20 |
| 1.4. Contrôle proprioceptif et théorie des modèles internes | 21 |
| 1.4.1. Contrôle moteur et transformations | 21 |
| 1.4.2. Modèles internes inverses | 22 |
| 1.4.3. Modèles internes prédictifs | 23 |
| 1.4.4. Modèles internes et mouvement | 23 |
| 1.4.5. Modèles internes et adaptation | 24 |
| 1.5. Modèles internes et personnes âgées | 24 |
| 1.5.1. Variété des modèles internes et vieillissement | 24 |
| 1.5.2. Imagerie motrice | 25 |
| 1.5.3. Analyses cinématiques | 26 |
| 1.6. Effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés | 30 |
| 1.7. Effets d'une contrainte temporelle sur le contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés | 31 |
| PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE | 35 |
| 2. ÉTUDES EXPÉRIMENTALES | 39 |

| | |
|--|-----------|
| Participants | 39 |
| Matériel et installation des participants..... | 39 |
| Tâche d'estimation directe de la position de la cheville controlatérale..... | 41 |
| Variables dépendantes | 42 |
| 2.1. Effets d'une contrainte musculaire sur le contrôle proprioceptif.... | 44 |
| 2.1.1. Problématique et hypothèses | 45 |
| 2.1.2. Participants | 47 |
| 2.1.3. Méthodologie | 47 |
| Exercice Fatigant | 48 |
| 2.1.4. Résultats | 49 |
| 2.1.5. Discussion | 51 |
| Référence active | 51 |
| Référence passive..... | 52 |
| Référence active vs. référence passive..... | 53 |
| 2.1.6. Limites et perspectives | 53 |
| 2.2. Effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif..... | 55 |
| 2.2.1. Problématique et hypothèses | 56 |
| 2.2.2. Participants | 57 |
| 2.2.3. Méthodologie | 57 |
| Tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale | 57 |
| Tâche cognitive | 58 |
| Procédures | 60 |
| Variables dépendantes | 61 |

| | |
|---|-----------|
| 2.2.4. Résultats | 62 |
| Tâche d'estimation de la position articulaire | 62 |
| Tâche Cognitive..... | 66 |
| 2.2.5. Discussion | 68 |
| Simple tâche | 68 |
| Double tâche..... | 72 |
| 2.2.6. Limites et perspectives | 74 |
| 2.3. Effets d'une contrainte temporelle sur le contrôle proprioceptif | 76 |
| 2.3.1. Problématique et hypothèses | 77 |
| 2.3.2. Participants | 78 |
| 2.3.3. Méthodologie | 79 |
| Tâche de pointage proprioceptif | 79 |
| Procédures..... | 79 |
| Variables dépendantes | 80 |
| 2.3.4. Résultats | 81 |
| 2.3.5. Discussion | 88 |
| Vitesse libre..... | 89 |
| Vitesse rapide..... | 91 |
| 2.3.6. Limites et perspectives | 93 |
| 3. DISCUSSION GÉNÉRALE | 97 |
| Principaux résultats de cette thèse..... | 98 |
| Origines de l'altération du contrôle proprioceptif au cours du vieillissement . | 99 |
| Contrôle proprioceptif discret ou continu et modèles internes | 102 |

| | |
|---|------------|
| Limites de ce travail | 106 |
| Perspectives | 107 |
| Références bibliographiques..... | 113 |
| Table des Figures | 135 |
| Valorisation de la Thèse | 143 |

Préambule



Préambule

L'être humain est quotidiennement confronté à des situations plus ou moins exigeantes auxquelles il doit pouvoir s'adapter afin d'assurer son autonomie et sa sécurité. L'efficacité de cette adaptation va dépendre de la disponibilité et de la qualité des informations recueillies par les récepteurs sensoriels, de l'intégration de ces informations au niveau du système nerveux central, de l'élaboration de la réponse motrice et de la mise en œuvre de cette réponse.

Au cours du vieillissement physiologique de l'adulte, des changements s'opèrent au sein des systèmes sensoriels et moteurs. Ces changements peuvent dans certains cas provoquer une modification de la perception produite par les systèmes sensoriels et/ou du contrôle de la réponse motrice. La modification de certaines perceptions au cours du vieillissement physiologique de l'adulte ont déjà été mises en évidence comme c'est par exemple le cas pour la presbycusie, la déficience auditive liée à l'âge (Gates et Mills, 2005) ou pour la presbytie, la déficience visuelle liée à l'âge (Glasser et Campbell, 1998). Une modification du contrôle du mouvement liée à l'âge des participants a également été mise en évidence (e.g., Rey-Robert et coll., 2012 ; Ketcham et coll., 2002).

La proprioception se définit comme étant le résultat du traitement central des informations provenant des récepteurs proprioceptifs et des aires motrices qui renseignent sur la position relative des différents segments corporels les uns par rapports aux autres et par rapport à l'environnement à un instant t. La proprioception est donc une perception en partie issue d'un système sensoriel qui n'échappe vraisemblablement pas au processus de vieillissement physiologique.

En dépit de ce constat, la littérature reste divisée sur la question de l'existence d'une déficience proprioceptive liée à l'âge, ou presbyproprie. Cette division laisse ouverte la possibilité que chez les adultes âgés, le système nerveux central soit capable de compenser l'altération des informations recueillies par les récepteurs proprioceptifs. A la lecture de cette littérature, il apparaît cependant important de bien définir le concept de proprioception. En effet, si certaines de ces études utilisent des mouvements passifs pour tester une éventuelle déficience proprioceptive liée à l'âge, d'autres utilisent des mouvements actifs. Or, il est important d'insister sur le fait que tout mouvement actif en direction d'une cible implique un processus de contrôle moteur. Par conséquent, l'évaluation de la perception proprioceptive au moyen de protocoles impliquant le déplacement actif d'un membre vers une cible n'évalue plus seulement une perception proprioceptive mais bien un contrôle proprioceptif du mouvement qui implique un degré de traitement de l'information plus complexe que celui impliqué dans la seule perception proprioceptive.

Le contrôle proprioceptif peut être défini comme étant le contrôle de mouvements réalisés en l'absence d'informations visuelles et auditives. Ce contrôle proprioceptif se base donc principalement sur des informations de type proprioceptives. Comme tout contrôle moteur, il implique la mise en jeu de modèles internes qui permettent de guider et de corriger le mouvement en cours de réalisation.

Afin d'étudier l'évolution du contrôle proprioceptif du mouvement au cours du vieillissement physiologique de l'adulte, cette thèse se propose de tester les effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur la performance de contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville des adultes jeunes et âgés.

Préambule

Plus précisément, les objectifs de cette thèse sont de mettre en évidence les différences éventuelles pouvant exister entre ces deux populations en termes de contrôle proprioceptif du mouvement afin de mieux comprendre le fonctionnement de ce dernier.

Cette thèse est organisée en trois parties :

Tout d'abord, la **première partie** définit les concepts qui sont utilisés dans ce document, notamment ceux de contrôle proprioceptif et de modèle interne. Elle fait également état de la littérature traitant de ces concepts.

Ensuite, la **deuxième partie** est consacrée au travail expérimental. Elle présente notamment la tâche d'estimation de position utilisée dans les trois études de ce travail ainsi que les aspects méthodologiques propres à chaque étude. Cette partie présente également les résultats obtenus lorsque le contrôle proprioceptif était soumis à différents types de contraintes : musculaire, cognitive et temporelle chez des adultes jeunes et âgés. Ces résultats sont discutés pour chaque étude de façon isolée.

Enfin, la **troisième partie** propose une synthèse des résultats obtenus. Elle permet tout d'abord de mettre en évidence la capacité des adultes âgés à atteindre un niveau de contrôle proprioceptif du mouvement de la cheville comparable à celui des jeunes adultes dans certaines conditions. Elle souligne ensuite la faible capacité de résistance aux contraintes des adultes âgés en comparaison de celle des adultes jeunes. Enfin, elle discute les processus centraux qui pourraient être à l'origine des résultats obtenus, ainsi que les limites et perspectives de ce travail.

Cadre théorique



1. CADRE THÉORIQUE

1.1. Proprioception et contrôle proprioceptif du mouvement

1.1.1. Proprioception

La proprioception est la perception issue du traitement central des informations provenant des récepteurs proprioceptifs et des aires corticales motrices. Ces informations renseignent sur la position relative des différents segments corporels les uns par rapports aux autres et par rapport à l'environnement. Le traitement de ces informations au niveau des aires corticales somato-sensorielles permet de percevoir l'état spatial et cinématique du corps à un instant t.

1.1.2. Propriocepteurs

Les récepteurs proprioceptifs, également nommés propriocepteurs, sont de trois types : musculaire, articulaire et cutané (e.g., Stillman, 2000 ; Mazevet et coll., 2004) (**Figure 1**).

Parmi les propriocepteurs, on compte tout d'abord les fuseaux neuro-musculaires qui sont situés dans la partie charnue des muscles squelettiques. Placés parallèlement aux fibres musculaires, ils sont sensibles aux stimulations vibratoires, à l'allongement du muscle ainsi qu'à la vitesse de cet allongement. Ils ne sont par contre pas sensibles au raccourcissement musculaire. Chaque fuseau neuro-musculaire contient des fibres musculaires striées qualifiées d'intra-fusales. Ces fibres disposent d'une innervation à la fois sensitive (fibres de type Ia et II) et motrice (motoneurone gamma). La contractilité de ces fibres intra-fusales permet au fuseau neuro-musculaire de rester opérationnel lorsqu'une contraction musculaire raccourci la longueur du muscle. Les organes tendineux de Golgi sont

quant à eux des terminaisons nerveuses encapsulées dans le tissu conjonctif des jonctions musculo-tendineuses et musculo-aponévrotiques. Placés en série par rapport à la fibre musculaire, ils sont des indicateurs de la tension développée dans le muscle en allongement ou en raccourcissement. Les axones qui transmettent ces informations sont de type Ib.

Les mécanorécepteurs qui se situent au niveau de la peau codent les différentes modalités de déformation cutanée (étirement, frottement, pression, etc.). Les informations recueillies par ces mécanorécepteurs sont transmises par des fibres nerveuses de type II et III.

Les propriocepteurs se situent également au niveau des articulations et plus précisément dans la capsule, les ligaments et le périoste. Le système nerveux central utilise les informations provenant de ces récepteurs articulaires et cheminant par les afférences de type II pour percevoir la vitesse, la direction et l'amplitude du mouvement.

| | |
|------------------------|---|
| PROPRIOCEPTEURS | MUSCULAIRES Fuseaux neuromusculaires Organes tendineux de Golgi |
| | CUTANES Corpuscules de Meissner Corpuscules de Pacini Corpuscules de Ruffini Disques de Merckel Terminaisons libres |
| | ARTICULAIRES Corpuscules de Pacini Corpuscules de Ruffini Récepteurs de Golgi Terminaisons libres |

Figure 1. Les différents types de propriocepteurs

1.1.3. Proprioception afférente et efférente

En 1900, Sherrington avait initialement proposé que la proprioception soit divisée en sens de la position (statesthésie) et du mouvement (kinesthésie). Si la distinction de ces deux concepts reste aujourd'hui encore très largement acceptée, elle n'est pas si évidente. En effet, un mouvement se définit comme une différence de position entre deux instants distincts. D'un point de vue biomécanique, un mouvement peut donc être réduit à deux positions et un temps. D'un point de vue perceptif, une position peut être définie par un état donné d'activation des différents propriocepteurs. Ainsi, différencier le sens de la position de celui du mouvement revient à différencier la vision d'un objet immobile de celle d'un objet mobile. Dans un cas, l'état d'activation des récepteurs ne varie pas ; dans l'autre, il varie et cette variation est interprétée au niveau central comme étant un mouvement. Nous proposons donc de ne pas différencier la perception proprioceptive d'un membre immobile de celle d'un membre mobile. Cependant, en référence à la nature des informations mises en jeu, nous suggérons qu'il soit approprié de diviser la proprioception en proprioception afférente et efférente (**Figure 2**).

Cadre théorique – Proprioception et contrôle proprioceptif

Dans ce cadre, la proprioception afférente serait une perception issue des informations recueillies par les récepteurs proprioceptifs. Parmi ces afférences, celles provenant des fuseaux neuro-musculaires se sont vues attribuer un rôle de premier plan et semblent être à l'origine de la perception consciente de la position relative des différents segments corporels (Gandevia et McCloskey, 1976 ; Goodwin et coll., 1972 ; Matthews, 1982 ; Proske et Gandevia, 2009). Les afférences issues des organes tendineux de Golgi sont également porteuses d'informations importantes pour la proprioception, en particulier lorsque le stimulus est une force contractile (Houk et coll., 1971). Les mécanorécepteurs de la peau sont quant à eux d'autant plus efficaces pour identifier une position que la peau est adjacente aux articulations (Collins et coll., 2005 ; Edin, 1992 ; Lowrey, 2010). Comme nous l'avons vu dans le point précédent, les récepteurs articulaires contribuent également à la proprioception (Burke et coll., 1988 ; Ferrell et coll., 1987). Cette contribution est cependant considérée comme mineure (Grigg et coll., 1973 ; Suprak, 2011).

Parallèlement à ces afférences, il a été mis en évidence que des informations efférentes issues du cortex moteur et qui s'appuient sur des

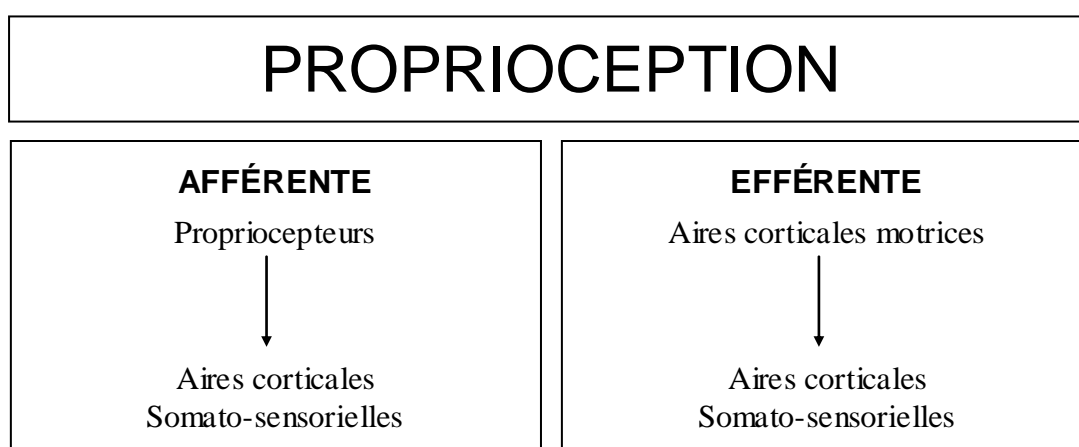


Figure 2. Proprioception afférente et efférente

informations périphériques relatives à l'état du système étaient également impliquées dans la construction de la perception proprioceptive. Nous proposons de nommer cette perception proprioceptive issue d'informations efférentes produites au niveau du système nerveux central, la proprioception efférente. Ces efférences ont été rapportées dans la littérature sous des termes différents à savoir "la décharge corollaire" (Crapse et Sommer, 2008 ; Sperry, 1950), "la copie d'efférence" (von Holst, 1954), ou encore "le sens de l'effort" (Gandevia et coll., 2006). Cependant, le mécanisme que décrivent ces différents termes est sensiblement le même : l'information issue des aires corticales motrices impliquées dans la commande et l'exécution d'un acte moteur est transmise aux zones somato-sensorielles impliquées dans le traitement des sensations qui résultent de cet acte moteur. Ces efférences sont donc conditionnées par la production d'une commande motrice.

1.1.4. Contrôle proprioceptif du mouvement

Les efférences proprioceptives, en plus de participer à la perception de l'état corporel à un instant t , vont également participer à l'ajustement de la commande motrice. En effet, la correction du mouvement en cours de réalisation se fait sur la base du différentiel perçu entre la position prédite par les informations efférentes et la position perçue par les propriocepteurs. Les efférences proprioceptives ne sont donc pas uniquement impliquées dans la description de l'état actuel du système mais également, au regard de cet état actuel, dans la prédiction d'un état futur. Cette prédiction est utilisée pour contrôler le mouvement réalisé. Lorsque le contrôle du mouvement réalisé se base sur des informations perceptives de nature principalement proprioceptive (en l'absence d'informations

visuelles, auditives et vestibulaires), on parle de contrôle proprioceptif du mouvement.

1.2. Evaluation de la proprioception et du contrôle proprioceptif

1.2.1. Evaluation de la proprioception

Pour évaluer la proprioception, deux méthodes ont été proposées et aboutissent à des résultats qui se sont avérés être corrélés entre eux (Skinner et coll., 1984). La première méthode, dite de détection du seuil de mouvement, consiste à mobiliser passivement un segment corporel et à observer l'amplitude à partir de laquelle le sujet perçoit un changement de position (e.g., Kokmen et coll., 1978 ; Pai et coll., 1997 ; Thelen et coll., 1998). La seconde méthode consiste à estimer le positionnement d'une articulation en l'absence de vision de cette articulation. Cette estimation peut être réalisée par un positionnement de l'articulation ipsilatérale de façon décalée dans le temps (e.g., Adamo et coll., 2007), ou de l'articulation controlatérale, avec (e.g., Ribeiro et coll., 2011) ou sans décalage temporel (e.g. Forestier et coll., 2002). Les résultats à cette tâche d'estimation permettent de calculer différents types d'erreurs (totale, absolue, constante, variable) qui sont utilisés pour rendre compte de la performance proprioceptive du sujet.

Comme souligné précédemment, il est important de noter que la méthode d'estimation de la position articulaire, lorsqu'elle implique un positionnement ou un repositionnement actif du segment corporel évalue non plus seulement la proprioception mais bien le contrôle proprioceptif du mouvement. En effet, cette méthode n'implique alors plus seulement la perception d'une position mais également le contrôle d'un mouvement.

1.2.2. Evaluation du contrôle proprioceptif

Comme l'illustre la **Figure 3**, trois types de tâches d'estimation d'une position articulaire sont classiquement utilisés pour évaluer le contrôle proprioceptif du mouvement (Goble, 2010) : estimation d'une position ipsilatérale mémorisée, estimation d'une position controlatérale mémorisée et estimation directe d'une position controlatérale.

Protocoles d'estimation d'une position articulaire mémorisée

Deux types de tâches d'estimation d'une position articulaire sont les tâches d'estimation homolatérale ou controlatérale basées sur la mémorisation d'une position de référence. Dans ces deux tâches, le segment corporel d'un sujet est activement ou passivement déplacé jusqu'à une position de référence et tenu dans cette position pendant 2 à 3 s (Adamo et coll., 2009 ; Bullock-Saxton et coll., 2001 ; Petrella et coll., 1997), 5 s (Deshpande et coll., 2003 ; Goble et coll., 2012a ; Hurley et coll., 1998 ; Marks, 1996 ; Marks et coll., 1993 ; Pickard et coll., 2003) ou 15 s (Kaplan et coll., 1985) avant d'être replacé à sa position initiale. Il est ensuite demandé au sujet de reproduire cette position de référence en déplaçant activement le membre ipsilatéral ou controlatéral sur la base de la représentation interne qu'il s'est faite de cette position.

Protocoles d'estimation directe d'une position articulaire controlatérale

Dans le protocole d'estimation directe d'une position articulaire controlatérale, le début de la procédure qui implique le déplacement d'un membre jusqu'à une position de référence est identique à celui de la méthode d'estimation d'une position articulaire mémorisée présentée précédemment. Cependant, ce

membre n'est pas replacé dans sa position initiale mais maintenu, activement ou passivement, à la position de référence. L'estimation est alors réalisée activement par le membre controlatéral sur la base des informations proprioceptives directement disponibles provenant des deux membres. Ce protocole ne nécessite donc pas la mise en jeu de processus de mémorisation.

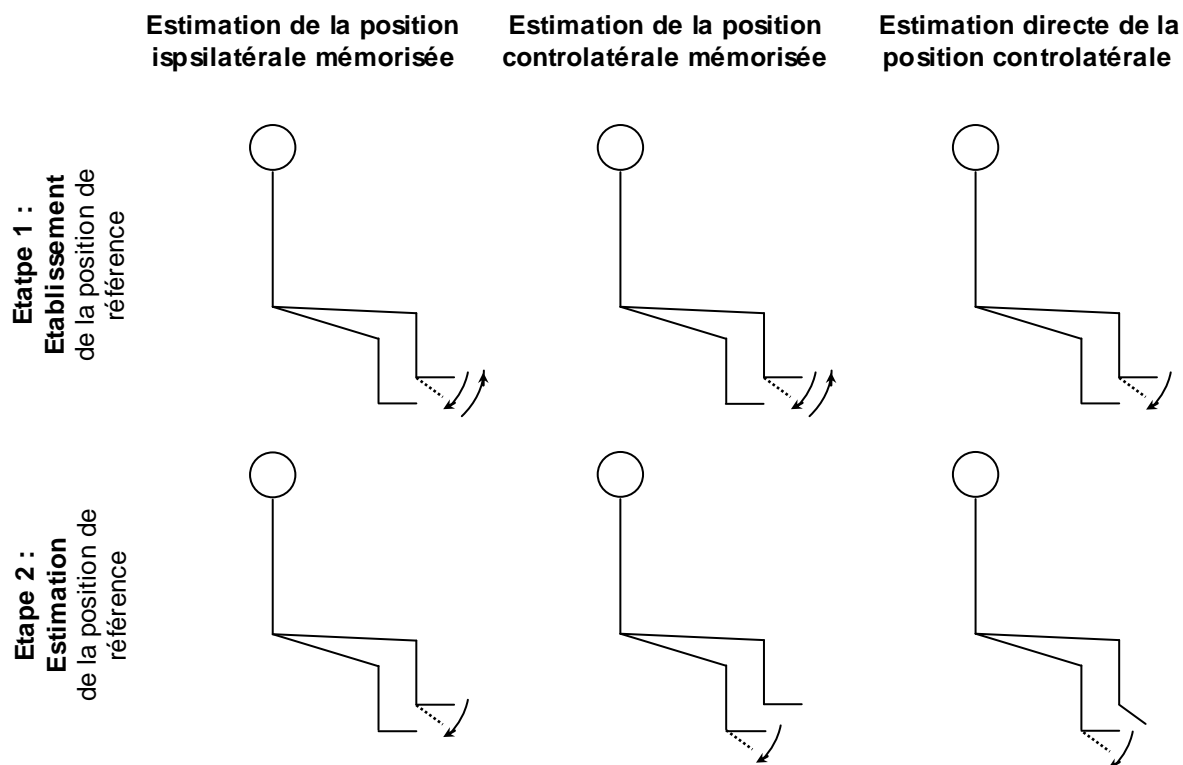


Figure 3. *Illustration des trois principaux types de protocoles d'estimation d'une position articulaire. L'établissement de la position de référence se fait passivement ou activement avec (estimation de la position mémorisée) ou sans (estimation directe) retour à la position initiale. L'estimation de la position de référence est réalisée de façon active par la cheville ipsilatérale ou controlatérale*

1.3. Performances de contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés

1.3.1. Estimation d'une position articulaire mémorisée

Les études antérieures qui comparent les performances de contrôle proprioceptif du mouvement des adultes jeunes et âgés ont principalement choisi les protocoles d'estimation d'une position articulaire mémorisée. Ces études ont

montré des erreurs absolues d'estimation variant de 1,2 deg (Madhavan et Shields, 2005) à 6,4 deg (Adamo et coll., 2009) chez les adultes jeunes et de 2,4 deg (Marks et coll., 1993) à 9,8 deg (Adamo et coll., 2009) chez les adultes âgés.

Parmi ces études, certaines ont montré des erreurs d'estimation plus importantes chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Adamo et coll., 2007, 2009 ; Bullock-Saxton et coll., 2001 ; Hurley et coll., 1998 ; Madhavan et Shields, 2005 ; Marks et coll., 1993 ; Petrella et coll., 1997 ; You, 2005). Les auteurs expliquent ce résultat par les dégénérescences des fuseaux neuromusculaires (Swash et Fox, 1992 ; Kararizou et coll., 2005 ; Liu et coll., 2005 ; Rosant et coll., 2007) et du système nerveux (Cruz-Sanchez et coll., 1998 ; Giorgio et coll., 2010) mises en évidence au cours du vieillissement physiologique de l'adulte. Ces auteurs évoquent également la détérioration du traitement cognitif qui s'opère au cours du vieillissement (Grady et Craik, 2000) et qui montre une interdépendance croissante avec les processus sensorimoteurs (Li et Dinse, 2002 ; Li et Lindenberger, 2002).

D'autres études utilisant les paradigmes d'estimation de la position articulaire mémorisée n'ont pour leur part pas mis en évidence de différence significative entre les adultes jeunes et âgés (Deshpande et coll., 2003 ; Goble et coll., 2012 ; Jordan, 1978 ; Marks, 1996 ; Pickard et coll., 2003). Une étude a également mis en évidence de meilleures performances de contrôle proprioceptif du mouvement chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Batavia et coll., 1999). Pour expliquer cette absence de déficit de contrôle proprioceptif du mouvement chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes, ces auteurs suggèrent que les performances proprioceptives des adultes âgés sont tributaires de leur niveau d'activité physique comme cela a précédemment été mis en

évidence chez les adultes jeunes (Bernauer et coll., 1994). Ces études suggèrent également que cette absence d'effet observable du vieillissement sur le contrôle proprioceptif puisse être liée à un mécanisme de compensation central basé sur l'utilisation des informations proprioceptives efférentes liées à la contraction musculaire.

Cependant les méthodes d'estimation d'une position articulaire mémorisée impliquent la mise en jeu de processus de mémorisation. Les résultats obtenus dans ces conditions peuvent donc confondre d'éventuelles altérations du contrôle proprioceptif avec les altérations de la mémoire survenant au cours du vieillissement physiologique de l'adulte (Toole et coll., 1984). De surcroît, d'autres études ont montré que le processus de rappel était associé à des coûts cognitifs supérieurs en comparaison de ceux nécessaires au processus de reconnaissance et que cet effet était amplifié avec l'avancée en âge (Craik et McDowd, 1987). Par ailleurs, la mémorisation de la position de référence et le renvoi de la position mémorisée pourraient être considérés comme des tâches secondaires qui peuvent être à l'origine de contraintes cognitives additionnelles. Les effets d'une tâche secondaire sur la performance de contrôle proprioceptif sont abordés dans la deuxième étude expérimentale de cette thèse. Par conséquent, dans l'optique d'évaluer les effets du vieillissement physiologique sur le contrôle proprioceptif du mouvement, la tâche d'estimation directe d'une position articulaire controlatérale (Adamo et coll., 2007 ; Goble et Brown, 2007) a été préférée aux tâches d'estimation d'une position articulaire mémorisée dans la présente thèse.

1.3.2. Estimation directe d'une position articulaire controlatérale

Des études qui utilisaient le protocole d'estimation directe d'une position articulaire controlatérale ont également cherché à évaluer les effets du vieillissement physiologique sur le contrôle proprioceptif de l'adulte. Ces études ont montré des erreurs absolues d'estimation variant de 1,9 deg (Stelmach et Sirica, 1986) à 5,9 deg (Adamo et coll., 2009) chez les adultes jeunes et de 2,2 deg (Stelmach et Sirica, 1986) à 7 deg (Kaplan et coll., 1985) chez les adultes âgés.

Parmi ces études, Kaplan et coll. (1985) ont montré que les adultes âgés présentent des erreurs absolues de positionnement plus importantes que les adultes jeunes (4 ± 1 vs. 7 ± 1 deg). Cependant, il est difficile d'attribuer cette différence à un déficit lié au contrôle proprioceptif en raison de l'imprécision de mesure liée à l'utilisation d'un goniomètre pour le recueil des résultats. Stelmach et Sirica (1986) n'ont pour leur part pas montré de différence significative de contrôle proprioceptif entre les adultes jeunes et âgés. Pour expliquer ces résultats, Stelmach et Sirica (1986) ont ici encore suggéré que la proprioception efférente compensait la proprioception afférente déficitaire.

D'autres études ont montré que les performances de contrôle proprioceptif des sujets âgés pouvaient également être affectées lors d'une tâche d'estimation directe d'une position articulaire controlatérale (Adamo et coll., 2007, 2009 ; Meeuwsen et coll., 1993). Adamo et coll. (2009) ont expliqué leurs résultats par la dégénérescence du corps calleux au cours du vieillissement physiologique de l'adulte (Abe et coll., 2002 ; Hopper et coll., 1994.). En effet, cette dégénérescence anatomique du corps calleux pourrait avoir un impact sur sa fonction de transfert inter-hémisphérique des informations sensori-motrices (Reuter-Lorenz et

Stanczak, 2000). Cependant, Adamo et coll. (2007) font remarquer que les performances des adultes âgés ont tendance à être moins affectées que celles des adultes jeunes dans ce type de tâche car la position de référence est directement disponible pour réaliser l'estimation, c'est à dire lorsque l'estimation est directe. Cette remarque suggère que la capacité à utiliser les informations proprioceptives en temps réel est peu altérée au cours du vieillissement physiologique de l'adulte.

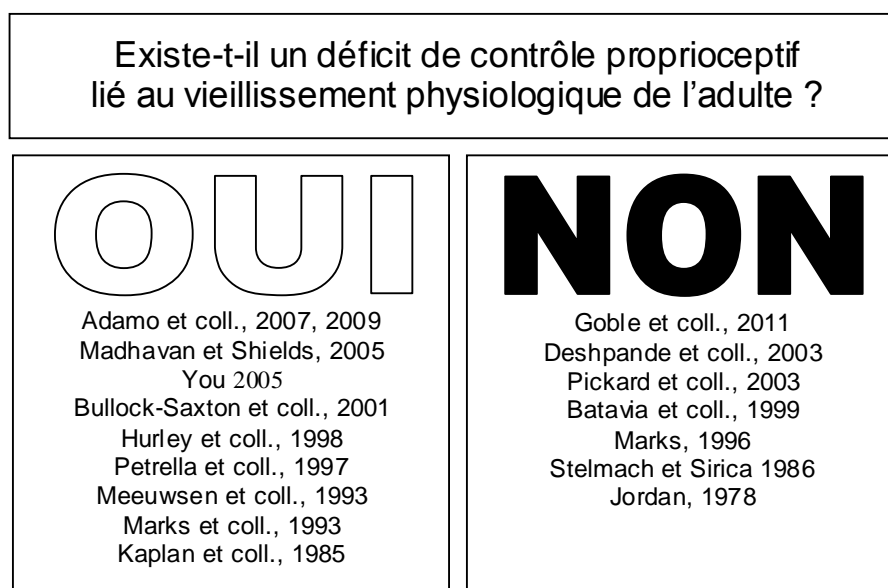


Figure 4. *Etat de la littérature traitant de l'altération du contrôle proprioceptif du mouvement liée au vieillissement physiologique de l'adulte*

1.3.3. Divergences de la littérature

La littérature est donc divisée quant à l'existence d'une déficience de contrôle proprioceptif du mouvement au cours du vieillissement physiologique de l'adulte (**Figure 4**). Les origines potentielles de cette divergence de résultats sont multiples (différence de méthodologie, âge des participants, consignes, etc.).

Cependant, aucune de ces origines potentielles ne peut être clairement distinguée par rapport aux autres.

1.4. Contrôle proprioceptif et théorie des modèles internes

1.4.1. Contrôle moteur et transformations

Le caractère proprioceptif du contrôle moteur est spécifié lorsque cette entrée sensorielle est la seule disponible pour réaliser ce contrôle, c'est-à-dire en l'absence d'informations visuelles, auditives et vestibulaires. Cependant, quelles que soient les informations sensorielles disponibles, le contrôle du mouvement peut être défini comme étant l'ensemble des opérations qui permettent de décrire, prédire ou produire un mouvement et de comparer les résultats de ces opérations entre eux. Pour que ces opérations soient réalisables, il est nécessaire que des transformations s'opèrent entre les signaux sensoriels et les commandes motrices. Plusieurs résultats obtenus dans différents types d'études, comportementales, neurophysiologiques et d'imagerie, soutiennent de façon convaincante l'existence de modèles internes qui seraient les opérateurs de ces transformations (Flanagan et Wing, 1997 ; Scarchilli et Vercher, 1999 ; Wolpert et coll., 1995, 1998). Dans cette théorie des modèles internes, les transformations sont modélisées/imitées par le système nerveux central sur la base d'informations issues des expériences antérieurement vécues par le sujet (Wolper et Kawato, 1998). En fonction de la direction de la transformation modélisée par le système nerveux central, deux types de modèles internes ont été différenciés : le type inverse et le type prédictif.

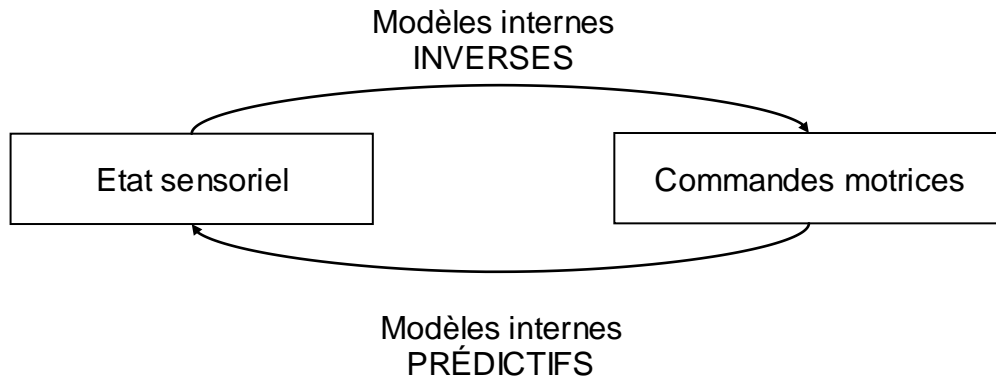


Figure 5. Modèles internes inverses et prédictifs

1.4.2. Modèles internes inverses

Des approches mathématiques ont montré qu'une transformation cinématique inverse permettait de calculer l'ensemble des angles articulaires nécessaires pour déplacer un membre le long d'une trajectoire spatiale donnée (Saltzman, 1979 ; Whitney, 1972). Le fait que les humains puissent imaginer leur main pointer une cible visuelle suggère qu'ils sont capables de construire une représentation interne de cette transformation cinématique inverse (Jeannerod, 2001). Le fait qu'ils puissent réellement pointer cette cible les yeux fermés suggère qu'ils sont également capables de construire une représentation interne de la transformation dynamique inverse entre la configuration du mouvement souhaité et l'activation spatiale et temporelle des muscles concernés (Atkeson, 1989). Comme l'illustre la **Figure 5**, les représentations internes de transformations inverses font partie d'un modèle nommé modèle interne inverse qui implémente les conséquences sensorielles du mouvement en une commande motrice sur la base de l'état actuel du système (Kawato, 1999).

1.4.3. Modèles internes prédictifs

Lorsque les aires corticales impliquées dans la planification et l'exécution d'une action motrice envoient une commande motrice, une copie de cette commande est transmise aux zones somato-sensorielles impliquées dans le traitement des sensations résultantes de cette commande (von Holst, 1954). Comme l'illustre la **Figure 5**, c'est sur la base de cette information, associée à celles de l'état actuel du système et du contexte, qu'un modèle nommé modèle interne prédictif imite la relation causale entre la commande motrice et ses conséquences sensorielles et motrices (Jordan et Rumelhart, 1992 ; Wolpert et coll., 1995).

1.4.4. Modèles internes et mouvement

A partir de cette théorie des modèles internes, un mouvement peut être divisé en plusieurs étapes (Wolpert et Ghahramani, 2000). Dans un premier temps, un modèle interne inverse transforme les informations relatives à l'état du sujet, au contexte et à la tâche à réaliser en un état désiré. Un autre modèle interne inverse transforme cet état désiré en commandes motrices (Kawato et coll., 1987). Ensuite, à partir du moment où il a été initié, le mouvement est continuellement ajusté sur la base d'une comparaison entre les prévisions sensoriels issues des modèle interne prédictif et le comportement réel (Bard et coll., 1999 ; Branch Coslett et coll., 2008 ; Desmurget et coll., 1999 ; Farrer et coll., 2003 ; Hansen et Elliott, 2009). Ces modèles internes prédictifs sont de deux types. Le modèle prédictif dynamique prédit l'état à venir sur la base des informations efférentes, de l'état corporel et du contexte. Cet état est transformé

par le modèle interne sensoriel en conséquences sensorielles (Miall et Wolpert, 1996 ; Wolpert et Ghahramani, 2000).

1.4.5. Modèles internes et adaptation

Pour rendre compte de la capacité du système à s'adapter à son environnement, Wolpert et Kawato (1998) ont proposé la théorie des modèles internes multiples. Dans cette théorie, les transformations entre signaux sensoriels et commandes motrices sont modélisées non pas par un seul modèle interne mais par plusieurs. De plus, les modèles internes sont associés par paires faisant correspondre un modèle interne inverse et un modèle interne prédictif. Ces différentes paires ne se voient pas toutes attribuer un même niveau de responsabilité dans les transformations qui s'opèrent au sein des modèles internes. En effet, une plus grande responsabilité est attribuée aux paires qui présentent de faibles erreurs de prédiction de l'état sensori-moteur suivant et qui saisissent donc mieux la dynamique actuelle du système.

1.5. Modèles internes et personnes âgées

1.5.1. Variété des modèles internes et vieillissement

Le vieillissement physiologique peut être associé à une diminution de la variété des états et réponses disponibles pour le fonctionnement du système (Thaler, 2002). Dans le contexte de la théorie des modèles internes multiples, cela se traduit par une diminution de la variété des paires de modèles internes et donc, une diminution de la capacité des personnes âgées à finement ajuster leurs mouvements. Cette possible altération des modèles internes au cours du

vieillesse physiologique de l'adulte a fait l'objet d'études expérimentales utilisant différentes méthodes d'investigations.

1.5.2. Imagerie motrice

Une des méthodes d'investigation utilisée pour évaluer les effets du vieillissement physiologique de l'adulte sur le contrôle moteur et les modèles internes qui lui sont associés est la simulation mentale du mouvement ou imagerie motrice (Personnier et coll., 2008a, 2008b, 2010 ; Saimpont et coll., 2009 ; Skoura et coll., 2005, 2008). Dans cette méthode, un sujet s'imagine en train de réaliser un mouvement sans bouger les membres ou activer les muscles impliqués dans l'exécution de ce mouvement. Sur la base de résultats exprimés en termes de temps (**Figure 6**), ces études ont montré des corrélations plus faibles et de plus

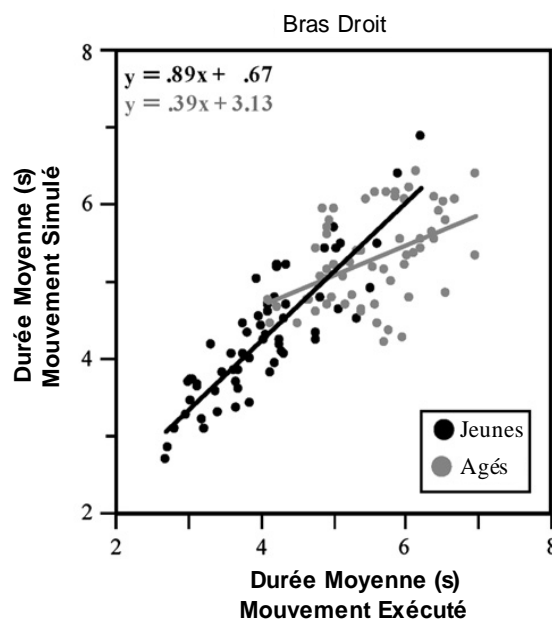


Figure 6. Exemple de résultats d'une étude de simulation mentale du mouvement tirée de Skoura et coll. (2008). Cet exemple exprime graphiquement la relation qui existe entre la durée moyenne du mouvement simulé et celle du mouvement exécuté. Ces auteurs mettent ici en évidence une dissociation temporelle entre le mouvement simulé et le mouvement exécuté pour le groupe des adultes âgés

grandes différences absolues entre les mouvements exécutés et imaginés chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes. Les conclusions de ces études suggèrent que les modèles internes deviennent imprécis avec l'avancée en âge. Cependant, si ces comparaisons entre mouvements exécutés et imaginés, qui sont réalisées uniquement d'un point de vue temporel, soutiennent une modification des modèles internes au cours du vieillissement physiologique de l'adulte, elles ne permettent cependant pas d'évaluer l'effet de ce vieillissement sur les profils de position, de vitesse et d'accélération du mouvement. Il n'est pourtant pas impossible que ces paramètres puissent permettre de mettre en évidence une signature cinématique de la modification des modèles internes au cours du vieillissement.

1.5.3. Analyses cinématiques

Les analyses cinématiques du mouvement permettent de caractériser les positions, vitesses et accélérations qui ne peuvent être évaluées par la méthode de l'imagerie motrice. Cette méthode d'analyse a déjà été utilisée chez des adultes jeunes et âgés dans le but d'étudier les mécanismes impliqués dans le contrôle du mouvement. La majorité de ces études a utilisé des tâches de pointage visuel d'une cible externe et ont divisé le mouvement obtenu en différentes phases afin de l'analyser. Deux types de méthodes d'analyse ont été utilisés pour déterminer ces phases.

La première méthode est illustrée dans la **Figure 7**. Elle consiste à diviser les mouvements en deux phases d'accélération et de décélération, le pic de

vitesse étant utilisé comme le point de référence pour dissocier ces deux phases.

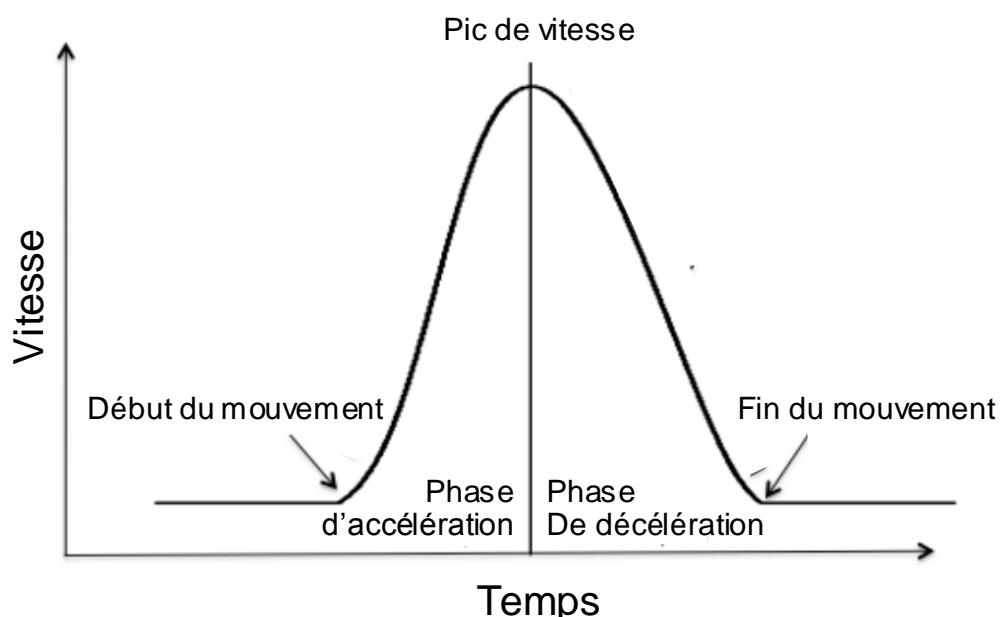


Figure 7. *Illustration de la méthode de division du mouvement en phases d'accélération et de décélération à partir du profil de vitesse.*

Les résultats des études qui ont utilisé cette méthode ont montré que les adultes âgés ont un comportement plus variable pour atteindre la cible (Cooke et coll., 1989 ; Darling et coll., 1989 ; Rey-Robert et coll., 2012) mais qu'ils ne commettent pas davantage d'erreurs que les adultes jeunes (Cooke et coll., 1989 ; Darling et coll., 1989 ; Goggin et Meeuwsen, 1992 ; Lyons et coll., 1996 ; Rey-Robert et coll., 2011 ; Yan et coll., 2000). Plus précisément, ces études ont mis en évidence une période de décélération prolongée chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes (Cook et coll., 1989 ; Darling et coll., 1989 ; Goggin et Meeuwsen, 1992 ; Rey-Robert et coll., 2012). Les résultats sont moins univoques pour la période d'accélération. En effet, certaines études montrent qu'elle n'est pas différente entre les adultes jeunes et âgés (Cook et coll., 1989 ; Darling et coll., 1989 ; Lyons et coll., 1996) tandis que d'autres études montrent qu'elle est plus longue chez les

adultes âgés (Goggin et Meeuwsen, 1992 ; Rey-Robert et coll., 2012). Ces modifications de la cinématique du mouvement observées chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes suggèrent une modification des modèles internes liée au vieillissement. Cependant, la capacité des personnes âgées à atteindre des performances de position finale comparables à celles des jeunes adultes suggère que les modèles internes ont une efficacité similaire quel que soit l'âge.

La deuxième méthode d'analyse cinématique est illustrée dans la **Figure 8**. Elle consiste à diviser le mouvement en un sous-mouvement initial et des sous-mouvements secondaires (Ketcham et coll., 2002 ; Lyons et coll., 1996 ; Pratt et coll., 1994 ; Seidler-Dobrin et Stelmach, 1998 ; Welsh et coll., 2007 ; Yan et coll., 2000).

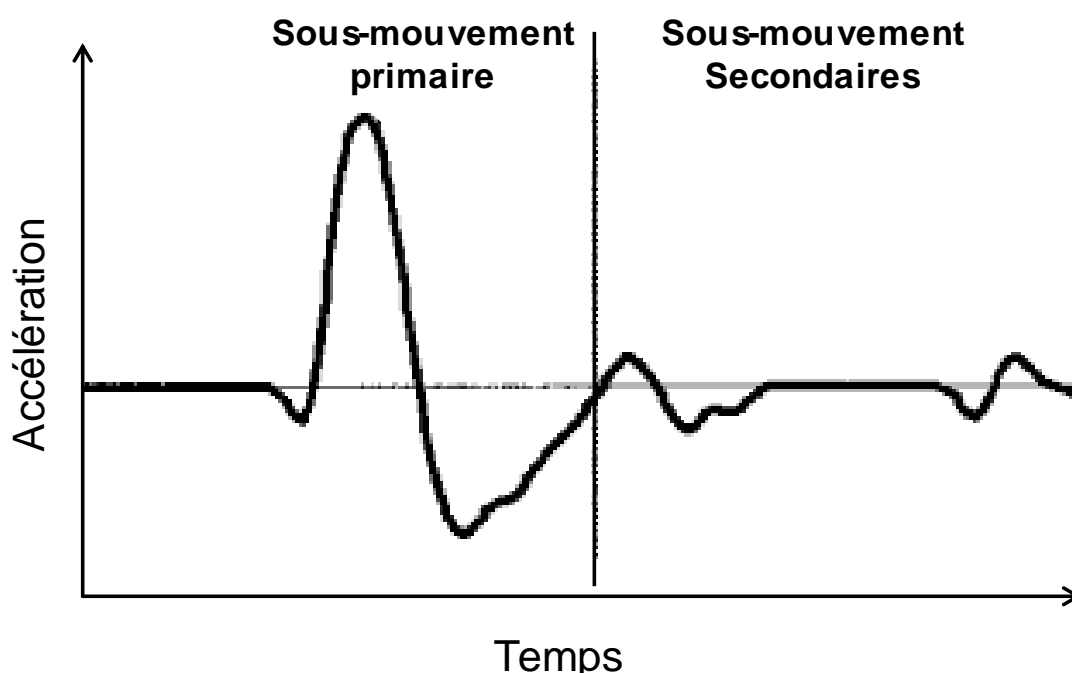


Figure 8. *Illustration de la méthode de division du mouvement en sous-mouvements primaire et secondaires à partir du profil d'accélération tirée d'une tâche de pointage visuo-manuel (Ketcham et coll., 2002)*

Dans cette méthode, un sous-mouvement est considéré comme étant terminé lorsque le profil d'accélération coupe l'axe zéro en passant du négatif au positif. Une de ces études a montré que dans la partie finale du mouvement, les adultes âgés présentaient un plus grand nombre de sous-mouvements correctifs que les jeunes adultes (Lyons et coll., 1996). D'autres résultats mettent en évidence une diminution de la performance du mouvement de pointage initial chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes (Ketcham et coll., 2002 ; Pratt et coll., 1994). Ces résultats supportent la thèse d'une modification des modèles internes qui contrôlent ces mouvements au cours du vieillissement physiologique. Au contraire, d'autres études ne mettent pas en évidence de différences significatives entre adultes jeunes et âgés pour le nombre de sous-mouvements par mouvement (Seidler-Dobrin et Stelmach, 1998), la proportion des mouvements qui contiennent un sous-mouvement secondaire (Pratt et coll., 1994) et la localisation spatiale de la fin du mouvement initial (Seidler-Dobrin et Stelmach, 1998 ; Welsh et coll., 2007). Cependant, l'absence de différence entre les adultes jeunes et âgés dans ces dernières études pourrait être liée à la connaissance du résultat qui est inhérente aux tâches de pointage de cibles visuelles. Ce retour d'informations visuelles peut être à l'origine d'un effet d'apprentissage capable de compenser une éventuelle altération des modèles internes à l'origine du mouvement considéré. Les protocoles qui suppriment le recours à ces informations visuelles suppriment de fait cette limite (Elliott et coll., 1991 ; Seidler-Dobrin et Stelmach, 1998). Cependant, ces protocoles présentent d'autres limites liées à la dégradation rapide de l'information visuelle relative à l'environnement du mouvement après une occlusion de la vision (Elliott, 1988 ; Elliott et Madalena, 1987). D'autre part, cette suppression de l'information visuelle, lorsqu'elle est réalisée en cours de

pointage, nécessite la mise en jeu de processus de repondération sensorielle qui se sont avérés être altérés au cours du vieillissement physiologique de l'adulte (Eikema et coll., 2011 ; Speers et coll., 2002). Ces protocoles qui suppriment l'information visuelle en cours de pointage ne permettent donc pas d'isoler l'effet d'une modification des modèles internes liée au vieillissement. Une étude récente a proposé un protocole ingénieux avec un miroir positionné au dessus de la cible qui reflétait une seconde cible identique à la première positionnée à l'envers au dessus du miroir. Dans cette étude, le participant pouvait donc voir la cible en permanence sans voir son bras pointer cette cible. Ce protocole aurait pu répondre à l'ensemble des limites précédemment évoquées (Coats et Wann, 2011). Cependant, du fait du conflit sensori-moteur qu'il occasionne, ce protocole met également en jeu un processus de repondération sensorielle. À ce jour, les tâches de pointage de cibles visuelles n'ont donc pas permis d'aboutir à une conclusion claire sur la dégradation présumée des modèles internes au cours du vieillissement physiologique.

1.6. Effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés

Les études qui ont analysé les effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle de la posture et/ou de la marche sont nombreuses (voir Woollacott et Shumway-Cook (2002) pour une revue). Dans ces études, le paramètre utilisé pour analyser les effets de cette contrainte cognitive est le coût attentionnel. Ce coût attentionnel est mesuré par des paradigmes de simple et double tâches. Les résultats de ces études ont montré que les effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle postural et la marche sont différents entre les adultes jeunes et âgés.

Elles mettent notamment en évidence le fait que le contrôle postural est attentionnellement plus coûteux pour les adultes âgés que pour les adultes jeunes. En effet, les résultats de ces études ont montré que la réalisation d'une tâche cognitive secondaire avait un effet plus délétère sur le contrôle postural des adultes âgés que sur celui des adultes jeunes. Cependant, l'évaluation des effets du vieillissement sur le coût attentionnel du contrôle proprioceptif dans une tâche posturale ou de marche n'exclue pas le traitement des informations vestibulaires. Or, il a été montré que les informations provenant de l'appareil vestibulaire sont altérées au cours du vieillissement physiologique (Rosenhall, 1973). Par conséquent, lorsque le sens vestibulaire et la proprioception sont évalués dans une tâche qui les sollicite simultanément, les résultats obtenus peuvent confondre des effets liés au vieillissement vestibulaire avec des effets liés au vieillissement du contrôle proprioceptif. À notre connaissance, aucune étude n'a encore évalué les effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés dans une tâche qui ne mette pas en jeu le système vestibulaire.

1.7. Effets d'une contrainte temporelle sur le contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés

Les protocoles d'estimation d'une position articulaire de type mémorisée ou directe étaient jusqu'à présent utilisés pour mesurer l'acuité proprioceptive sans intégrer la composante de contrôle moteur dans la réflexion. Cette conception perceptivo-perceptive des mécanismes impliqués dans la réalisation d'une tâche d'estimation d'une position articulaire peut expliquer l'absence d'études visant à comparer les effets d'une contrainte temporelle entre des adultes jeunes et âgés dans ce type de tâches. Car c'est l'intégration de la composante de contrôle

Cadre théorique – Effets d'une contrainte sur le contrôle proprioceptif

moteur dans la réflexion qui donne du sens à l'analyse des effets d'une contrainte temporelle. En effet, les résultats obtenus avec et sans contrainte temporelle peuvent alors être comparés et interprétés en terme de contrôle proprioceptif et non plus seulement de proprioception. Cet angle d'analyse oriente la réflexion vers la théorie des modèles internes décrite précédemment.

Problématique

générale



PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE

Des études récentes dans le domaine du contrôle du mouvement ont montré que les adultes âgés activaient davantage de ressources corticales pour atteindre des niveaux de performance motrice comparables à ceux des adultes jeunes (Heuninckx et coll., 2005, 2008 ; Hutchinson et coll., 2002 ; Mattay et coll., 2002 ; Naccarato et coll., 2006). Il peut raisonnablement être supposé que cette augmentation de l'activité corticale soit associée à un coût cognitif plus élevé.

Les résultats d'imagerie cérébrale fonctionnelle cités dans le paragraphe précédent font écho au syndrome de fragilité mis en évidence au niveau d'autres systèmes physiologiques du corps humain et qui caractérise les adultes âgés. En effet, la fragilité est définie comme une réduction de la capacité à résoudre les problèmes posés par les contraintes environnementales. Cette incapacité est la conséquence des déclinés cumulés de plusieurs systèmes physiologiques (Campbell et Buchner, 1997 ; Buchner et Wagner, 1992 ; Bortz, 1993 ; Lipsitz et Goldberger, 1992 ; Hamerman, 1999). L'hypothèse générale du présent travail de thèse est que le contrôle moteur des adultes âgés, et plus spécifiquement le contrôle proprioceptif du mouvement, est lui aussi moins résistant aux contraintes qui peuvent lui être imposées dans la vie de tous les jours, en comparaison de celui des adultes jeunes.

Notre première hypothèse est que l'état de contraction du membre de référence modifie les effets de la fatigue musculaire sur la performance dans la tâche d'estimation de position. Notre seconde hypothèse est qu'en l'absence de contrainte, la performance des adultes âgés dans une tâche de contrôle proprioceptif du mouvement est comparable à celle des adultes jeunes. Notre troisième hypothèse est que l'adjonction d'une contrainte cognitive ou temporelle à

Problématique générale

cette tâche proprioceptive entraîne une dégradation de la performance plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes. Ce qui mettrait en évidence une diminution de la capacité du système nerveux central à résister aux contraintes mettant en péril la qualité du contrôle proprioceptif au cours du vieillissement physiologique de l'adulte avec toutes les conséquences que l'on peut imaginer, par exemple en termes de saisie et de contrôle des objets de la vie quotidienne, d'entorses de la cheville, de risques de chute, de précision de la conduite automobile, etc.

Etudes

expérimentales



2. ÉTUDES EXPÉRIMENTALES

Participants

L'objectif final de ces études étant d'évaluer les effets du vieillissement physiologique sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville, les participants devaient valider plusieurs critères afin d'être intégrés à l'une de ces études. L'ensemble des participants ne devaient pas avoir d'antécédents de maladie neurologique ou de diabète, devaient vivre de façon autonome dans leur propre logement et ne rapporter aucun antécédent de chute au cours de l'année écoulée. Une chute est définie comme un événement à la suite duquel une personne se retrouve au sol de façon involontaire. Tous les adultes âgés qui ont obtenu un score au Mini Mental Test Examination (MMSE) inférieur à 24 ont été exclus (Folstein et coll., 1975). Le MMSE était utilisé afin d'évaluer la fonction cognitive des sujets. Un déficit cognitif aurait en effet pu influencer la capacité des participants à suivre les instructions relatives aux différentes conditions expérimentales (Adamo et coll., 2009 ; Deshpande et coll., 2003 ; Petrella et coll., 1997). La latéralité des membres inférieurs était également un critère d'inclusion. Pour identifier la jambe dominante, les participants devaient indiquer le membre inférieur qu'ils utiliseraient préférentiellement pour taper dans un ballon (Peters, 1988). Tous les participants ont lu et signé un consentement éclairé et leurs droits ont été protégés comme l'exige la déclaration d'Helsinki (1964).

Matériel et installation des participants

Le contrôle proprioceptif du mouvement de la cheville était mesuré à l'aide d'un appareil déjà utilisé dans de précédentes études (e.g., Forestier et coll., 2002). Les participants étaient assis, yeux fermés, les pieds nus attachés à deux

pédales par des sangles auto-adhésives (**Figure 9**). Afin de s'assurer de l'immobilité des pieds sur les pédales lors de la réalisation de la tâche, la partie postéro-inférieure du talon était positionnée sur une ligne en relief de 2 mm de haut positionnée perpendiculairement à l'axe longitudinal des pédales. Pendant les essais, un expérimentateur vérifiait que le talon du participant restait en contact avec cette ligne en relief. La position des membres inférieurs était standardisée avec les cuisses positionnées à l'horizontale et les genoux pliés à environ 70 deg. L'axe de rotation des pédales était aligné verticalement avec l'axe de flexion de la cheville. Des potentiomètres linéaires attachés sur les deux pédales produisaient des signaux de tensions analogiques qui étaient convertis en déplacements angulaires. Les signaux des potentiomètres de chaque pédale étaient calibrés avant chaque condition. La résolution angulaire de ces potentiomètres était de 0,01 deg. Les participants tenaient un bouton poussoir dans leur main dominante qui leur permettait d'enregistrer l'estimation de position. Les signaux des potentiomètres et du commutateur étaient échantillonnés à 100 Hz pour ensuite être traités et stockés dans le système d'acquisition de données Labview 5.1. Afin de s'assurer que le pied de référence restait relâché au cours des différents essais, un expérimentateur kinésithérapeute diplômé d'état vérifiait visuellement et en permanence l'absence de contraction musculaire au niveau de la cheville de référence et informait les participants lorsqu'ils n'étaient pas relâchés. Quand il persistait un doute sur l'état de relâchement, le kinésithérapeute palpait le muscle concerné pour confirmation.

Tâche d'estimation directe de la position de la cheville controlatérale

Pour effectuer la tâche d'estimation directe de la position de la cheville controlatérale, il était tout d'abord demandé aux participants de laisser leurs membres inférieurs relâchés. La position de repos des deux chevilles était de $40 \pm 0,1$ deg sous l'horizontale. Ensuite, un expérimentateur plaçait le pied de référence sur un support à $10 \pm 0,1$ deg au-dessus de l'horizontale, ce qui correspond approximativement à une position de 10 deg de flexion plantaire (Madhavan et Shields, 2005). Ce positionnement était réalisé à une vitesse angulaire d'approximativement 5 deg.s^{-1} (Meeuwsen et coll., 1993 ; Pickard et coll., 2003). Les participants avaient pour instruction de maintenir ce pied référent

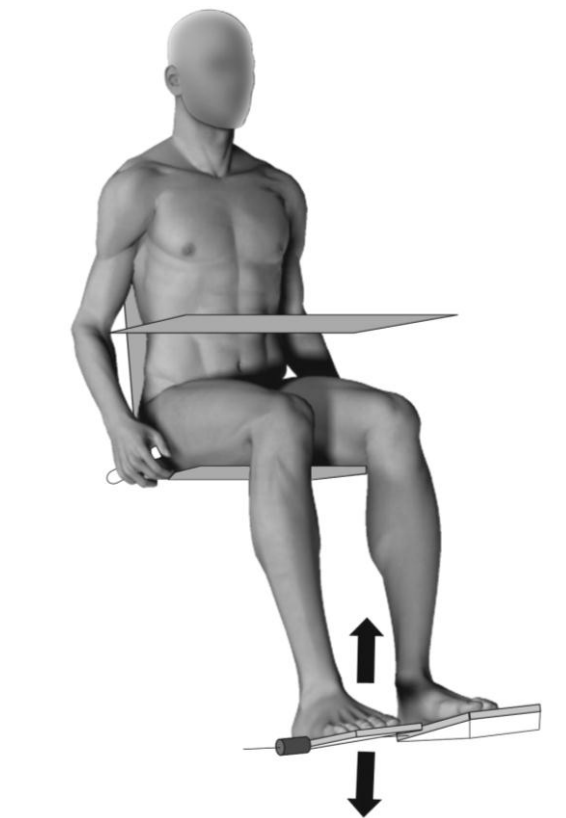


Figure 9. *Installation du participant pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale. Les flèches noires indiquent le mouvement possible du pied pointeur*

Etudes expérimentales

détendu pendant toute la durée d'une série d'essais (5 ou 10 selon l'étude considérée). Immédiatement après le positionnement du pied de référence, le participant était alerté de l'imminence du début de la tâche par l'indicateur verbal "prêt". Après un délai de 2 s ponctué par la commande verbale « go », la tâche des participants consistait à reproduire activement la position du pied de référence avec le pied controlatéral, à la vitesse de leur choix (Meeuwsen et coll., 1993). Il était demandé aux participants d'indiquer qu'ils avaient atteint une estimation satisfaisante en appuyant sur le bouton poussoir qui enregistrerait la position des deux pieds. Le pied de référence restait sur le support pendant la totalité des essais de la condition considérée alors que le pied controlatéral revenait à la position initiale après chaque essai. Le pied de référence et le pied controlatéral étaient le pied non dominant et dominant, respectivement. Puisqu'aucune hypothèse spécifique n'avait été formulée concernant les effets différentiels du vieillissement sur les systèmes hémisphériques dominant et non dominant, la tâche d'estimation choisie dans cette thèse était la tâche la plus difficile, à savoir la tâche d'estimation de la position articulaire effectuée avec le membre dominant. C'est en effet ce type de tâche qui produit les erreurs d'estimation les plus importantes, suggérant ainsi que le système hémisphérique non dominant est spécialisé dans le traitement des signaux proprioceptifs afférents (Adamo et coll., 2009 ; Goble et coll., 2009 ; Leonard et Milner, 1995 ; Naito et coll., 2005).

Variables dépendantes

Trois variables dépendantes ont été utilisées pour évaluer la performance dans la tâche d'estimation : (1) l'erreur totale, (2) l'erreur variable et (3) l'erreur constante (Schmidt et Lee, 2005).

L'erreur totale (ET) est une mesure de la performance globale dont la formule est :

$$ET = (\sum (x_i - T)^2 / n)^{1/2}$$

Où x_i est le score à l'essai i , T est la cible ($10 \pm 0,1$ deg au-dessus de l'horizontale) et n est le nombre d'essais que le participant a réalisé. Dans la littérature, l'erreur absolue qui est une variable statistiquement proche de l'ET est également utilisée pour mesurer la performance globale. Cependant, l'erreur absolue est une combinaison complexe de la précision et de la variabilité qui rend difficile le discernement de la contribution relative de chaque composante dans cette erreur (Schutz et Roy, 1973). Puisque l'ET est toujours une combinaison exacte de la variabilité et de la précision, à savoir, $ET^2 = \text{erreur variable}^2 + \text{erreur constante}^2$, elle a été préférée à l'erreur absolue dans la présente thèse (Henry, 1975).

L'erreur variable (EV) est une mesure de la dispersion par rapport à la moyenne du participant dont la formule est :

$$EV = (\sum (x_i - M)^2 / n)^{1/2}$$

Où M est le score moyen du participant.

L'erreur constante (EC) est une mesure du biais dont la formule est :

$$EC = \sum (x_i - T) / n$$

Cette variable renseigne sur la quantité et la direction de la déviation par rapport à la cible. Dans cette thèse, une erreur constante négative indiquait que le participant n'avait pas dépassé la position de référence, tandis qu'une valeur positive indiquait que le participant avait dépassé la position de référence. A ces différentes variables dépendantes d'erreur s'ajoutaient, chaque fois que nécessaire, d'autres variables dépendantes décrites ultérieurement.

2.1. Effets d'une contrainte musculaire sur le contrôle proprioceptif

Contexte. La littérature traitant du sens de la position montre que la plupart des résultats qui mettent en évidence un effet délétère de la fatigue musculaire ont été observés lorsque les deux membres étaient musculairement actifs alors que tous les résultats qui ne mettent pas en évidence d'effet de la fatigue musculaire ont été observés lorsque le membre de référence était maintenu passivement.

Objectif. Analyser les effets de l'état de contraction du membre de référence (actif vs. passif) sur la performance proprioceptive en l'absence et en présence de fatigue musculaire.

Méthodologie. 14 jeunes adultes ont réalisé une tâche d'estimation directe de la position articulaire contralatérale des chevilles dans deux conditions de contraction des muscles de la cheville de référence (actif vs. passif) et deux conditions de fatigue musculaire de la cheville pointeuse (non-fatigue vs. fatigue).

Résultats. En l'absence de fatigue musculaire, les résultats ne montrent aucune différence significative de performance proprioceptive. En condition fatigue, la performance proprioceptive n'est pas différente de la condition non-fatigue lorsque la cheville de référence est maintenue passivement. Par contre, un maintien actif de cette cheville de référence produit un effet de la fatigue musculaire sur le sens de la position qui se caractérise par une dégradation de la performance proprioceptive.

Conclusion. Ces résultats suggèrent que le système nerveux central cherche davantage à diminuer la différence de position entre les deux membres plutôt que de reproduire la position du membre de référence.

Mots clés. Contrôle moteur ; Proprioception ; Fatigue musculaire

2.1.1. Problématique et hypothèses

Afin de bien évaluer les effets du vieillissement physiologique de l'adulte sur le contrôle proprioceptif et non pas un effet de la fatigue musculaire qui pourrait survenir plus rapidement chez l'adulte âgé, il est important d'utiliser un protocole qui mette le moins possible en jeu cet effet de la fatigue. En effet, la littérature montre que la fatigue musculaire a, dans certaines conditions, un effet sur le contrôle proprioceptif du mouvement.

Certains résultats obtenus dans des études utilisant le protocole d'estimation directe de la position de l'articulation controlatérale pour évaluer les effets de la fatigue musculaire sur le contrôle proprioceptif ont notamment mis en évidence un effet de cette fatigue musculaire (Allen et coll., 2010 ; Fortier et coll., 2010 ; Allen et coll., 2007 ; Givoni et coll., 2007 ; Vuillerme et coll. 2007 ; Allen et Proske, 2006 ; Forestier et Bonnetblanc, 2006 ; Walsh et coll., 2004, 2006 ; Forestier et coll., 2002 ; Saxton et coll., 1995). Dans le même temps, d'autres travaux n'ont pas mis en évidence d'effet de la fatigue musculaire (Fortier et coll., 2010 ; Walsh et coll., 2006 ; Walsh et coll., 2004 ; Brockett et coll., 1997 ; Sharpe et Miles, 1993). Nous proposons que cette divergence des résultats soit liée à l'état de contraction (relâché vs. contracté) du membre de référence. En effet, la plupart des résultats qui ont mis en évidence un effet de la fatigue musculaire ont été observés lorsque le membre de référence était maintenu activement (Allen et coll., 2007 ; Givoni et coll., 2007 ; Allen et Proske, 2006 ; Forestier et Bonnetblanc, 2006 ; Walsh et coll., 2006, 2004; Forestier et coll., 2002 ; Saxton et coll., 1995) alors que tous les résultats qui n'ont pas mis en évidence un effet de la fatigue musculaire ont été observés lorsque le membre de référence était maintenu passivement (Fortier et coll., 2010 ; Walsh et coll., 2006, 2004 ; Brockett et coll.,

1997 ; Sharpe et Miles, 1993). Les résultats de l'étude de Bouët et Gahery (2000) qui ont évalué les effets de l'échauffement sur le contrôle proprioceptif ont également montré un effet de l'état de contraction du membre de référence. Les résultats de cette étude mettent notamment en évidence un effet de l'échauffement musculaire avec un contrôle proprioceptif du genou amélioré lorsque la référence est active et une absence d'effet lorsque le membre référent est passif. A ce jour, les deux seules études qui ont étudié les effets de la fatigue musculaire en fonction de l'état de contraction du membre de référence sur un même échantillon ont été effectuées au niveau du coude (Allen et coll., 2010 ; Walsh et coll., 2004). Cependant, ces résultats ne permettent pas de conclure sur un éventuel effet de l'état de contraction du membre référent puisque l'étude d'Allen et coll. (2010) ne rapporte pas d'effet lié à cet état de contraction alors que l'étude de Walsh et coll. (2010) met en évidence un effet lié à cet état de contraction. Cette dernière étude montre notamment que dans un contexte de fatigue musculaire des fléchisseurs du coude les participants produisent des erreurs constantes plus importantes qu'en l'absence de fatigue lorsque l'avant-bras de référence est activement maintenu en position mais pas quand il est passivement maintenu.

La première étude de cette thèse propose de tester l'hypothèse selon laquelle les effets de la fatigue musculaire sur le contrôle proprioceptif seraient dépendants de l'état de contraction du membre référent non fatigué. Dans ce but, un groupe d'adultes jeunes a effectué la tâche d'estimation directe de la position de la cheville controlatérale dans deux conditions de maintien du membre de référence (actif vs. passif) et deux conditions de fatigue musculaire du membre indicateur (fatigue vs. non-fatigue). Les hypothèses étaient que (1) l'état de

contraction du membre référent n'a pas d'effet sur la performance de contrôle proprioceptif de la cheville en l'absence de fatigue musculaire, mais que (2) dans un contexte de fatigue musculaire, la modification des informations disponibles liées à l'état de contraction du membre référent produisent un effet sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville.

2.1.2. Participants

Quatorze adultes jeunes (âge : 22 ± 2 ans ; poids : 54 ± 2 kg ; taille : 162 ± 8 cm ; moyenne \pm écart type) ont participé à cette étude.

2.1.3. Méthodologie

Dans cette étude, les participants réalisaient la tâche d'estimation directe

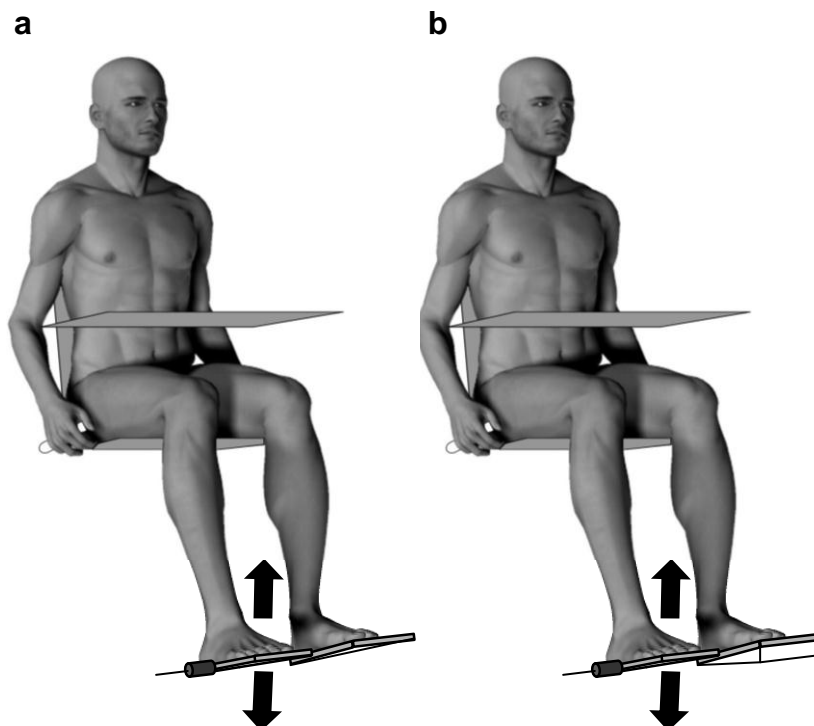


Figure 10. *Installation du participant pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale dans les conditions de référence active (a) et passive (b)*

de la position de la cheville controlatérale dans deux conditions d'état de contraction du membre référent : actif et passif. Dans la condition active (**Figure 10a**), le participant maintenait activement son pied référent dans la position de référence. Dans la condition passive (**Figure 10b**), le participant devait maintenir son membre référent relâché sur un support pendant la totalité des cinq essais.

Exercice Fatigant

Les effets de la fatigue musculaire sur le contrôle proprioceptif du mouvement se sont avérés être indépendants du groupe musculaire fatigué, i.e., agoniste ou antagoniste (Ribeiro et coll., 2011; Inglis et Frank, 1990). Par conséquent, pour éviter les erreurs de positionnement résultantes d'un manque de force musculaire, la fatigue des muscles fléchisseurs plantaires a été préférée à celle des muscles fléchisseurs dorsaux. Pour produire une fatigue musculaire de ces muscles de la cheville, les participants ont réalisé des montées répétées sur la pointe du pied (Lunsford et Perry, 1995). Pour ce faire, il leur était demandé de se tenir debout sur le membre inférieur de référence et de monter sur la pointe du pied puis de redescendre autant de fois que possible. Des encouragements verbaux étaient adressés au participant afin de favoriser une fatigue musculaire maximale. L'exercice fatigant était terminé lorsque les participants ne parvenaient plus à monter sur la pointe des pieds (après 103 s en moyenne). Cet exercice a été choisi car des études antérieures ont montré qu'il produit des signaux EMG caractéristiques de la fatigue musculaire (Österberg et coll., 1998) ainsi qu'une altération du contrôle proprioceptif au niveau de la cheville (Vuillerme et coll., 2007). Immédiatement après chaque session, la fatigue musculaire était évaluée à l'aide une échelle visuelle analogique (Aitken, 1969). Sur la face de l'échelle

visuelle analogique présentée aux participants était représentée une ligne de 10 cm. A l'extrémité gauche de cette ligne on pouvait lire "aucune fatigue» et à l'extrémité droite "fatigue maximale imaginable". Sur la face visible par l'expérimentateur cette ligne était graduée en mm. Il était demandé aux participants d'évaluer leur degré de fatigue musculaire au niveau du mollet en faisant glisser le curseur le long de la ligne. Les participants n'étaient pas informés de leurs résultats en mm. La tâche de fatigue était répétée avant chaque essai de la tâche d'estimation dans la condition fatigue, soit 10 fois au total.

2.1.4. Résultats

Pour analyser la performance d'estimation de la position articulaire, des analyses de variance (ANOVAs) 2 contractions (passif vs. actif) x 2 fatigues (non-fatigue vs. fatigue) avec mesures répétées sur les deux facteurs ont été appliquées aux trois types d'erreurs d'estimation de la position (ET, EV et EC). Pour toutes ces ANOVAs, un test post-hoc par paires d'essais a été utilisé chaque fois que cela s'est avéré nécessaire (différence significative honnête de Tukey). Le niveau de significativité était fixé à $P < 0,05$. Le but de ces analyses de variance était d'analyser les effets de la fatigue musculaire sur la performance de contrôle proprioceptif en fonction de l'état de contraction, actif ou passif, du membre de référence.

L'ensemble des données sont résumées par la moyenne des 5 essais \pm l'erreur standard, sauf indication contraire. Le test d'égalité des variances de Kolmogorov-Smirnov a montré que les distributions utilisées pour l'analyse ne dérogeaient pas à la normalité ($P > 0,05$).

Comme l'illustre la **Figure 11a**, l'analyse de l'erreur totale a montré des effets simples de contraction ($F_{1,14} = 8,92$; $P = 0,009$) et de fatigue ($F_{1,13} = 5,36$; $P = 0,038$). L'interaction de contraction x fatigue était également significative ($F_{1,13} = 10,93$; $P = 0,010$). La décomposition de l'interaction en effets simples a révélé une erreur totale plus importante dans la condition fatigue que dans la condition non fatigue lorsque la cheville de référence est maintenue activement ($P < 0,01$).

Comme l'illustre la **Figure 11b**, l'analyse de l'erreur variable n'a pas montré d'effet simple de contraction ($F_{1,13} = 3,23$; $P = 0,095$), mais un effet simple de fatigue ($F_{1,13} = 6,01$; $P = 0,029$). L'interaction de contraction x fatigue n'était pas significative non plus ($F_{1,13} = 2,75$; $P = 0,121$).

Comme l'illustre la **Figure 11c**, l'analyse de l'erreur constante n'a pas montré d'effet simple de contraction ($F_{1,13} = 0,43$; $P = 0,525$), ni de fatigue ($F_{1,13} = 2,60$; $P = 0,131$). L'interaction de contraction x fatigue était significative ($F_{1,13} = 6,66$; $P = 0,023$). La décomposition de l'interaction en effets simples a révélé une erreur constante plus importante dans la condition fatigue que dans la condition non fatigue lorsque la cheville de référence est maintenue activement ($P < 0,05$).

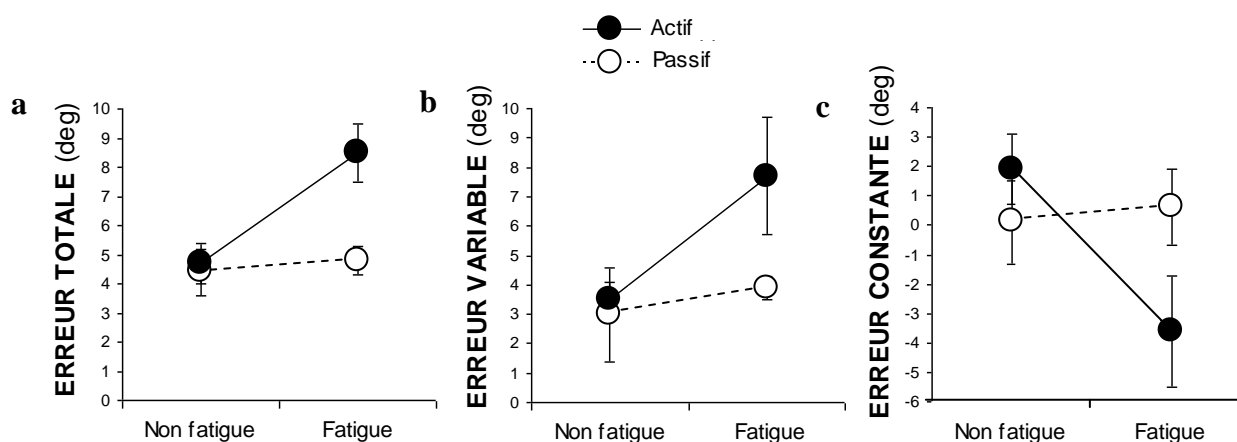


Figure 11. Erreur totale (a), erreur variable (b) et erreur constante (c) pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale en degrés (moyenne \pm SEM) en fonction du support (actif ; passif) et de la fatigue musculaire (non-fatigue ; fatigue).

Les résultats recueillis par l'échelle visuelle analogique ont montré que les participants percevaient une fatigue des muscles plantaire « extrêmement forte » avec une moyenne de $9,0 \pm 0,7$ et $8,9 \pm 0,5$ sur un maximum de 10 pour les conditions de maintien actif et passif du membre de référence, respectivement.

2.1.5. Discussion

L'objectif de cette première étude était de tester une éventuelle modification des effets de la fatigue musculaire sur le contrôle proprioceptif en fonction de l'état de contraction des muscles de la cheville de référence. Pour ce faire, un groupe de jeunes adultes a réalisé la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale dans les conditions de maintien actif et passif de la position de référence avant et après un protocole de fatigue musculaire. Les résultats n'ont montré aucune différence lorsque les sujets n'étaient pas fatigués. Par contre, après un exercice de fatigue musculaire unilatérale, la performance de positionnement se détériorait uniquement dans la condition de maintien actif de la position de référence.

Référence active

Dans la condition de référence active, toutes les informations proprioceptives (i.e. musculaire, cutanées et articulaires) sont disponibles pour les deux chevilles. Dans ce contexte, les résultats obtenus en l'absence de fatigue musculaire confirment ceux de précédentes études qui ont mis en évidence des erreurs constantes d'environ 1 deg (Forestier et Bonnetblanc, 2006 ; Forestier et coll., 2002). L'effet de la fatigue musculaire observé dans la condition de référence active corrobore toutes les études précédemment réalisées qui ont évalué l'effet

de fatigue sur le contrôle proprioceptif des membres inférieurs (Allen et coll., 2010 ; Givoni et coll., 2007 ; Forestier et Bonnetblanc, 2006 ; Forestier et coll., 2002) et des membres supérieurs (Allen et coll., 2007, 2010 ; Allen et Proske, 2006 ; Walsh et coll., 2004, 2006 ; Saxton et coll., 1995) dans cette même condition de contraction du membre référent.

Référence passive

Dans la condition de référence passive, l'information proprioceptive liée à la contraction musculaire émise par les organes tendineux de Golgi et les aires corticales motrices était absente pour la cheville de référence. Dans cette condition, les erreurs observées en l'absence de fatigue musculaire sont cohérentes avec les résultats de précédentes études testant le contrôle proprioceptif de la cheville qui mettent en évidence des erreurs globales (erreurs absolues) d'environ 5 deg et des erreurs variables d'environ 2 deg (Vuillerme et coll., 2006, 2007). L'absence d'effet de la fatigue musculaire dans cette condition de référence passive est cohérente avec la majorité des études antérieures réalisées au niveau du membre supérieur (Fortier et coll., 2010 ; Walsh et coll., 2006, 2004 ; Brockett et coll., 1997 ; Sharpe et Miles, 1993). Dans cette condition passive, Fortier et coll. (2010) n'ont pas mis en évidence d'effet de la fatigue après un exercice isométrique et excentrique. Ils ont par contre montré un effet de la fatigue après un exercice concentrique. Ce dernier résultat pourrait s'expliquer par le positionnement actif du coude qui a fourni des informations proprioceptives relatives au niveau de contraction musculaire nécessaire pour atteindre la position de référence. Comme abordé dans la discussion générale, cette information peut avoir modifié la pondération sensorielle de l'information proprioceptive et favorisé

un effet de la fatigue musculaire sur le contrôle proprioceptif. L'étude de Vuillerme et coll. (2007) a également montré un effet de la fatigue musculaire dans une condition de référence passive. Cependant, dans cette étude, les expérimentateurs ne vérifiaient pas si le participant était effectivement relâché pendant toute la durée de l'essai.

Référence active vs. référence passive

Les résultats de cette première étude montrent que le contrôle proprioceptif de la cheville est plus sensible à un effet de la fatigue musculaire lorsque le membre de référence est contracté. Ce résultat corrobore l'étude de Walsh et al. (2006) au niveau du coude. Dans cette dernière étude, la fatigue des fléchisseurs du coude induisait des erreurs constantes plus importantes par rapport à la condition de non-fatigue lorsque l'avant-bras de référence était actif mais pas lorsqu'il est passif. Cependant, même si les résultats vont dans le sens d'une plus grande erreur constante dans la condition de référence active par rapport à la référence passive, l'étude d'Allen et coll. (2010) n'a pour sa part montré aucun effet de l'état de contraction sur la performance d'estimation de position du coude.

2.1.6. Limites et perspectives

Puisque la performance d'estimation de la position articulaire est différente selon qu'on réalise l'estimation avec le membre dominant ou non-dominant (Goble et Brown, 2007), il serait intéressant de tester cet effet de la latéralité dans un contexte de fatigue musculaire.

Bien que les études traitant des effets de la fatigue musculaire sur le contrôle proprioceptif utilisent toutes un positionnement actif du membre pointeur,

il serait intéressant d'évaluer ces effets avec un membre pointeur passif. On pourrait notamment faire l'hypothèse que dans la condition où les deux membres sont passifs, la fatigue musculaire n'a pas d'effet sur la performance d'estimation de position.

La fatigue musculaire est un perturbateur proprioceptif parmi d'autres. Dans l'optique de généraliser les stratégies mises en jeu au niveau du système nerveux central pour positionner un membre dans la même position que le membre controlatéral, il serait intéressant d'évaluer les effets d'agents physique, tel que le froid, sur la performance dans une tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale. Si c'est bien une altération du contrôle proprioceptif qui produit les erreurs d'estimation observées dans cette première étude, alors le froid, qui va altérer l'information issue des propriocepteurs cutanés, devrait produire les mêmes effets que la fatigue musculaire.

2.2. Effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif

Contexte. Les effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle postural et la locomotion ont largement été étudiés. Cependant, ces deux tâches mettent en jeu le système vestibulaire qui a montré être altéré au cours du vieillissement physiologique. Les effets liés à l'âge que ces études ont mis en évidence pourraient donc être uniquement liés à cette altération vestibulaire et non à des modifications relatives au contrôle proprioceptif.

Objectif. Analyser les effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville.

Méthodologie. 15 adultes jeunes et 15 adultes âgés ont réalisé une tâche d'estimation directe de la position articulaire contralatérale des chevilles dans les paradigmes de simple et double tâche avec différents niveaux de difficulté de la tâche cognitive secondaire.

Résultats. Les résultats ne montrent pas de différence de performance proprioceptive entre les adultes jeunes et âgés dans un paradigme de simple tâche proprioceptive. Cependant, la réalisation d'une tâche cognitive secondaire met en évidence une baisse des performances proprioceptives et cognitives des adultes âgés par rapport aux adultes jeunes.

Conclusion. Ces résultats suggèrent que le contrôle proprioceptif des adultes âgés est moins résistant à une contrainte cognitive que celui des adultes jeunes.

Mots clés. Contrôle moteur ; Proprioception ; Attention ; Vieillesse

2.2.1. Problématique et hypothèses

L'attention est un indicateur de l'activité cognitive qui rend compte du caractère limité de la capacité de traitement de l'information au niveau du système nerveux central (Pashler, 1998). L'attention peut donc être utilisée pour mesurer une éventuelle surcharge cognitive au niveau du système nerveux central. Il a été montré que la division de l'attention entre deux tâches réalisées de manière simultanée conduisait à un recrutement réduit des zones corticales sensori-motrices. En effet, la zone corticale recrutée lors d'une double tâche est moins importante que lorsque cette tâche est réalisée de manière isolée (Loose et coll., 2003 ; Rémy et coll., 2010). Dans ces situations de double tâche, les meilleures performances sensorielles sont précisément liées à la capacité du participant à recruter ces zones corticales (Johnson et Zatorre, 2006). Cependant, comme les études d'imagerie cérébrale le montrent (Heuninckx et coll., 2005, 2008 ; Hutchinson et coll., 2002 ; Mattay et coll., 2002 ; Naccarato et coll., 2006), les adultes âgés doivent recruter davantage de ressources corticales que les adultes jeunes pour atteindre un même niveau de performance dans une simple tâche. Il est vraisemblable que cette augmentation du recrutement cortical soit liée à une augmentation du coût attentionnel. Dans cette deuxième étude, nous faisons donc l'hypothèse que la performance de contrôle proprioceptif des adultes âgés est plus sensible à une augmentation des contraintes cognitives. Plus précisément, nous postulons que les adultes âgés atteignent leurs limites de réserves attentionnelles pour un niveau de contrainte cognitive inférieur à celui des adultes jeunes.

Pour tester cette hypothèse, il est nécessaire de proposer un protocole capable d'amener le système attentionnel à ses limites. Dans ce but, il était demandé aux participants de réaliser une tâche d'estimation directe de la position

articulaire controlatérale dans des protocoles de simple et double tâche. L'hypothèse était que (1) la performance de contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés n'est pas différente dans une simple tâche d'estimation de la position articulaire, mais que (2) l'adjonction d'une tâche cognitive secondaire ainsi que l'augmentation de la complexité de cette tâche secondaire entraîne une dégradation des performances dans la tâche de contrôle proprioceptif et/ou dans la tâche cognitive, et cela d'autant plus que les adultes sont âgés.

2.2.2. Participants

Quinze adultes âgés (âge : 77 ± 7 ans ; poids : 57 ± 11 kg ; taille : 162 ± 11 cm) et quinze adultes jeunes (âge : 28 ± 3 ans ; poids : 68 ± 11 kg ; taille : 174 ± 11 cm) ont participé à cette étude. La moyenne des scores au MMSE des adultes âgés inclus dans l'étude était de $28,4 \pm 0,4$.

2.2.3. Méthodologie

Tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale

Les effets d'un exercice musculaire fatigant sont différents pour des adultes jeunes et âgés (Christie et coll., 2011). C'est pourquoi, afin d'éviter de confondre un effet de la fatigue musculaire éventuellement induite par la répétition de la tâche d'estimation de position, il est préférable de choisir un protocole expérimental qui est le moins sensible possible à un effet de la fatigue musculaire. Au regard des résultats de la première étude, il s'avère que la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale soit moins sensible à la fatigue musculaire lorsque la cheville de référence est passive plutôt que active. C'est

donc ce protocole qui a été préféré dans cette thèse pour l'étude des adultes âgés.

Tâche cognitive

La tâche cognitive était inspirée d'une version informatisée du test de Stroop verbal dans laquelle les participants sont invités à nommer aussi rapidement et aussi précisément que possible la couleur de mots de 7 cm de haut x 17 cm de large qui apparaissent sur un écran de 46 cm de diagonale situé à 90 cm des yeux du participants. Cette tâche de type Stroop a été choisie pour deux raisons. Tout d'abord, elle permet d'investiguer différents niveaux de difficulté cognitive. Ensuite, le coût cognitif lié à cette tâche est basé sur la lecture automatique qui n'interfère vraisemblablement pas avec les tâches de contrôle proprioceptif du mouvement. Dans cette deuxième étude, deux niveaux de difficulté de la tâche cognitive ont été étudiés. Dans la tâche cognitive facile (condition congruente), il était demandé aux participants de nommer la couleur de mots de couleurs écrits dans cette même couleur, congruente. Dans la tâche cognitive difficile (condition non-congruente) il était demandé aux participants de nommer la couleur de mots de couleurs écrits dans une couleur différente, non-congruente (**Figure 12**). Du fait du processus de lecture automatique et en comparaison à des mots neutres, la facilitation fournie par le mot de couleur congruent conduit généralement à des réponses plus rapides et à moins d'erreurs alors que la distraction fournie par le mot de couleur non-congruent conduit généralement à des réponses plus lentes et à davantage d'erreurs (Stroop, 1935). Le défilement des mots à l'écran débutait au moment de la commande verbale "go" de façon concomitante à la tâche d'estimation de position. Les mots étaient

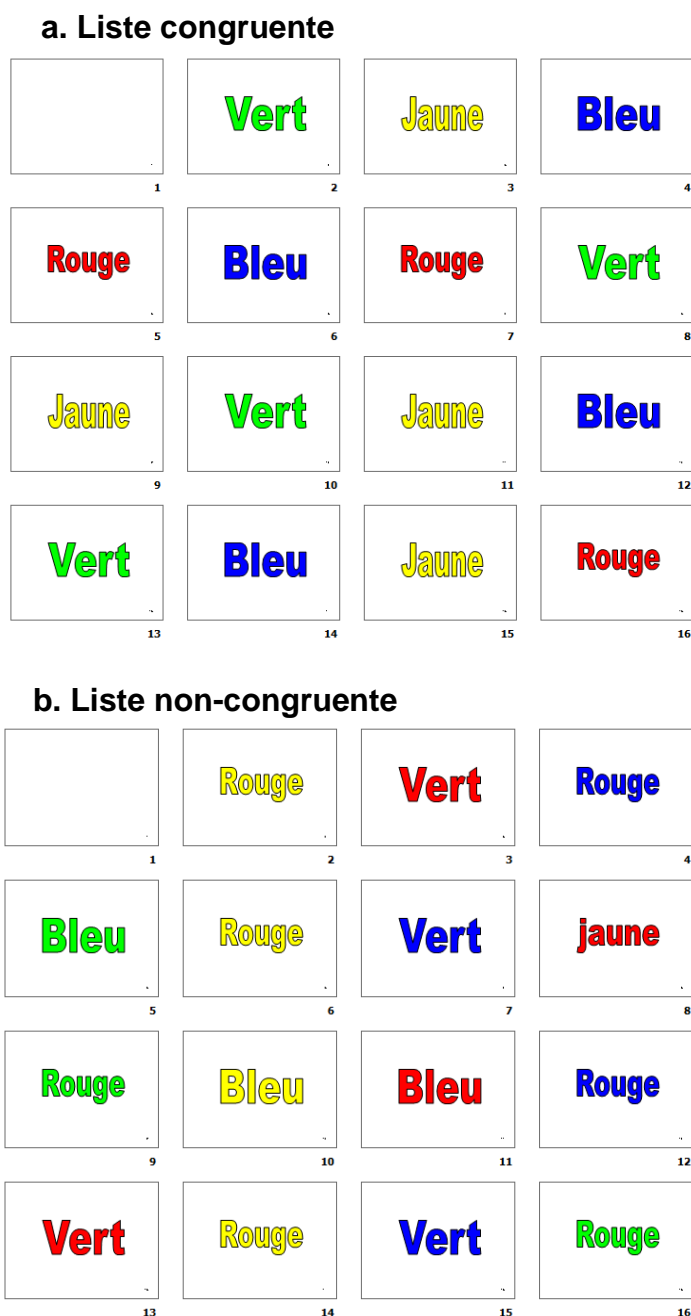


Figure 12. Exemples de listes de mots pour les tests de Stroop de type congruent (a) et non-congruent (b). Chaque mot était présenté seul sur l'écran présenté au participant.

présentés un par un et le changement de mot s'effectuait immédiatement après que le participant ait nommé la couleur du mot affiché. Le défilement des mots se poursuivait jusqu'à ce que le participant presse le bouton-poussoir qui validait l'estimation de position. Comme l'illustre la **Figure 12**, les mots utilisés pour les tests de Stroop étaient les mots «Vert», «Rouge», «Bleu» et «Jaune». Pour écrire

ces mots, les couleurs correspondantes étaient utilisées de façon congruente ou non-congruente selon la condition cognitive considérée.

Procédures

La tâche principale était la tâche d'estimation de la position de la cheville controlatérale. Il était demandé aux participants d'effectuer cette tâche du mieux possible quelle que soit la condition. Cette tâche était réalisée dans une condition de simple tâche et deux conditions de double tâche.

Dans la condition de simple tâche d'estimation de position, il était demandé aux participants de réaliser la tâche principale seule en fixant un point noir situé au centre de l'écran blanc placé en face d'eux. Dans les conditions de double tâche, les participants effectuaient la tâche principale en même temps que la tâche cognitive secondaire. Cette tâche secondaire était une tâche de type Stroop qui était réalisée dans deux conditions (congruente et non-congruente). Il était demandé aux participants d'effectuer cette tâche du mieux possible sans altérer la performance dans la tâche principale. La mesure dans laquelle la performance dans cette tâche secondaire se détériorait était utilisée pour évaluer l'augmentation de la demande attentionnelle imposée par la tâche primaire de contrôle proprioceptif du mouvement de la cheville. L'ordre de présentation des trois conditions (simple tâche, double tâche congruente et double tâche non-congruente) était contrebalancé entre les participants. Le temps de repos entre chaque condition était de 3 min (Stelmach et Sirica, 1986).

La tâche secondaire était également réalisée dans un paradigme de simple tâche pour chacune des conditions congruente et non-congruente. Les résultats obtenus étaient utilisés comme représentant la performance cognitive contrôle.

Cependant, puisque le nombre de mots de couleur nommés dans la condition de double tâche était dépendant du temps nécessaire pour accomplir la tâche d'estimation, il était nécessaire que la double tâche soit réalisée avant la simple tâche cognitive. Ensuite, pour permettre la comparaison entre les conditions cognitives de simple tâche et de double tâche, les participants devaient nommer autant de couleurs dans la condition de simple tâche cognitive que dans la condition de double tâche correspondante. Dans la condition congruente, pour s'assurer que les participants nommaient bien les couleurs et ne lisaient pas les mots, il leur était faussement indiqué qu'il pouvait y avoir des mots de couleur non-congruents dans les listes «congruentes».

Avant chaque condition, il était expliqué aux participants comment ils devaient effectuer la condition à venir. Suite à ces explications, les participants réalisaient trois essais de familiarisation non enregistrés. Pour chaque condition, 10 essais ont été enregistrés pour un total de 50 essais, soit 10 essais de simple tâche d'estimation de la position articulaire ; 10 essais congruents et 10 essais non-congruents de simple tâche cognitive ; 10 essais congruents et 10 essais non-congruents de double tâche où les sujets réalisaient la tâche d'estimation proprioceptive de façon concomitante à la tâche cognitive. Les participants n'étaient pas informés des résultats de leurs estimations de position articulaire.

Variables dépendantes

Tâche d'estimation de la position articulaire

En plus des trois types d'erreurs utilisées pour analyser la performance de positionnement, le temps nécessaire pour réaliser l'estimation de position était également mesuré. Ce temps était défini par le temps écoulé entre l'instruction

«go» et le moment où le participant appuyait sur le bouton-poussoir pour enregistrer l'essai.

Tâche cognitive

Deux variables dépendantes étaient calculées pour chacune des deux tâches cognitives : (1) la latence de dénomination de la couleur (indice cognitif de vitesse), c'est à dire le temps nécessaire pour effectuer l'estimation de position articulaire divisé par le nombre de mots de couleur nommés, et (2) le pourcentage d'erreurs de dénomination de couleur (indice cognitif de précision), c'est à dire le nombre d'erreurs divisé par le nombre total de mots de couleur nommés.

2.2.4. Résultats

L'ensemble des données sont résumées par la moyenne des 10 essais \pm l'erreur standard, sauf indication contraire. Le test d'égalité des variances de Kolmogorov-Smirnov a montré que les distributions utilisées pour l'analyse ne dérogeaient pas à la normalité ($P > 0,05$).

Tâche d'estimation de la position articulaire

Pour l'analyse de la performance d'estimation de la position articulaire, des ANOVAs 2 groupes (adultes jeunes vs. adultes âgés) x 3 tâches (simple tâche d'estimation vs. double tâche congruente vs. double tâche non-congruente) avec mesures répétées sur le dernier facteur ont été appliquées aux trois types d'erreurs d'estimation de la position (totale, variable et constante), ainsi qu'au temps d'estimation. Pour toutes ces ANOVAs, un test post-hoc par paires d'essais a été utilisé chaque fois que cela s'est avéré nécessaire (différence significative

honnête de Tukey). Le niveau de significativité a été fixé à $P < 0,05$. Le but de ces analyses de variance était de tester l'effet d'une contrainte cognitive sur les performances de contrôle proprioceptif des adultes jeunes et âgés.

Comme l'illustre la **Figure 13a**, l'analyse de l'erreur totale a mis en évidence des effets simples de groupe ($F_{1,14} = 8,92$; $P = 0,009$) et de tâche ($F_{2,28} = 19,56$; $P < 0,001$). L'interaction groupe x tâche était également significative ($F_{2,28} = 4,45$; $P = 0,021$). La décomposition de l'interaction en effets simples a montré une erreur totale plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes dans les conditions de double tâche congruente ($3,6 \pm 0,5$ vs. $7,9 \pm 1,1$ deg ; $P < 0,001$) et non-congruente ($4,9 \pm 0,6$ vs. $8,2 \pm 1,0$ deg ; $P = 0,010$). Aucune différence n'a été mise en évidence entre les deux groupes d'âge pour la simple tâche d'estimation de la position articulaire ($3,0 \pm 0,2$ vs. $3,8 \pm 0,5$ deg ; $P = 0,954$).

Comme l'illustre la **Figure 13b**, l'analyse de l'erreur variable a montré un effet simple de tâche ($F_{2,28} = 6,65$; $P = 0,004$) mais pas de groupe ($F_{1,14} = 2,28$; $P = 0,153$). L'interaction groupe x tâche n'était pas significative ($F_{2,28} = 0,07$; $P = 0,933$).

Comme l'illustre la **Figure 13c**, l'analyse de l'erreur constante a montré un effet simple de tâche ($F_{2,28} = 4,54$; $P = 0,020$) mais pas de groupe ($F_{1,14} = 4,15$; $P = 0,061$). L'interaction de groupe x tâche était significative ($F_{2,28} = 3,62$; $P = 0,040$). La décomposition de l'interaction en effets simples a révélé une erreur constante plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes dans les conditions de double tâche congruente ($0,5 \pm 0,9$ vs. $4,9 \pm 1,9$ deg ; $P = 0,011$) et non-congruente ($1,1 \pm 1,2$ vs. $5,4 \pm 1,8$ deg ; $P = 0,016$). Aucune différence n'a

été mise en évidence pour la simple tâche d'estimation de la position articulaire entre les deux groupes d'âge ($0,2 \pm 0,7$ vs. $0,4 \pm 1,0$ deg ; $P > 0,999$).

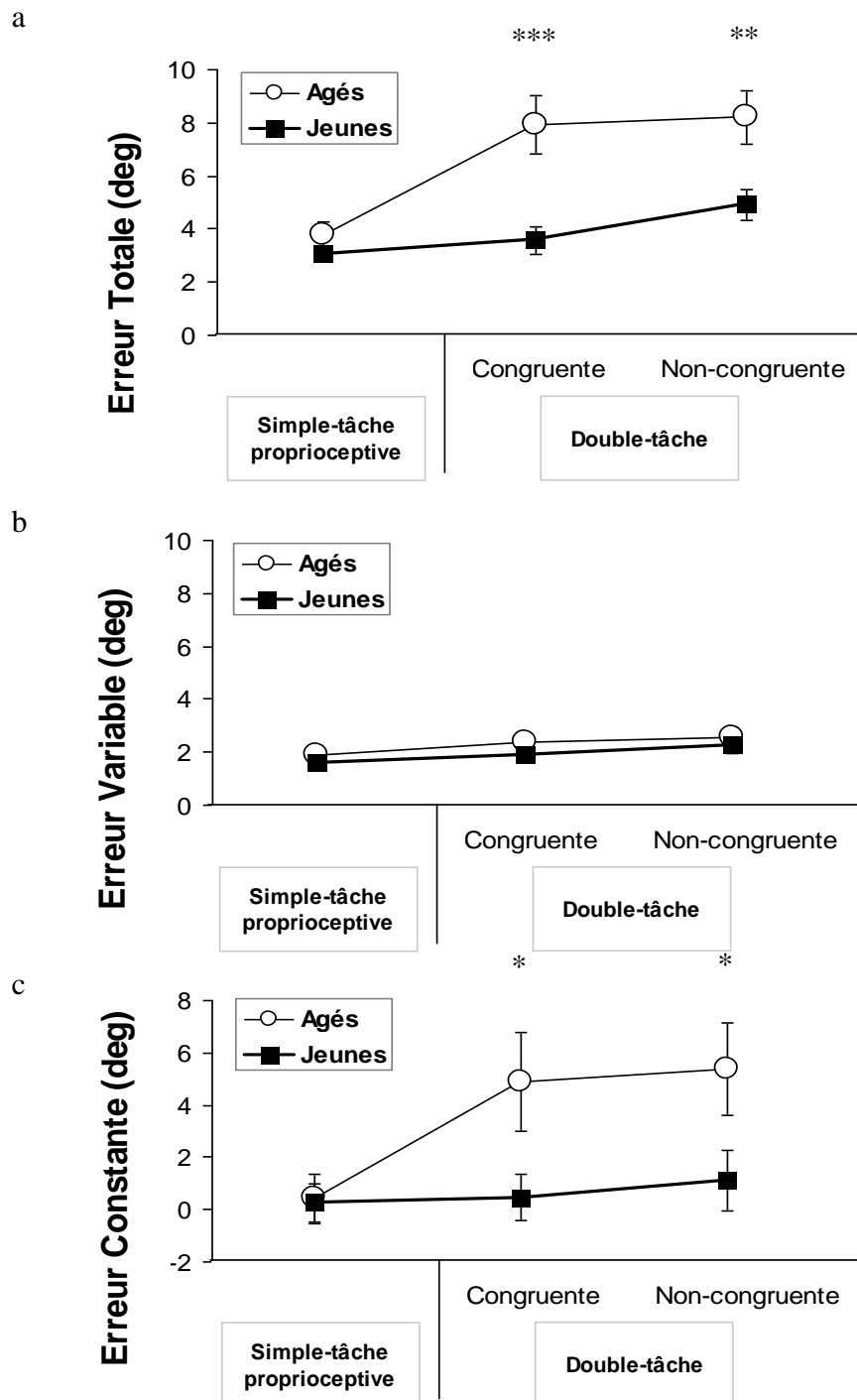


Figure 13. Erreur totale (a), erreur variable (b) et erreur constante (c) pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale en degrés (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la tâche (simple tâche proprioceptive ; double tâche congruente ; double tâche non-congruente). * $P < .05$; ** $P < .01$; *** $P < .001$

Comme l'illustre la **Figure 14**, l'analyse du temps d'estimation de la position articulaire a mis en évidence des effets simples de groupe ($F_{1,14} = 9,02$; $P = 0,009$) et de tâche ($F_{2,28} = 16,29$; $P < 0,001$). L'interaction groupe x tâche était également significative ($F_{2,28} = 3,84$; $P = 0,034$). La décomposition de l'interaction en effets simples a montré que les adultes âgés ont besoin de davantage de temps que les adultes jeunes pour réaliser l'estimation dans les conditions de double tâche congruente ($2,54 \pm 0,31$ vs. $4,49 \pm 0,75$ s ; $P = 0,022$) et non-congruente ($3,51 \pm 0,53$ vs. $6,37 \pm 1,01$ s ; $P < 0,001$). Aucune différence n'a été mise en évidence pour la simple tâche d'estimation de la position articulaire entre les deux groupes d'âge ($2,03 \pm 0,22$ vs. $2,67 \pm 0,22$ s ; $P = 0,870$).

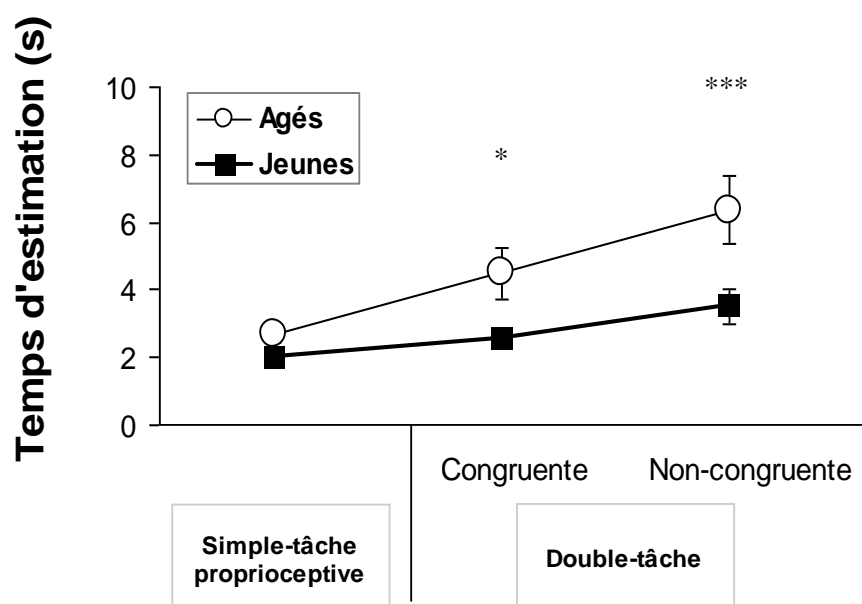


Figure 14. Temps d'estimation de la position articulaire controlatérale en secondes (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la tâche (simple-tâche proprioceptive ; double-tâche congruente ; double-tâche non-congruente). * $P < .05$; *** $P < .001$

Tâche Cognitive

Pour analyser la performance d'estimation de la position articulaire, des ANOVAs 2 groupes (adultes jeunes vs. adultes âgés) x 2 tâches (simple tâche cognitive vs. double tâche) x 2 conditions (congruente vs. non-congruente) avec mesures répétées sur les deux derniers facteurs ont été appliquées à l'indice cognitif de vitesse. Puisqu'il n'y a aucune erreur dans la dénomination des couleurs pour les conditions congruentes (simple tâche et double tâche), une ANOVA 2 groupes (adultes jeunes vs. adultes âgés) x 2 tâches (simple tâche non-congruente vs. double tâche non-congruente) avec mesures répétées sur le dernier facteur a été appliquée à l'indice cognitif de précision dans les conditions non-congruentes.

Comme l'illustre la **Figure 15**, l'analyse de l'indice cognitif de vitesse a montré des effets simples de groupe ($F_{1,14} = 73,78$; $P < 0,001$), de tâche ($F_{1,14} = 53,06$; $P < 0,001$) et de condition ($F_{1,14} = 108,54$; $P < 0,001$). Une triple interaction groupe x tâche x condition ($F_{1,14} = 4,85$; $P = 0,045$) a également été mise en évidence. La décomposition de l'interaction en effets simples a révélé une latence de dénomination des couleurs similaire entre les deux groupes d'âge dans la simple tâche congruente (735 ± 23 vs. 709 ± 12 ms ; $P > 0,999$) alors qu'elle était plus élevée pour les adultes âgés que pour les adultes jeunes dans la simple tâche non-congruente (921 ± 28 vs. 1282 ± 73 ms ; $P = 0,011$) ainsi que dans les double tâches congruente (842 ± 34 vs. 1367 ± 101 ms ; $P < 0,001$) et non-congruente (1190 ± 46 vs. 1739 ± 82 ms ; $P < 0,001$).

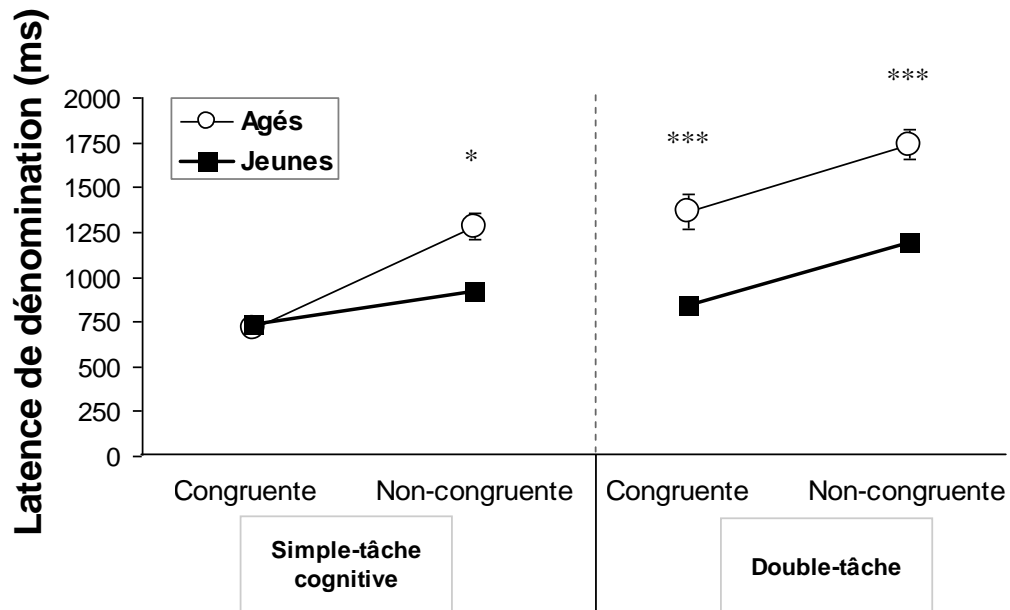


Figure 15. Latence de dénomination de la couleur en millisecondes (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés), de la tâche (simple tâche cognitive ; double tâche), et de la condition (congruente ; non-congruente). * $P < .05$; *** $P < .001$

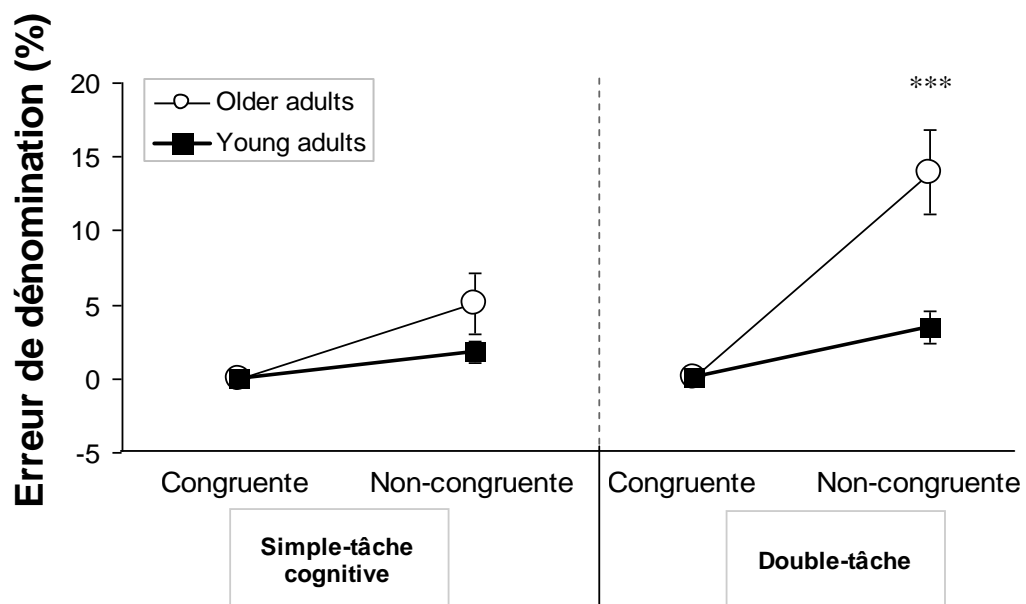


Figure 16. Pourcentage d'erreurs de dénomination de la couleur (moyenne \pm SEM) en fonction de la tâche (simple tâche cognitive ; double tâche), et de la condition (congruente ; non-congruente). *** $P < .001$

Comme l'illustre la **Figure 16**, l'analyse de l'indice cognitif de précision a montré des effets simples de groupe ($F_{1,14} = 8,52$; $P = 0,011$), de tâche ($F_{1,14} = 19,40$; $P < 0,001$) ainsi qu'une interaction groupe x tâche ($F_{1,14} = 8,58$; $P = 0,011$). La décomposition de l'interaction en effets simples n'a pas montré de différence pour la simple tâche non-congruente ($1,8 \pm 0,7$ vs. $5,1 \pm 2,1$ % ; $P = 0,269$), mais un pourcentage d'erreurs de dénomination plus important chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes dans la double tâche non-congruente ($3,4 \pm 1,1$ vs. $13,8 \pm 2,9$ % ; $P < 0,001$).

2.2.5. Discussion

Dans cette deuxième étude expérimentale, un groupe d'adultes jeunes et un groupe d'adultes âgés ont réalisé une tâche d'estimation directe de la position articulaire de la cheville controlatérale dans des protocoles de simple tâche et de double tâche avec deux niveaux de difficulté de la tâche cognitive secondaire. Ceci, afin d'évaluer les effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif du mouvement des adultes jeunes et âgés.

Simple tâche

Dans la condition de simple tâche proprioceptive, aucune différence significative entre les adultes jeunes et âgés n'a été mise en évidence pour les quatre variables dépendantes utilisées pour analyser la performance d'estimation directe de la position articulaire controlatérale ; à savoir, l'erreur totale, l'erreur variable, l'erreur constante et le temps d'estimation de la position (hypothèse 1).

L'absence de différence significative entre l'erreur totale des adultes âgés et celle des adultes jeunes est cohérente avec l'étude de Stelmach et Sirica (1986)

qui utilise l'erreur absolue comme variable dépendante pour évaluer la performance proprioceptive globale. Ces auteurs ne montrent aucun déficit de contrôle proprioceptif lié à l'âge lorsque les deux membres sont actifs dans une tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale. Pour expliquer ce résultat, ces auteurs suggèrent que chez les adultes âgés, le signal proprioceptif efférent est utilisé pour compenser un déficit du signal proprioceptif afférent. Les résultats d'erreur totale obtenus dans cette deuxième étude supportent la proposition de ces auteurs. Cependant, d'autres études utilisant le même protocole d'estimation de la position articulaire ont mis en évidence une erreur absolue plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Adamo et coll., 2007, 2009 ; Meeuwsen et coll., 1993). La divergence de ces résultats comparés à ceux de la présente étude pourrait s'expliquer par la différence de temps passé dans la position de référence. En effet, dans la présente étude, le pied de référence était maintenu dans la position de référence pendant dix essais alors que dans les études mentionnées ci-dessus il était maintenu le temps d'un seul essai. Or, des études antérieures ont montré que l'information proprioceptive est stable en l'absence de vision (Brown et coll., 2003 a, b ; Desmurget et coll., 2000) et peut même, en l'absence d'étalonnage visuel, être renforcée par le maintien d'une position statique prolongée dans le temps (Goble et coll., 2010b). Les résultats de la présente étude suggèrent que lorsque le membre de référence est présenté durant une période de temps suffisante, la performance proprioceptive globale des adultes âgés n'est pas différente de celle des adultes jeunes pour une simple tâche d'estimation de la position articulaire. Comme le soulignent Goble et coll. (2010b), l'augmentation du temps de présentation du membre de référence offre la possibilité de développer une

représentation interne précise de la position du membre de référence. Cette prolongation du temps de traitement est susceptible d'être d'une importance critique lorsqu'il est nécessaire de compenser le bruit inhérent aux signaux proprioceptifs afférents chez les adultes jeunes (van Beers et coll., 2002a) ainsi que les dégénérescence musculaires et nerveuses observées chez les adultes âgés.

La division de la performance globale (erreur totale) en erreurs variable et constante apporte des informations supplémentaires sur la performance de contrôle proprioceptif. Les résultats de l'erreur variable montrent que les adultes âgés sont aussi réguliers que les adultes jeunes dans une simple tâche proprioceptive. Ces résultats corroborent ceux de l'étude de Stelmach et Sirica (1986) mais pas ceux de Meeuwsen et coll. (1993) qui mettent en évidence une plus grande variabilité des adultes âgés par rapport aux adultes jeunes au cours des premiers essais d'une tâche d'estimation directe de la position articulaire contralatérale. Toutefois, cette dernière étude met en évidence une interaction entre âge et blocs d'essais qui montre une disparition de la différence de variabilité entre les adultes jeunes et âgés après le deuxième bloc de trois essais. Goble et coll. (2010b) ont montré que lorsque les signaux relatifs à la position du membre de référence sont fournis pendant une plus longue période de temps, l'erreur variable diminuait significativement chez les jeunes adultes. Dans la présente étude, la prolongation du temps de présentation de la position de référence pourrait avoir permis aux adultes âgés de réduire la variabilité de leur performance proprioceptive.

Les résultats d'erreur constante montrent que les adultes âgés étaient aussi précis que les adultes jeunes. Ces résultats corroborent l'étude de Meeuwsen et

coll. (1993) et suggèrent que la précision d'estimation de la position articulaire n'est pas différente entre les populations jeunes et âgées, tout du moins, dans un protocole de simple tâche.

Le temps d'estimation de la position articulaire a été mesuré afin de contrôler le fait que les personnes âgées ne prolongent pas la période de présentation de la position de référence pour compenser une éventuelle baisse des performances proprioceptives. Les résultats montrent que les personnes âgées ne mettent pas davantage de temps que les adultes jeunes pour estimer la position de leur cheville et ne prolongent donc pas la période de présentation de la position de référence.

Cependant, l'absence de différence pour les quatre variables dépendantes de la tâche d'estimation de la position articulaire (ET, EV, EC et temps d'estimation) entre adultes jeunes et âgés n'est pas suffisante pour conclure sur la question de l'existence d'un déficit du contrôle proprioceptif lié au vieillissement. En effet, cette absence de différence dans une simple tâche proprioceptive n'exclue pas une modification du coût cognitif de ce contrôle proprioceptif. Comme en témoignent les performances dans des tâches de contrôle moteur, le recrutement de ressources corticales additionnelles permet aux adultes âgés d'atteindre des niveaux de performance comparables à ceux des jeunes adultes (Heuinckx et coll., 2005, 2008 ; Hutchinson et coll., 2002 ; Mattay et coll., 2002 ; Naccarato et coll., 2006). Pour démasquer une éventuelle altération du contrôle proprioceptif du mouvement au cours du vieillissement physiologique, il est donc nécessaire d'augmenter la difficulté de la tâche.

Double tâche

Deux hypothèses complémentaires, périphérique et centrale, peuvent expliquer l'altération du contrôle proprioceptif du mouvement de la cheville observée chez les adultes âgés.

D'un point de vue de périphérique, plusieurs études ont montré que les propriocepteurs étaient modifiés au cours du vieillissement physiologique de l'adulte. Ces modifications ont notamment été mises en évidence au niveau des muscles (Kararizou et coll., 2005 ; Liu et coll., 2005 ; Rosant et coll., 2007 ; Swash et Fox, 1972), des articulations (Aydoğ et coll., 2006 ; Morisawa, 1998 ; Salo et Tatton, 1993) et de la peau (Bolton et coll., 1966 ; Cauna et Mannan, 1958). Elles conduisent à une diminution de la qualité et de l'intensité des entrées sensorielles provenant de ces propriocepteurs (Levin et Benton, 1973 ; Miwa et coll., 1995). Cette modification des entrées proprioceptives au niveau périphérique pourrait être à l'origine d'une augmentation de la capacité cognitive requise pour traiter ces entrées au niveau central. Cette dégradation des informations proprioceptives afférentes pourrait également affecter le schéma corporel des adultes âgés. En effet, le schéma corporel qui est défini comme étant la représentation interne de la position du corps (Berlucchi et coll., 2010 ; Head et Holmes, 1911) est construit sur la base de contributions multi-sensorielles dont les récepteurs proprioceptifs font partie (Maravita et coll., 2003). Ainsi, l'altération des informations qui sont transmises aux zones corticales somato-sensorielles par les récepteurs proprioceptifs pourrait modifier le schéma corporel des adultes âgés. Pour mettre en place des réponses musculaires adaptées lors de la tâche d'estimation de la position articulaire, le modèle interne de l'action doit être basé sur un schéma corporel approprié (Morasso et coll., 1999). Par conséquent, la modification du

schéma corporel pourrait avoir une incidence sur l'efficacité du modèle interne comme cela est discuté dans l'hypothèse centrale.

D'un point de vue central, les changements observés au cours du vieillissement physiologique dans le cortex cérébral, avec notamment la perte de cellules (Giorgio et coll., 2010) et l'altération de la myéline et des fibres nerveuses (Peters, 2002), pourraient entraîner une diminution de la capacité de traitement central de l'information (Teasdale et coll., 1991). La diminution de cette capacité de traitement pourrait à son tour altérer l'intégration des entrées sensorielles (musculaires, articulaires, cutanées) qui deviendrait cognitivement plus coûteuse qu'elle ne l'est chez l'adulte jeune (Redfern et coll., 2001). Le fait que les informations du système proprioceptif proviennent de plusieurs organes sensoriels doit également être souligné. En effet, la proprioception repose sur des informations provenant des récepteurs comprenant des indicateurs de longueur musculaire (fuseaux neuro-musculaires) (Goodwin et coll., 1972), des récepteurs de tension musculaire (organes tendineux de Golgi) (Houk et coll., 1971) ainsi que des récepteurs cutanés (Edin, 1992) et articulaires (Ferrell et coll., 1987). La méthode utilisée dans cette étude pour analyser le contrôle proprioceptif du mouvement ne nous permet pas de déterminer la contribution spécifique de chacun des récepteurs sensoriels encodant les informations proprioceptives. En effet, nous avons uniquement considéré le résultat final des différents capteurs utilisés pour fournir une estimation de la position articulaire de la cheville. Cependant, les informations provenant des différents types de récepteurs proprioceptifs font l'objet d'une pondération qui détermine la mesure dans laquelle l'information va être prise en compte afin de déterminer la position articulaire perçue. Le modèle de pondération centrale des entrées sensorielles a été utilisé

pour expliquer comment l'intégration de plusieurs signaux sensoriels était réalisée afin de faire face à l'imprévisibilité de l'environnement ainsi qu'à l'erreur de mesure associée à l'encodage sensoriel (Knill et Pouget, 2004). Ce modèle a été validé dans plusieurs études mettant en jeu des modalités sensorielles différentes (par exemple van Beers et coll., 2002b), mais aussi dans un même système sensoriel (par exemple Hillis et coll., 2004) et notamment entre les différents types de récepteurs du système proprioceptif (Mugge et coll., 2009). Puisque la pondération sensorielle est moins efficace chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Speers et coll., 2002 ; Stephen et coll., 2010), des ressources cognitives additionnelles pourraient être nécessaires aux adultes âgés pour maintenir un niveau de performance de contrôle proprioceptif comparable à celui des adultes jeunes.

En d'autres termes, on peut raisonnablement supposer que la combinaison des facteurs périphériques et centraux mène à la dégradation du contrôle proprioceptif du mouvement observée chez les adultes âgés dans un contexte de contrainte cognitive.

2.2.6. Limites et perspectives

La principale limite de cette étude est liée au caractère indirect de la méthode utilisée pour rendre compte de l'effet de la contrainte cognitive. Il aurait été intéressant d'analyser l'activité corticale des participants dans les différentes conditions de réalisation de la tâche d'estimation de position. Ceci aurait permis d'avoir une mesure plus directe de l'activité corticale liée à la performance de contrôle proprioceptif mais également de corrélérer les différences de performance

entre les paradigmes de simple et double tâche avec les résultats d'imagerie cérébrale.

Il serait également intéressant d'étudier l'effet d'une contrainte cognitive dans une tâche ne mettant pas en jeu le positionnement des chevilles mais la pression exercée par les soles plantaires. La mesure de cette pression permettrait de compléter les résultats obtenus dans cette deuxième étude et d'ouvrir la voie vers une recherche plus appliquée, pour la conduite automobile notamment. En effet, en conduite automobile, la gestion des pédales de frein et d'accélération met en jeu des régulations de positions articulaires et de pressions plantaires.

2.3. Effets d'une contrainte temporelle sur le contrôle proprioceptif

Contexte. Pour contrôler le système sensori-moteur, le système nerveux central met en jeu des modèles internes qui permettent d'imiter les transformations qui s'opèrent entre les commandes motrices et les signaux sensoriels.

Objectif. Analyser les effets d'une contrainte temporelle sur le contrôle proprioceptif et les modèles internes qui lui sont associés chez des adultes jeunes et âgés.

Méthodologie. 12 adultes jeunes et 12 adultes âgés ont réalisé une tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale des chevilles dans deux conditions de vitesse (libre et rapide). Les variables dépendantes utilisées pour évaluer la performance étaient les erreurs totale, variable et constante ainsi que des variables cinématiques.

Résultats. Dans la condition de vitesse libre, l'erreur d'estimation finale n'est pas différente entre les adultes jeunes et âgés. Cependant, pour atteindre cette position finale, les adultes âgés utilisent un plus grand nombre de sous-mouvements que les adultes jeunes. Dans la condition de vitesse rapide, l'erreur d'estimation est plus importante chez les adultes âgés que chez les jeunes.

Conclusion. Les différences de comportements et de résistance à une contrainte temporelle entre adultes jeunes et âgés suggèrent que les modèles internes liés au contrôle proprioceptif du mouvement sont modifiés au cours du vieillissement physiologique de l'adulte.

Mots clés. Contrôle moteur ; Modèles internes ; Proprioception ; Vieillesse

2.3.1. Problématique et hypothèses

A ce jour, les protocoles mis en place afin d'analyser un éventuel effet du vieillissement sur les modèles internes n'ont pas apporté de conclusion franche quant à l'expression spatio-temporelle de l'altération présumée de ces modèles. En d'autres termes, on ne sait pas quels sont les conséquences observables de cette altération présumée. Assimiler la tâche d'estimation de la position articulaire décrite dans la méthodologie générale à une tâche de pointage d'une cible proprioceptive pourrait permettre d'apporter de nouvelles informations sur l'évolution des modèles internes du contrôle proprioceptif du mouvement au cours du vieillissement physiologique. Ce paradigme pourrait en effet permettre de pallier aux limites liées aux protocoles d'imagerie mentale et de pointage d'une cible visuelle décrites dans le cadre théorique de la présente thèse. En effet, en assimilant la position de référence à une cible proprioceptive, les analyses cinématiques et temporelles sont possibles et l'absence d'information visuelle empêche toute possibilité d'apprentissage et de repondération sensorielle.

Cette troisième étude se propose donc d'évaluer les effets du vieillissement physiologique sur les modèles internes du contrôle proprioceptif. Dans ce but, un groupe de jeunes adultes et un groupe d'adultes âgés ont effectué une tâche de pointage proprioceptif de la position de la cheville controlatérale dans deux conditions de vitesse d'exécution (libre et rapide). Ces conditions avaient pour objectif d'évaluer les éventuels effets de l'âge sur le contrôle proprioceptif du mouvement et les modèles internes qui lui sont associés en absence et en présence de contrainte temporelle. L'hypothèse était que la capacité de pointage proprioceptif dans la condition de vitesse libre n'est pas différente entre les adultes jeunes et âgés. En effet, bien que cela ait été en contrepartie d'une augmentation

du coût attentionnel et/ou des ressources corticales mobilisées, les études antérieures ont montré que les adultes âgés pouvaient atteindre des niveaux de contrôle proprioceptif comparables à ceux obtenus chez les jeunes adultes (Batavia et coll., 1999 ; Boisgontier et coll., 2012 ; Deshpande et coll., 2003 ; Goble et coll., 2012a, 2012b ; Heuinckx et coll., 2008 ; Marks, 1996 ; Pickard et coll., 2003). La deuxième hypothèse était que dans la condition de vitesse libre, l'absence d'information visuelle impose aux adultes âgés de réaliser un plus grand nombre de sous-mouvements correctifs pour contrôler le pointage afin de compenser une altération présumée des modèles internes. Enfin, sur la base des différences observées dans les études d'imagerie motrice (Personnier et coll., 2010, 2008a, 2008b ; Saimpont et coll., 2009 ; Skoura et coll., 2005, 2008) et de cinématique (Elliott et Hansen, 2010 ; Goggin et Meeuwsen, 1992 ; Rey-Robert et coll., 2011 ; Seidler-Dobrin et Stelmach, 1998), il était émis l'hypothèse que les adultes âgés ne sont pas en mesure d'atteindre le même niveau de performance finale que les adultes jeunes dans la condition de vitesse rapide en raison de l'impossibilité temporelle d'utiliser un nombre supérieur de sous-mouvements permettant de compenser une altération présumée des modèles internes.

2.3.2. Participants

Quinze adultes âgés (âge : 77 ± 7 ans ; poids : 57 ± 11 kg ; taille : 162 ± 11 cm) et 15 adultes jeunes (âge : 28 ± 3 ans ; poids : 68 ± 11 kg ; taille : 174 ± 11 cm).

2.3.3. Méthodologie

Tâche de pointage proprioceptif

Dans cette étude, la tâche d'estimation directe de position articulaire controlatérale était considérée comme une tâche de pointage proprioceptif où la position de référence était assimilée à une cible proprioceptive.

Procédures

Cette tâche de pointage proprioceptif était effectuée dans deux conditions expérimentales contrebalancées. Dans la condition de vitesse libre, il était demandé aux participants de réaliser un pointage précis à la vitesse de leur choix, c'est-à-dire la vitesse qu'ils considéraient comme étant une vitesse confortable (Brown et Cooke, 1981 ; Cooke et coll., 1989). Cette condition visait à évaluer la capacité des participants à pointer précisément une position cible (la position de référence) et de mettre en évidence de possibles différences liées à l'âge dans le nombre de sous-mouvements requis pour réaliser ce pointage. Dans la condition de vitesse rapide, il était demandé aux participants d'effectuer le pointage aussi rapidement et aussi précisément que possible en un seul mouvement. Cette condition visait à imposer aux participants de réaliser un nombre minimum de sous-mouvements. Comme dans les études précédentes, le pied cible et le pied pointeur étaient les pieds non-dominant et dominant, respectivement. Avant chaque condition, les participants recevaient des instructions précises sur la façon d'accomplir la tâche expérimentale et effectuaient ensuite trois essais non-enregistrés de familiarisation à la condition. Dix essais étaient enregistrés dans chaque condition (10 à vitesse libre ; 10 à vitesse rapide).

Variables dépendantes

En plus des trois types d'erreurs, trois variables dépendantes temporelles et deux variables cinématiques ont été analysées pour évaluer la performance de pointage proprioceptif.

En ce qui concerne les variables dépendantes de type temporel, le temps de pointage était défini comme le temps écoulé entre le début du mouvement et le moment où le participant appuyait sur le bouton-poussoir pour enregistrer l'essai. Un mouvement était considéré comme débuté lorsque la position de la cheville avait dépassé la position initiale de plus de 0,1 deg. Afin de discriminer (1) le temps nécessaire pour arriver à une position stabilisée et (2) le temps nécessaire pour valider cette position, le temps de pointage a été divisé en deux phases. L'algorithme qui était utilisé pour déterminer la fin de la phase de positionnement et le début de la phase de validation partait à rebours à partir de la position finale et s'arrêtait à la première valeur strictement supérieur ou inférieur à la position finale plus ou moins 1,5 deg (c'est à dire 10% de la distance entre la position initiale du pied pointeur et la position de référence).

Puisque la position du pied est stable durant la phase de validation, l'analyse cinématique est uniquement réalisée sur la phase de positionnement. Ces variables cinématiques sont le pic de vitesse et le nombre de fois où le profil d'accélération franchissait la ligne zéro. Cette dernière variable est utilisée pour examiner les sous-mouvements correctifs utilisés pour réduire les erreurs commises dans une tâche de pointage (Elliott et coll., 1991 ; Keele, 1968 ; van Donkelaar et Franks, 1991 ; Yan et coll., 2000).

2.3.4. Résultats

Afin de décrire le comportement des deux groupes d'âge dans les différentes conditions, la position, la vitesse et les profils d'accélération sont illustrés dans la **Figure 17** pour chaque participant ainsi que pour la moyenne de tous les participants.

Pour analyser la performance de pointage proprioceptif, des ANOVAs 2 groupes (adultes jeunes vs. adultes âgés) x 2 vitesses (libre vs. rapide) avec mesures répétées sur le dernier facteur ont été appliquées aux variables dépendantes d'erreur, de temps et de cinématique. Le niveau de significativité était fixé à $P < 0,05$. Le but de ces analyses était d'évaluer les effets du vieillissement physiologique de l'adulte sur les modes de contrôle proprioceptif du mouvement et les modèles internes associés. Une analyse de corrélation (Pearson) entre le pic de vitesse et l'erreur constante a également été réalisée afin de tester si la performance dans la tâche de pointage proprioceptif est uniquement expliquée par la trajectoire initialement programmée (une forte corrélation validerait cette hypothèse) ou si elle est également expliquée par des ajustements compensatoires de la trajectoire (une absence de corrélation validerait cette hypothèse) (Messier et Kalaska, 1999).

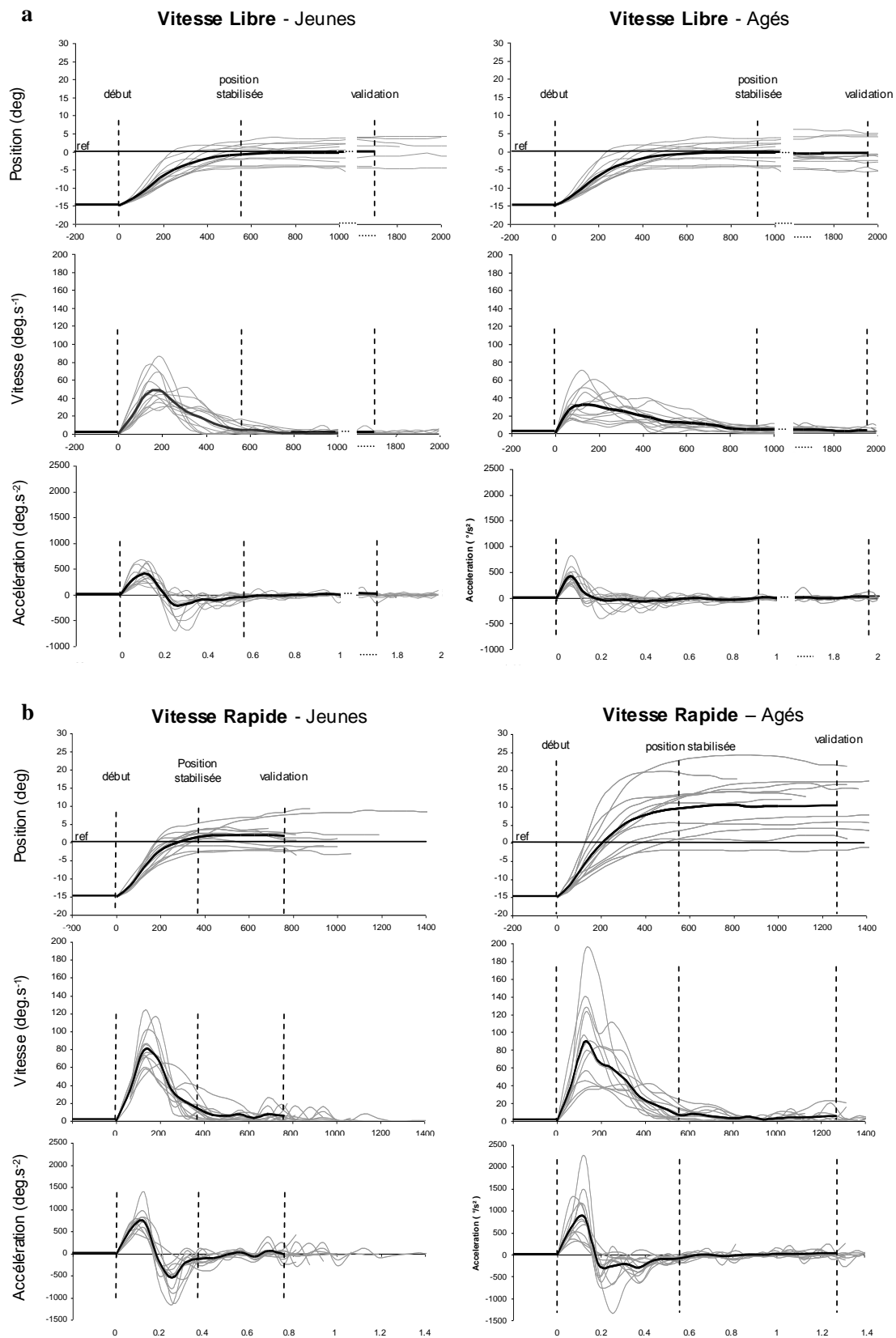


Figure 17. Représentations des profils moyens de position, de vitesse et d'accélération pour chaque participant (profils gris) ainsi que pour l'ensemble des participants (profils noirs).

Comme l'illustre la **Figure 18a**, l'analyse de l'erreur totale a montré des effets simples de groupe ($F_{1,11} = 25,14$; $P < 0,001$) et de vitesse ($F_{1,11} = 14,78$; $P = 0,003$) avec une erreur totale plus importante chez les adultes âgés et pour la condition de vitesse rapide. L'interaction groupe x vitesse était également significative ($F_{1,11} = 9,51$; $P = 0,010$). Sa décomposition en effets simples a révélé une erreur totale plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes dans la condition de vitesse rapide ($3,8 \pm 0,6$ vs. $11,7 \pm 2,0$ deg ; $P = 0,003$) mais pas dans la condition de vitesse libre ($3,0 \pm 0,3$ vs. $3,8 \pm 0,5$ deg ; $P = 0,957$).

Comme l'illustre la **Figure 18b**, l'analyse de l'erreur variable a montré un effet simple de groupe ($F_{1,11} = 8,48$; $P = 0,014$) avec une erreur variable plus importante chez les adultes âgés. Il n'a pas été mis en évidence d'effet simple de vitesse ($F_{1,11} = 2,38$; $P = 0,151$), ni d'interaction significative groupe x vitesse ($F_{1,11} = 2,15$, $P = 0,171$).

Comme l'illustre la **Figure 18c**, l'analyse de l'erreur constante a montré des effets simples de groupe ($F_{1,11} = 17,49$; $P = 0,002$) et de vitesse ($F_{1,11} = 11,68$; $P = 0,006$) avec une erreur constante plus importante pour les adultes âgés et la condition de vitesse rapide. L'interaction groupe x vitesse était également significative ($F_{1,11} = 6,64$; $P = 0,026$) et sa décomposition en effets simples a révélé une erreur constante plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes dans la condition de vitesse rapide ($2,2 \pm 1,0$ vs. $10,6 \pm 2,1$ deg ; $P = 0,004$), mais pas dans celle de vitesse libre ($0,4 \pm 0,8$ vs. $1,5 \pm 1,0$ deg ; $P = 0,756$).

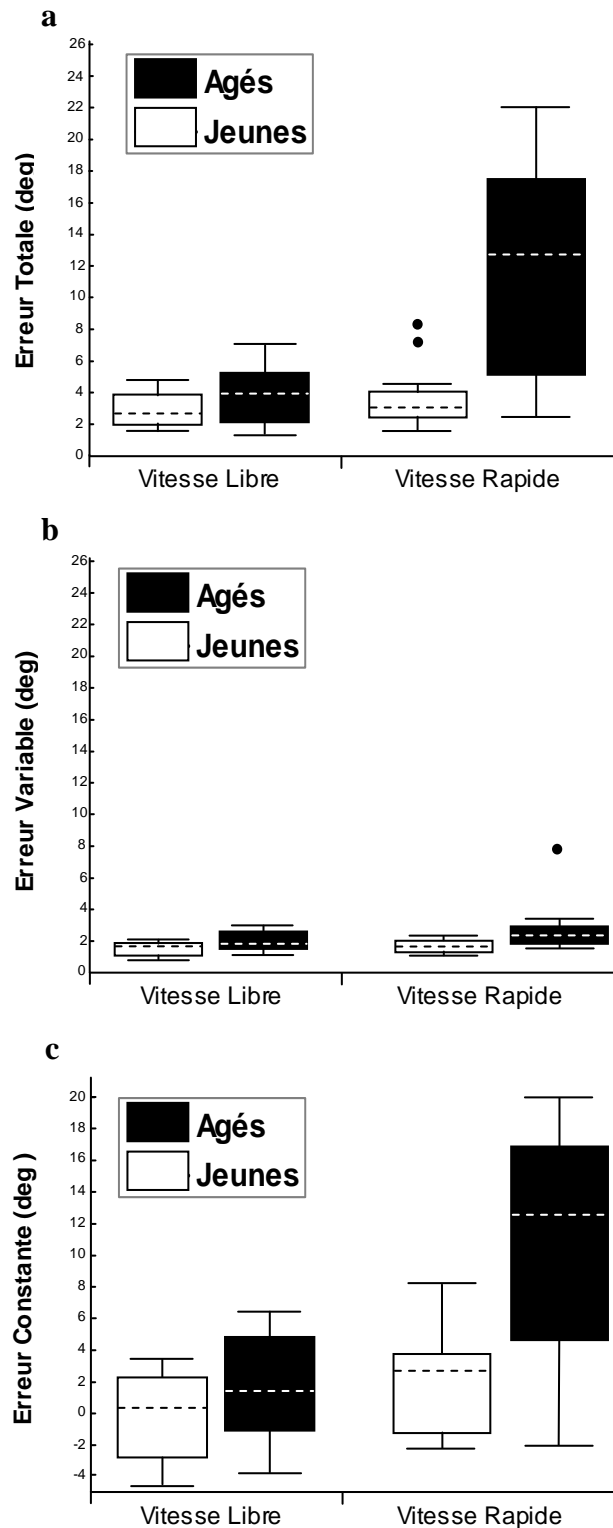


Figure 18. *Erreur totale (a), erreur variable (b) et erreur constante (c) en degrés (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la vitesse (libre ; rapide). La ligne en pointillé, le bas et le haut de la boîte, les moustaches inférieure et supérieure, et les points représentent respectivement la médiane, le 1^{er} et le 4^{ème} quartile, la plus petite et la plus grande erreur, et les valeurs aberrantes*

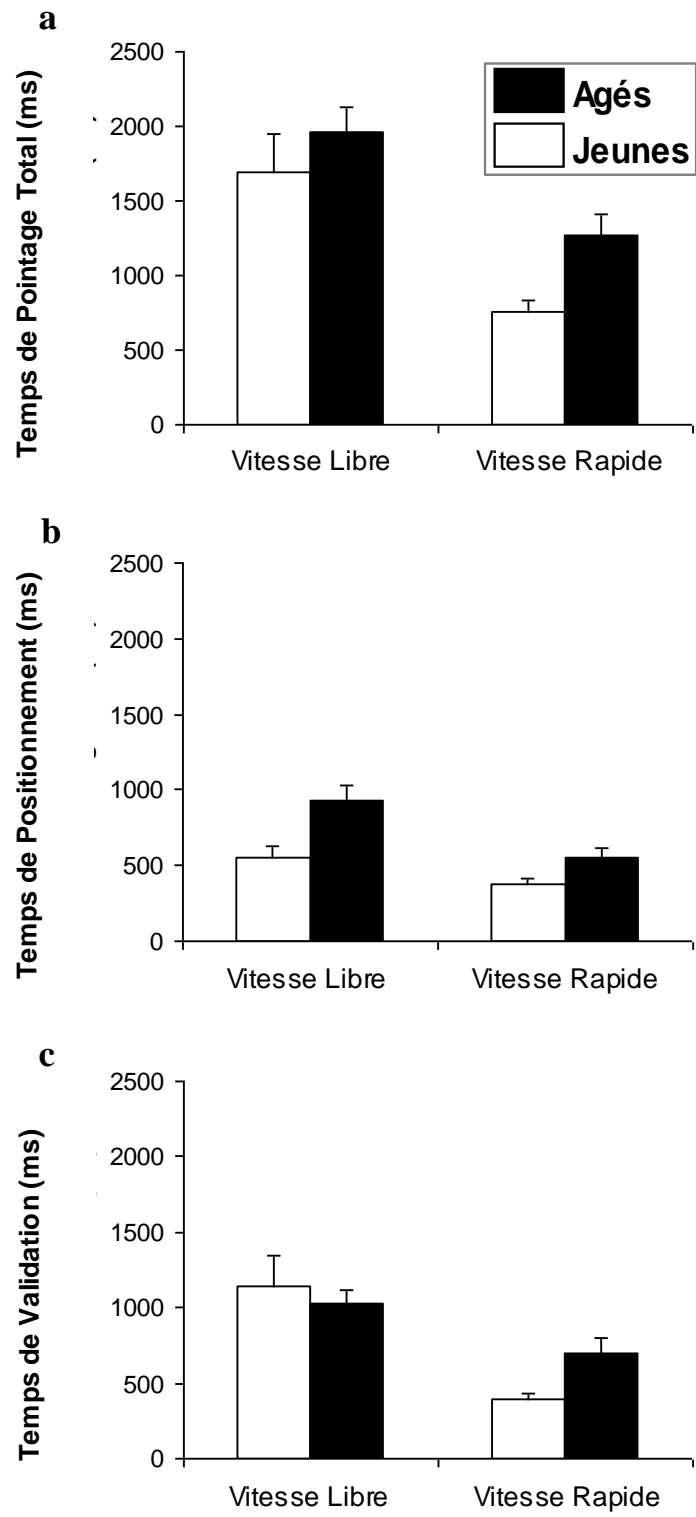


Figure 19. Temps de pointage total (a), de positionnement (b) et de validation (c) en millisecondes en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la vitesse (libre ; rapide)

Comme l'illustre la **Figure 19a**, l'analyse du temps de pointage proprioceptif a montré des effets simples de groupe ($F_{1,11} = 5,93$; $P = 0,033$) et de vitesse ($F_{1,11} = 21,33$; $P < 0,001$) avec des durées de pointage plus longues pour les adultes âgés et la condition de vitesse libre. L'interaction groupe x vitesse n'était pas significative ($F_{1,11} = 0,47$; $P = 0,506$).

Comme l'illustre la **Figure 19b**, l'analyse du temps de positionnement a montré des effets simples de groupe ($F_{1,11} = 10,79$; $P = 0,007$) et de vitesse ($F_{1,11} = 13,35$; $P = 0,004$) avec une durée de positionnement plus longue chez les adultes âgés et dans la condition de vitesse libre. L'interaction groupe x vitesse n'était pas significative ($F_{1,11} = 1,20$; $P = 0,296$).

Comme l'illustre la **Figure 19c**, l'analyse du temps de validation n'a pas montré d'effet significatif simple de groupe ($F_{1,11} = 0,74$; $P = 0,406$), mais un effet simple de vitesse ($F_{1,11} = 21,46$; $P < 0,001$) avec une durée de validation plus longue dans la condition de vitesse libre. L'interaction groupe x vitesse n'a pas été significative ($F_{1,11} = 3,21$; $P = 0,101$). L'analyse du pic de vitesse n'a pas montré d'effet simple de groupe ($F_{1,11} = 0,12$; $P = 0,734$), mais un effet simple de la vitesse ($F_{1,11} = 25,08$, $P < 0,001$) avec un pic de vitesse plus élevé dans la condition de vitesse rapide ($52,6 \pm 6,3$ vs. $100,7 \pm 11,4$ deg.s⁻¹). L'interaction groupe x vitesse n'était pas significative ($F_{1,11} = 3,97$; $P = 0,07$).

Comme l'illustre la **Fig. 20**, l'analyse de la corrélation entre le pic de vitesse et l'erreur constante a montré une relation faible pour les adultes jeunes dans la condition de vitesse libre ($r = 0,12$; $P < 0,05$) et rapide ($r = 0,21$; $P < 0,05$) ainsi que pour les adultes âgés dans la condition de vitesse rapide ($r = 0,30$; $P < 0,05$). Ces résultats suggèrent que dans ces conditions, la position finale du pied du participant était à la fois expliquée par la commande motrice initiale et par des

ajustements ultérieurs à cette commande. Pour les adultes âgés dans la condition de vitesse rapide, la relation entre le pic de vitesse et l'erreur constante est forte ($r = 0,78$; $P < 0,05$), ce qui suggère que la position finale était principalement expliquée par la commande motrice initiale.

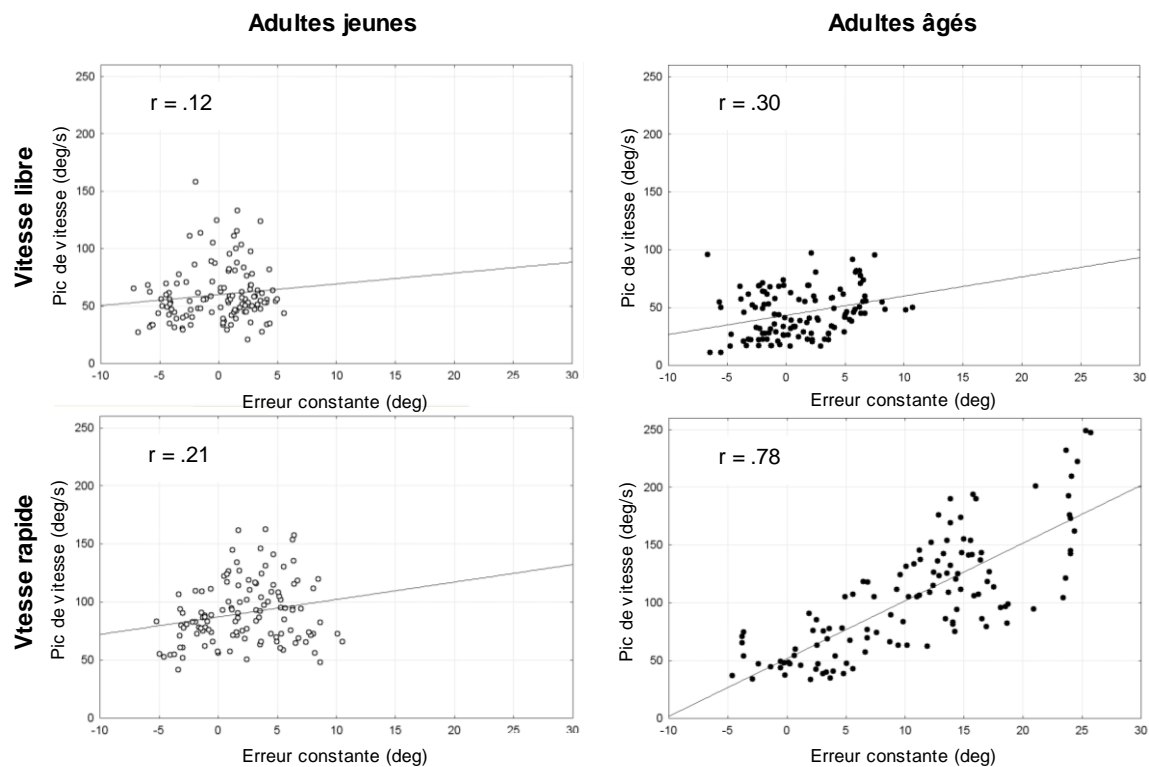


Figure 20. Relation entre le pic de vitesse et l'erreur constante en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés). La ligne représente la droite de régression pour l'ensemble des essais. La valeur de r correspond au coefficient de corrélation avec un $P < .05$.

Comme l'illustre la **Figure 21**, l'analyse du nombre de franchissements de la ligne zéro par le profil d'accélération pendant le temps de positionnement a montré des effets simples de groupe ($F_{1,11} = 5,42$; $P = 0,040$) et de vitesse ($F_{1,11} = 16,77$; $P = 0,002$) avec un plus grand nombre de croisements de la ligne zéro pour les adultes âgés et la condition vitesse rapide. L'interaction groupe x vitesse était également significative ($F_{1,11} = 5,16$; $P = 0,044$) et sa décomposition en effets

simples a montré que les adultes âgés franchissaient la ligne zéro un plus grand nombre de fois que les adultes jeunes dans la condition de vitesse libre ($2,7 \pm 0,7$ vs. $7,9 \pm 1,9$; $P = 0,002$), mais pas dans la condition de vitesse rapide ($1,4 \pm 0,3$ vs. $1,8 \pm 0,4$; $P = 0,996$).

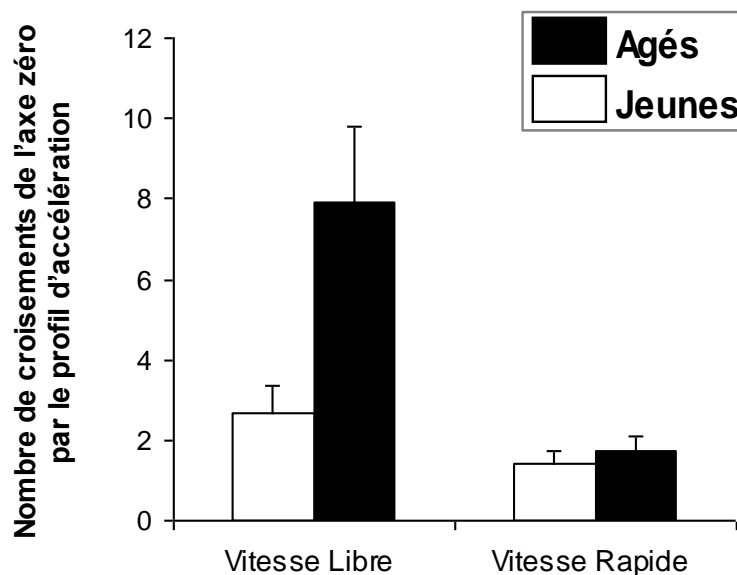


Figure 21. Nombre moyen de croisements de l'axe zéro du profil d'accélération pendant le temps de positionnement, en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la vitesse (libre ; rapide).

2.3.5. Discussion

Dans cette troisième étude, un groupe d'adultes jeunes et un groupe d'adultes âgés ont réalisé une tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale dans deux conditions de vitesse (libre et rapide) afin d'évaluer les effets d'une contrainte temporelle sur le contrôle proprioceptif du mouvement des adultes jeunes et âgés.

Vitesse libre

Dans la condition de vitesse libre, aucune différence significative entre les adultes jeunes et âgés n'est mise en évidence pour l'erreur totale (hypothèse 1). Cette absence de différence corrobore les résultats de l'étude 1 ainsi que ceux d'études antérieures qui traitent du contrôle proprioceptif du mouvement. Ces études antérieures montrent en effet que les adultes âgés sont capables d'atteindre des niveaux de performance comparables à ceux des adultes jeunes (Batavia et coll., 1999 ; Boisgontier et coll., 2012 ; Deshpande et coll., 2003 ; Goble et coll., 2012a, 2012b ; Marks, 1996 ; Pickard et coll., 2003). La division de l'erreur totale en erreurs variable et constante confirme le caractère comparable de la performance d'estimation de position entre adultes jeunes et âgés.

Les faibles corrélations observées entre le pic de vitesse et l'erreur constante dans la condition de vitesse libre suggèrent que les adultes âgés, tout comme les adultes jeunes, ajustent la trajectoire du pied au cours du mouvement (Messier et Kalaska, 1999). L'analyse des comportements temporel et cinématique permet de définir si ces ajustements correspondent à un même mode de contrôle du mouvement. Si les résultats du temps d'estimation total sont similaires pour les adultes jeunes et âgés, une analyse plus fine montre cependant que les adultes âgés ont besoin de davantage de temps pour atteindre la position requise. Le temps de positionnement accru qui est observé chez les adultes âgés pourrait être l'expression d'une tentative d'augmentation du temps de présentation de la position de référence. En effet, comme nous l'avons déjà indiqué précédemment, un allongement du temps de présentation du membre de référence augmente la possibilité de développer une représentation interne de la position à estimer (Goble et coll., 2010b). Ce temps de positionnement plus long

chez les personnes âgées est concomitant d'un plus grand nombre de sous-mouvements comme en témoigne l'augmentation du nombre de croisements de l'axe zéro par le profil d'accélération (hypothèse 2). Cette augmentation du nombre de sous-mouvements, observée chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes, corrobore les résultats antérieurs observés dans une tâche de pointage visuel réalisée avec le membre supérieur (Yan et coll., 2000).

Le contrôle du mouvement peut être réalisé soit de façon continue, soit de façon discrète (Elliott, 1991; Chua et Elliott, 1993). Le contrôle continu est effectué au sein d'un seul et même mouvement tandis que le contrôle discret est réalisé par l'intermédiaire de plusieurs sous-mouvements. Dans ce contexte, les résultats observés dans la condition de vitesse libre suggèrent qu'en l'absence de contrainte temporelle les adultes jeunes s'appuient principalement sur un contrôle continu du mouvement alors que les adultes âgés s'appuient plutôt sur un contrôle discret du mouvement.

Dans le contexte de la théorie des modèles internes multiples décrite dans le cadre théorique, le contrôle discret observé dans la condition de vitesse libre chez les adultes âgés pourrait être la conséquence d'un mécanisme permettant de compenser la pauvreté du répertoire des modèles internes (Thaler, 2002). En effet, alors que les adultes jeunes auraient accès à la sélection de paires de modèle internes appropriée ne nécessitant que des ajustements mineurs de la trajectoire par une repondération des responsabilités entre les paires initialement sélectionnées pour réaliser la tâche, les adultes âgés n'auraient plus cette sélection spécifique disponible et seraient donc obligés, pour compenser, d'utiliser successivement plusieurs sélections qui résulteraient chacune en un sous-mouvement additionnel (**Figure 22**).

Vitesse rapide

Dans la condition de vitesse rapide, les résultats de l'erreur totale sont significativement différents entre les adultes jeunes et âgés. Ce résultat montre que dans un contexte de contrainte temporelle, les adultes âgés ne sont plus en mesure d'atteindre les niveaux de contrôle proprioceptif de la cheville comparables à ceux des adultes jeunes (hypothèse 3). La division de l'erreur totale en erreurs variable et constante montre que cette diminution globale de la performance d'estimation de la position articulaire est principalement liée à l'erreur constante. Cette dernière met notamment en évidence que contrairement aux adultes jeunes, les adultes âgés ont tendance à dépasser la position cible. Ce résultat est cohérent avec celui observé dans la seconde étude de cette thèse qui montre que les adultes âgés dépassent la position de référence lorsqu'une contrainte cognitive est ajoutée à la tâche proprioceptive.

Dans la condition de vitesse rapide, l'augmentation du temps d'estimation totale observé chez les adultes âgés par rapport aux plus jeunes est cohérente avec les études antérieures utilisant des tâches de pointage visuel qui montrent également des temps de pointage plus longs chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Cooke et coll., 1989 ; Ketcham et coll., 2002 ; Seidler-Dobrin et Stelmach, 1998 ; Welford et coll., 1969 ; Welsh et coll., 2007). Comme c'est le cas dans la condition de vitesse libre, le temps de positionnement est plus long chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes. Cependant, le nombre de croisements de l'axe zéro par le profil d'accélération n'est pas significativement différent entre les adultes jeunes et âgés. Ce résultat suggère que les instructions qui ont été adressées aux participants ont été efficaces pour imposer un nombre de sous-mouvements minimum pour atteindre la position stabilisée. Néanmoins, la

faible corrélation entre le pic de vitesse et l'erreur constante chez les adultes jeunes suggère que ces derniers sont encore capables de faire des ajustements en dépit de la réduction du temps disponible pour réaliser la tâche. Le faible nombre de croisements de l'axe zéro par le profil d'accélération suggère que ces ajustements sont liés à un mode de contrôle continu du mouvement. La forte corrélation observée entre le pic de vitesse et l'erreur constante dans la condition de vitesse rapide pour les adultes âgés suggère que la contrainte temporelle les a empêchés d'effectuer des ajustements. En d'autres termes, la contrainte temporelle associée à la condition de vitesse rapide pourrait avoir empêché les adultes âgés de compenser la pauvreté de leur répertoire de modèles internes par l'utilisation de plusieurs sélections de modèles internes successives.

Enfin, l'analyse des temps de validation montre que les adultes âgés ont besoin de davantage de temps pour valider la position stabilisée dans la condition de vitesse rapide. En effet, le temps de validation augmente de 300 ms en moyenne chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes. Ce résultat est supérieur à la différence d'environ 100 ms mise en évidence pour le temps de réaction simple entre deux groupes d'âges correspondants à ceux de cette étude (Der et Deary, 2006). Le différentiel de 200 ms observé entre ces deux différences pourrait être lié à la nécessité de mettre en jeu des processus cognitifs supplémentaires chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes afin de valider la performance dans la condition de vitesse rapide.

2.3.6. Limites et perspectives

Il serait intéressant de réaliser ce protocole à d'autres angulations, d'autres articulations et des mouvements poly-articulaires afin de voir si ces résultats sont généralisables.

Discussion

générale



3. DISCUSSION GÉNÉRALE

Sur la base d'une revue de littérature, le raisonnement qui nous a amené à utiliser le contrôle proprioceptif du mouvement pour tenter de mieux comprendre les modifications qui s'opèrent au sein des modèles internes au cours du vieillissement est le suivant : puisque la comparaison entre l'état réel et l'état prédit du corps ne peut pas être réalisée par le système nerveux central dans les études d'imagerie motrice, les plus grandes différences de temps entre les mouvements exécutés et imaginés, mises en évidence chez les adultes âgés par rapport aux adultes jeunes, suggèrent une altération des modèles internes de type inverse au cours du vieillissement physiologique (e.g., Personnier et coll., 2010 ; Skoura et coll., 2005).

Cependant, cette altération présumée des modèles internes inverses pourrait être compensée par des ajustements de la trajectoire mettant en jeu les modèles internes prédictifs, comme le suggère l'absence de différence de performance finale dans les tâches de pointages visuels (e.g., Welsh et coll., 2007 ; Rey-Robert et coll., 2012). Toutefois, en raison de la connaissance visuelle du résultat inhérente aux tâches de pointage visuel, ces ajustements pourraient également être la conséquence d'un effet d'apprentissage. La présente thèse s'est proposée d'utiliser une tâche de pointage proprioceptif pour étudier les effets du vieillissement sur les modèles internes du contrôle proprioceptif sans qu'un effet d'apprentissage puisse être mis en jeu.

Le niveau de performance similaire observé chez les adultes jeunes et âgés dans des tâches de contrôle proprioceptif du mouvement impliquant par définition l'absence de vision, et donc l'absence de connaissance du résultat, suggère que ces ajustements ne sont pas uniquement liés à un phénomène d'apprentissage

(e.g., Boisgontier et coll., 2012 ; Goble et coll. 2012a, 2012b ; Heuinckx et coll., 2008).

Principaux résultats de cette thèse

Dans cette thèse, des groupes d'adultes jeunes et âgés ont réalisé une tâche d'estimation directe de la position contralatérale afin d'analyser les effets de contraintes de types musculaire, cognitive et temporelle sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville et les mécanismes centraux qui lui sont associés.

La première étude réalisée sur un échantillon d'adultes jeunes a montré que les effets d'une contrainte musculaire dans une tâche d'estimation directe de la position contralatérale sont dépendants de l'état de contraction du membre de référence et du membre pointeur du participant. Ainsi, les résultats ont mis en évidence un effet de la fatigue musculaire lorsque le pied de référence est maintenu activement. Cet effet de la fatigue est cependant absent lorsque le pied de référence est maintenu passivement. Par précaution, c'est donc le protocole d'estimation directe de la position articulaire contralatérale avec maintien passif de la position de référence qui a été choisi dans cette thèse pour évaluer le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville chez les adultes âgés. Ceci afin d'éviter de confondre d'éventuels effets des contraintes cognitives et temporelles avec des effets de la fatigue musculaire.

Les deuxième et troisième études ont montré qu'en l'absence de contraintes cognitive ou temporelle, les adultes âgés sont capables d'atteindre un niveau de performance de contrôle proprioceptif comparable à celui des adultes jeunes. Cependant, ces deux études ont également montré que les adultes âgés

sont moins performants que les adultes jeunes lorsqu'une contrainte est ajoutée à la tâche d'estimation de position, que cette contrainte soit de nature cognitive ou liée à la vitesse d'exécution du positionnement.

L'analyse cinématique réalisée dans la troisième étude a montré que la stratégie utilisée pour réaliser la tâche d'estimation de la position sans contrainte associée est différente entre les adultes jeunes et âgés. En effet, pour atteindre un niveau de performance de contrôle proprioceptif comparable, les adultes âgés utilisent une succession de sous-mouvements correctifs alors que les adultes jeunes ont davantage tendance à atteindre la cible proprioceptive sans utiliser de sous-mouvements.

Origines de l'altération du contrôle proprioceptif au cours du vieillissement

Plusieurs hypothèses non exclusives peuvent expliquer cette altération de la performance d'estimation de position en présence de contraintes cognitives ou temporelles chez les adultes âgés.

La connaissance de l'état réel du corps, par exemple la position initiale d'un segment du corps par rapport à d'autres segments et à l'environnement, est fondamentale pour pouvoir réaliser un contrôle proprioceptif efficace. Cette connaissance est basée sur deux types d'informations. Le premier type d'information provient directement des signaux sensoriels proprioceptifs et le second de la prédiction des modèles internes quand le mouvement a déjà été initié. Pour ce qui est des signaux sensoriels, les effets du vieillissement physiologique ont déjà été mis en évidence dans plusieurs études, notamment au niveau des récepteurs musculaires, articulaires et cutanés (par exemple, Bolton et

coll., 1966 ; Salo et Tatton, 1993 ; Swash et Fox, 1972). Du fait des modifications qui s'opèrent au sein de ces récepteurs, la précision des entrées sensorielles s'en trouve diminuée (Levin et Benton, 1973 ; Miwa et coll., 1995). Cette diminution de précision des informations sensorielles sur lesquelles les modèles internes vont se baser va vraisemblablement entraîner une diminution de la précision des représentations issues de ces modèles internes. Cette diminution de précision des représentations internes a par ailleurs été mise en évidence pour la position, l'espace, et le corps (Barbieri et coll., 2010 ; Ghafouri et Lestienne, 2000 ; Lepelley et coll., 2010). Cependant, il n'y a pas de raison pour que la précision des entrées sensorielles diminue davantage dans un contexte de contrainte cognitive ou temporelle.

La diminution de la précision des représentations internes au cours du vieillissement peut également résulter d'une modification des modèles internes. Au regard des résultats obtenus dans cette thèse, il semble que cette modification n'ait pas d'effet sur la performance finale dans une simple tâche d'estimation de la position articulaire. Cependant, la dégradation de la performance de contrôle proprioceptif, observée lors de l'application d'une contrainte de type cognitive ou temporelle, pourrait être l'expression comportementale de cette modification des modèles internes.

Cette modification des modèles internes au cours du vieillissement pourrait plus précisément être caractérisée par une diminution de la variété des paires de modèles internes. L'augmentation du nombre de sous-mouvements observée chez les adultes âgés par rapports aux adultes jeunes dans la condition de vitesse libre pourrait être une conséquence de cette variété réduite. En effet, dans le cas où la variété des paires de modèles internes à disposition serait réduite chez les

adultes âgés, la probabilité pour que les paires sélectionnées aboutissent à une erreur est plus importante que chez les adultes jeunes. Pour corriger cette erreur, il est possible que le système nerveux central doive réaliser une nouvelle sélection de paires de modèles internes qui correspondent mieux à la nouvelle situation. La correction réalisée par cette nouvelle paire de modèles internes produirait un sous-mouvement. De fait, pour réaliser la même tâche proprioceptive à un même niveau de performance, le système nerveux central des adultes âgés ferait appel à plusieurs sélections de paires de modèles internes, donc plusieurs sous-mouvements alors que celui des adultes jeunes n'en aurait besoin que d'une seule.

D'autre part, de la même façon qu'il a été montré que la repondération sensorielle était altérée au cours du vieillissement physiologique de l'adulte (Eikema et coll., 2012 ; Speers et coll., 2002), il pourrait être extrapolé que la repondération des responsabilités entre les paires de modèles internes soit également altérée. Il en résulterait alors une dégradation de la capacité des modèles internes prédictifs à prédire les perceptions corporelles au cours du vieillissement physiologique du fait d'une moins bonne répartition des responsabilités entre les différentes paires de modèles internes.

Enfin, la réorganisation des unités motrices (Erim et coll., 1999) qui s'opère au cours du vieillissement ainsi que l'augmentation du bruit musculaire liée à l'âge (Enoka et coll., 2003) contribuent à la diminution de précision de la réponse musculaire. Ceci rendrait l'imitation de la relation entre les commandes motrices et leurs conséquences, réalisée par les modèles internes inverses, plus difficile à établir.

Contrôle proprioceptif discret ou continu et modèles internes

Nos résultats suggèrent donc que l'altération du contrôle proprioceptif du mouvement observée chez les adultes âgés soit liée à une altération des modèles internes et notamment à la diminution de la variété de ces derniers. Comme le démontrent les deux dernières études, cette diminution ne résulte pas nécessairement en une dégradation de la performance finale des adultes âgés par rapport aux adultes jeunes. Cependant, il est vraisemblable que cette absence de différence entre adultes jeunes et âgés soit le résultat d'une compensation réalisée par l'intermédiaire d'un changement de stratégie de contrôle, notamment du passage d'un contrôle proprioceptif continu vers un contrôle proprioceptif discret. Des études antérieures ont en effet différencié un contrôle du mouvement réalisé au sein d'un même mouvement (contrôle continu) et un contrôle mettant en jeu une succession de sous-mouvements (contrôle discret) (Elliott, 1991 ; Chua et Elliott, 1993).

Sur la base des concepts de la littérature traitant de la théorie des modèles internes et des résultats des deux dernières études de la présente thèse nous proposons un modèle de contrôle proprioceptif du mouvement intégrant les modes de contrôles discret et continu à la théorie des modèles internes (Boisgontier et Nougier, 2012) (**Figure 22**).

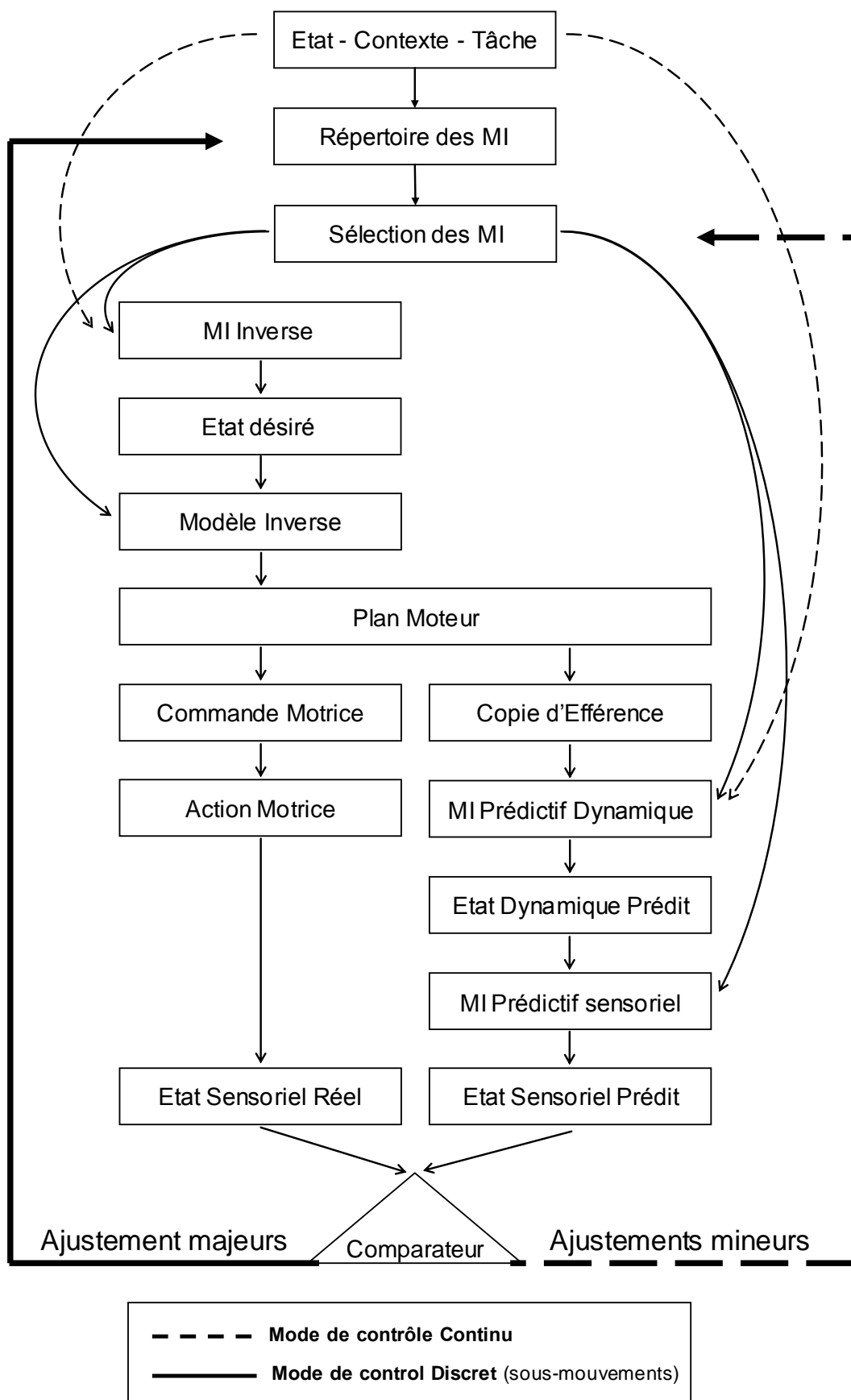
Dans le modèle que nous avons conçu, les différences observées entre les contrôles continu et discret du mouvement sont liées à la mise en jeu d'une ou plusieurs sélections de modèles internes, respectivement. Plus précisément, le contrôle continu du mouvement est lié à la repondération des responsabilités au sein d'une même sélection de modèles internes. Il permet de réaliser des ajustements mineurs. De son côté, le contrôle discret du mouvement est lié à

plusieurs sélections successives de modèles internes qui aboutissent pour chacun d'entre eux à la réalisation d'un sous-mouvement d'ajustement. Ce contrôle discret permet de réaliser des ajustements majeurs avec une nouvelle sélection de paires de modèles internes pour chaque ajustement.

Ce modèle fonctionne de la façon suivante. Un sujet, dans un état donné, est confronté à une tâche à réaliser dans un contexte donné. Pour contrôler le déroulement de la tâche, il va anticiper les actions à réaliser ainsi que les perceptions liées à ces actions sur la base d'un répertoire de modèles internes stockés au niveau du cervelet (Wolpert et coll., 1998). En fonction de son expérience, le sujet fait appel à une sélection de plusieurs paires de modèles internes inverses/prédictifs et va attribuer une plus ou moins grande responsabilité à chacune des paires. Les modèles internes vont déterminer les actions musculaires à mettre en jeu pour réaliser la tâche et les modèles internes prédictifs vont anticiper les états sensoriels résultant de ces actions musculaires. Le système nerveux central va ensuite comparer ces états prédits à l'état sensori-moteur qui est réellement produit par la commande motrice. La différence observée va alors faire l'objet de corrections, soit mineures, soit majeures. Dans le cas de corrections mineures, le système nerveux se contente de moduler les responsabilités des différentes paires de modèles internes initialement sélectionnées. Dans le cas de corrections majeures, la modulation des responsabilités au sein de la sélection initiale ne suffit pas à corriger la différence observée entre l'état prédit et l'état réel, les deux états du corps étant trop différents. Le système nerveux central doit donc réaliser une nouvelle sélection de modèles internes correspondant à ce nouvel état, ce qui s'exprime par un sous-mouvement correctif. Si on fait l'hypothèse que le répertoire de modèles internes

des adultes âgés est appauvri du fait de l'avancée en âge, la sélection de modèles internes aboutirait alors à davantage d'ajustements majeurs et donc à davantage de sous-mouvements.

Figure 22. Algorithme décrivant les modes de contrôle proprioceptif continu (ligne grasse hachurée) et discret (ligne grasse pleine) du mouvement. Sur la base de l'expérience, le système nerveux central active une sélection de modèles internes qui seront responsables de la tâche à réaliser. En fonction de la nécessité de réaliser des ajustements majeurs ou mineurs sur la trajectoire en cours, le système nerveux central va soit faire varier le niveau de responsabilité attribué aux différents modèles internes initialement activés (mode de contrôle continu) soit modifier la sélection de modèles internes initialement activés (mode de contrôle discret)



Limites de ce travail

Le fait que la position de référence soit la même au cours des différents essais peut être vu comme une limite. En effet, cela permet à la mémoire de travail de construire une représentation de cette position au cours des essais. Les effets observés pourraient donc être attribués à une altération de la mémoire de travail chez les adultes âgés. Cependant, les études où le membre de référence était maintenu en position pendant un seul essai ont mis en évidence une erreur absolue plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Adamo et coll. 2007, 2009; Meeuwsen et coll., 1995). Le fait que les adultes âgés soient capables d'atteindre un niveau de performance proprioceptive comparable à celui des adultes jeunes dans la présente thèse suggère que l'éventuelle utilisation de la mémoire de travail est davantage profitable aux adultes âgés qu'aux adultes jeunes. Ainsi, la mise en jeu de cette mémoire de travail aurait davantage tendance à atténuer les effets observables liés au vieillissement plutôt qu'à les accentuer.

Le fait que les deux premières études de ce travail n'aient pas utilisé de variables cinématiques pour analyser les données limite la portée des résultats obtenus. En effet, une analyse cinématique semblable à celle de la dernière étude aurait permis de tester les effets des contraintes musculaire et cognitive sur la stratégie mise en jeu par les adultes jeunes et âgés en termes de contrôle continu et discret. On aurait par exemple pu faire l'hypothèse que les adultes jeunes ne passent en mode de contrôle discret que sous l'effet d'une contrainte, alors que les adultes âgés sont en permanence dans un mode de contrôle discret. Comme si, même en l'absence de contrainte, la tâche était déjà difficile à réaliser pour eux.

Perspectives

D'un point de vue clinique, il serait intéressant d'intégrer ces protocoles expérimentaux dans des situations plus proches de la conduite automobile notamment en associant une composante de pression plantaire à la composante de déplacement articulaire. Ceci afin de tester les situations à risques. On pourrait notamment faire l'hypothèse que dans certaines situations courantes de conduite, le système de traitement de l'information des adultes âgés est dépassé et les expose à un risque d'accident plus important que celui des adultes jeunes. La mise en place d'une tâche permettant de tester les capacités de traitement disponibles en situation de conduite et de fixer un seuil d'erreurs limite pourrait permettre d'apporter aux adultes âgés une indication sur l'importance du risque auquel ils s'exposent en choisissant de prendre le volant.

Dans la continuité de cette perspective clinique, il serait également intéressant de tester les effets de l'entraînement sur le contrôle proprioceptif du mouvement dans ces conditions de contraintes attentionnelle et temporelle. Cet entraînement pourrait consister, dans le cas de notre protocole, à réaliser de essais répétés dans la tâche d'estimation de position articulaire sous différents types de contraintes, avec pour chaque essai, la connaissance du résultat permettant un effet d'apprentissage. On pourrait faire l'hypothèse que l'entraînement de type proprioceptif permet aux adultes âgés de réduire le coût cognitif du contrôle proprioceptif et dans le même temps de réduire les risques d'accident de voiture. Pour prolonger cette étude, il serait intéressant de tester les effets de cet entraînement proprioceptif sur la stabilité posturale. Puisque les performances proprioceptives de la cheville sont corrélées aux performances posturales chez les adultes jeunes et âgés (Goble et coll., 2011), on peut faire

l'hypothèse que cet entraînement proprioceptif améliore la stabilité posturale et réduit donc le risque de chute.

Si l'entraînement proprioceptif s'avère ne pas avoir d'effets suffisants, il serait intéressant de considérer les effets d'une suppléance sensorielle qui permettrait de faciliter la conduite automobile des adultes âgés en améliorant la qualité du contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville. L'exploration de cette perspective pourrait prendre appui sur de précédents travaux réalisés en laboratoire sur des adultes jeunes qui ont montré qu'une suppléance perceptive linguale permettait de supprimer l'effet délétère de la fatigue musculaire sur les sens de la position et de la force au niveau de la cheville (Vuillerme et coll., 2007 ; Vuillerme et Boisgontier, 2009).

D'un point de vue plus fondamental, il serait intéressant d'explorer le caractère généralisable de ces résultats notamment en termes de latéralité des membres inférieurs. On pourrait notamment réaliser les mêmes conditions expérimentales mais en utilisant la cheville dominante comme référence et la cheville non dominante comme indicateur. Puisque le système hémisphérique non dominant est spécialisé dans le traitement des signaux proprioceptifs afférents, on peut faire l'hypothèse que la réalisation de la tâche avec une référence fixée par le membre dominant produirait des erreurs plus importantes et potentialiserait les effets observés lors de l'adjonction de contraintes cognitive ou temporelle chez les adultes jeunes et âgés. Ce caractère généralisable pourrait également être testé en termes de localisation corporelle. On pourrait notamment réaliser une tâche d'estimation au niveau du membre supérieur qui présente une sensibilité proprioceptive plus fine. On pourrait alors faire l'hypothèse que cette plus grande précision proprioceptive au niveau du membre supérieur entraîne des effets

Discussion générale

différents de ceux observés au niveau du membre inférieur, mais que les stratégies mises en évidence par l'analyse cinématique réalisée dans la troisième étude seraient du même type.

Il serait enfin intéressant de coupler ces analyses cinématiques à des analyses d'imagerie fonctionnelle afin d'identifier les zones cérébrales associées à un éventuel effet de l'entraînement proprioceptif. Puisque les précédentes études d'imagerie cérébrale ont montré que les adultes âgés recrutent davantage de ressources corticales que les adultes jeunes pour atteindre un même niveau de performance dans une simple tâche proprioceptive (e.g., Heuinckx et coll., 2005), on pourrait notamment faire l'hypothèse que les ressources corticales recrutées pour réaliser la simple tâche sont réduites suite à cet entraînement proprioceptif.

Références

bibliographiques



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abe O, Aoki S, Hayashi N, Yamada H, Kunimatsu A, Mori H, Yoshikawa T, Okubo T, Ohtomo K (2002) Normal aging in the central nervous system: quantitative MR diffusion-tensor analysis. *Neurobiol Aging* 23:433-441
- Adamo DE, Alexander NB, Brown SH (2009) The influence of age and physical activity on upper limb proprioceptive ability. *J Aging Phys Act* 17:272-293
- Adamo DE, Martin BJ, Brown SH (2007). Age-related differences in upper limb proprioceptive acuity. *Percept Mot Skills* 104:1297-1309
- Aitken RC (1969) Measurement of feelings using visual analogue scales. *Proc R Soc Med* 62:989-993
- Allen TJ, Ansems GE, Proske U (2007) Effects of muscle conditioning on position sense at the human forearm during loading or fatigue of elbow flexors and the role of the sense of effort. *J Physiol (Lond.)* 580:423-434
- Allen TJ, Leung M, Proske U (2010) The effect of fatigue from exercise on human limb position sense. *J Physiol (Lond.)* 588:1369-1377
- Allen TJ, Proske U (2006) Effect of muscle fatigue on the sense of limb position and movement. *Exp Brain Res* 170:30-38
- Atkeson CG (1989) Learning arm kinematics and dynamics. *Annu Rev Neurosci* 12:157-183
- Aydoğ ST, Korkusuz P, Doral MN, Tetik O, Demirel HA (2006) Decrease in the numbers of mechanoreceptors in rabbit ACL: the effects of ageing. *Knee Surg Sports Traumatol Arthrosc* 14:325-329
- Barbieri G, Gissot AS, Perennou D (2010) Ageing of the postural verticcoll. *Age* 32:51-60

- Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O (1999) Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations. *Exp Brain Res* 125:410-416
- Batavia M, Gianutsos JG, Ling W, Nelson AJ (1999) The effects of circumferential wrist pressure on reproduction accuracy of wrist placement in healthy young and elderly adults. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 54:M177-183
- Berlucchi G, Aglioti SM (2010) The body in the brain revisited. *Exp Brain Res* 200:25-35
- Bernauer EM, Walby WF, Ertl AC, Dempster PT, Bond M, Greenleaf JE (1994) Knee-joint proprioception during 30-day 6 degrees head-down bed rest with isotonic and isokinetic exercise training. *Aviat Space Environ Med* 65:1110-1115
- Boisgontier MP, Nougier V (2013) Ageing of internal models: from a continuous to an intermittent proprioceptive control of movement. *Age*. DOI 10.1007/s11357-012-9436-4
- Boisgontier MP, Olivier I, Chenu O, Nougier V (2012) Presbypropria: the effects of physiological ageing on proprioceptive control. *Age*. 34:1179-1194
- Bolton CF, Winkelmann RK, Dyck PJ (1966) A quantitative study of Meissner's corpuscles in man. *Neurology* 16:1-9
- Bortz WM2nd (1993) The physics of frailty. *J Am Geriatr Soc* 41:1004-1008
- Bouët V, Gahéry Y (2000) Muscular exercise improves knee position sense in humans. *Neurosci Lett* 289:143-146
- Branch Coslett H, Buxbaum LJ, Schwoebel J (2008) Accurate reaching after active but not passive movements of the hand: evidence for forward modeling. *Behav Neurol* 19:117-125

- Braun J (1998) Divided attention: narrowing the gap between brain and behaviour. In: Parasuraman R (ed) *The attentive brain*. Cambridge, MA, pp 327-351
- Brockett C, Warren N, Gregory JE, Morgan DL, Proske U (1997) A comparison of the effects of concentric versus eccentric exercise on force and position sense at the human elbow joint. *Brain Res* 771:251-258.
- Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL (2003a) Limb position drift: implications for control of posture and movement. *J Neurophysiol* 90:3105-3118
- Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL (2003b) Movement speed effects on limb position drift. *Exp Brain Res* 153:266-274
- Brown SH, Cooke JD (1981) Amplitude- and instruction-dependent modulation of movement-related electromyogram activity in humans. *J Physiol* 316:97-107
- Buchner DM, Wagner EH (1992) Preventing frail health. *Clin Geriatr Med* 8:1-17
- Bullock-Saxton JE, Wong WJ, Hogan N (2001) The influence of age on weight-bearing joint reposition sense of the knee. *Exp Brain Res* 136:400-406
- Burgess PR, Clark FJ (1969) Characteristics of knee joint receptors in the cat. *J Physiol (Lond.)* 203:317-335
- Burke D, Gandevia SC, Macefield G (1988) Responses to passive movement of receptors in joint, skin and muscle of the human hand. *J Physiol (Lond.)* 402:347-361
- Campbell AJ, Buchner DM (1997) Unstable disability and the fluctuations of frailty. *Age Ageing* 26:315-318
- Cauna N, Mannan G (1958) The structure of human digital pacinian corpuscles (corpuscula lamellosa) and its functional significance. *J Anat* 92:1-20
- Christie A, Snook EM, Kent-Braun JA (2011) Systematic review and meta-analysis of skeletal muscle fatigue in old age. *Med Sci Sports Exerc* 43:568-577

- Chua R, Elliott D (1993) Visual regulation of manual aiming. *Hum Mov Sci* 12:365-401
- Coats RO, Wann JP (2011) The reliance on visual feedback control by older adults is highlighted in tasks requiring precise endpoint placement and precision grip. *Exp Brain Res* 214:139-150
- Collins DF, Refshauge KM, Todd G, Gandevia SC (2005) Cutaneous receptors contribute to kinesthesia at the index finger, elbow, and knee. *J Neurophysiol* 94:1699-1706
- Collins JJ, De Luca CJ, Burrows A, Lipsitz LA (1995) Age-related changes in open-loop and closed-loop postural control mechanisms. *Exp Brain Res* 104:480-492
- Cooke JD, Brown SH, Cunningham DA (1989) Kinematics of arm movements in elderly humans. *Neurobiol Aging* 10:159-165
- Darling WG, Cooke JD, Brown SH (1989). Control of simple arm movements in elderly humans. *Neurobiol Aging* 10:149-157
- Corso JF (1971) Sensory processes and age effects in normal adults. *J Gerontol* 26:90-105
- Craik FI, McDowd JM (1987) Age differences in recall and recognition. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 13:474-479
- Crapse TB, Sommer MA (2008) Corollary discharge across the animal kingdom. *Nat Rev Neurosci* 9:587-600
- Cruz-Sánchez FF, Moral A, Tolosa E, de Belleruche J, Rossi ML (1998) Evaluation of neuronal loss, astrocytosis and abnormalities of cytoskeletal components of large motor neurons in the human anterior horn in aging. *J Neural Transm* 105:689-701

- Der G, Deary IJ (2006) Age and sex differences in reaction time in adulthood: results from the United Kingdom Health and Lifestyle Survey. *Psychol Aging* 21:62-73
- Deshpande N, Connelly DM, Culham EG, Costigan PA (2003) Reliability and validity of ankle proprioceptive measures. *Arch Phys Med Rehabil* 84:883-889
- Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (1999) Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 2:563-567
- Desmurget M, Vindras P, Gréa H, Viviani P, Grafton ST (2000) Proprioception does not quickly drift during visual occlusion. *Exp Brain Res* 134:363-377
- Edin BB (1992) Quantitative analysis of static strain sensitivity in human mechanoreceptors from hairy skin. *J Neurophysiol* 67:1105-1113
- Eikema DJ, Hatzitaki V, Tzovaras D, Papaxanthis C (2011) Age-dependent modulation of sensory reweighting for controlling posture in a dynamic virtual environment. *Age* (in press) doi:10.1007/s11357-011-9310-9
- Elliott D (1988) The influence of visual target and limb information on manual aiming. *Can J Psychol* 42, 57-68
- Elliott D, Carson RG, Goodman D, Chua R (1991) Discrete vs. continuous visual control of manual aiming. *Hum Mov Sci* 10:393-418
- Elliott D, Hansen S (2010) Visual regulation of manual aiming: a comparison of methods. *Behav Res Methods* 42:1087-1095
- Elliott D, Madalena J (1987) The influence of premovement visual information on manual aiming. *Q J Exp Psychol A* 39:541-559

- Enoka RM, Christou EA, Hunter SK, Kornatz KW, Semmler JG, Taylor AM, Tracy BL (2003) Mechanisms that contribute to differences in motor performance between young and old adults. *J Electromyogr Kinesiol* 13:1-12
- Erim Z, Beg MF, Burke DT, de Luca CJ (1999) Effects of aging on motor-unit control properties. *J Neurophysiol* 82:2081-2091
- Farrer C, Franck N, Paillard J, Jeannerod M (2003) The role of proprioception in action recognition. *Conscious Cogn* 12:609-619
- Ferrell WR, Gandevia SC, McCloskey DI (1987) The role of joint receptors in human kinaesthesia when intramuscular receptors cannot contribute. *J Physiol* 386:63-71
- Flanagan JR, Wing AM (1997) The role of internal models in motion planning and control: evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. *J Neurosci* 17:1519-1528
- Folstein MF, Folstein SE, McHugh PR (1975) "Mini-mental state". A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *J Psychiatr Res* 12:189-198
- Forestier N, Bonnetblanc F (2006) Compensation of lateralized fatigue due to referent static positional signals in an ankle-matching task. A feedforward mechanism. *Neurosci Lett* 397:115-119
- Forestier N, Teasdale N, Nougier V (2002) Alteration of the position sense at the ankle induced by muscular fatigue in humans. *Med Sci Sports Exerc* 34:117-122
- Fortier S, Basset FA, Billaut F, Behm D, Teasdale N (2010) Which type of repetitive muscle contractions induces a greater acute impairment of position sense? *J Electromyogr Kinesiol* 20:298-304

- Gandevia SC, McCloskey DI (1976) Joint sense, muscle sense, and their combination as position sense, measured at the distal interphalangeal joint of the middle finger. *J Physiol* 260:387-407
- Gandevia SC, Refshauge KM, Collins DF (2002) Proprioception: peripheral inputs and perceptual interactions. *Adv Exp Med Biol* 508:61-68
- Gandevia SC, Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL (2006) Motor commands contribute to human position sense. *J Physiol* 571:703-710
- Gates GA, Mills JH (2005) Presbycusis. *Lancet* 366:1111-1120
- Ghafouri M, Lestienne FG (2000) Altered representation of peripersonal space in the elderly human subject: a sensorimotor approach. *Neurosci Lett* 289:193-196
- Giorgio A, Santelli L, Tomassini V, Bosnell R, Smith S, De Stefano N, Johansen-Berg H (2010) Age-related changes in grey and white matter structure throughout adulthood. *Neuroimage* 51:943-951
- Givoni NJ, Pham T, Allen TJ, Proske U (2007) The effect of quadriceps muscle fatigue on position matching at the knee. *J Physiol (Lond.)* 584:111-119
- Glasser A, Campbell MC (1998) Presbyopia and the optical changes in the human crystalline lens with age. *Vision Res* 38:209-229
- Goble DJ (2010) Proprioceptive acuity assessment via joint position matching: from basic science to general practice. *Phys Ther* 90:1176-1184
- Goble DJ, Brown SH (2007) Task-dependent asymmetries in the utilization of proprioceptive feedback for goal-directed movement. *Exp Brain Res* 180:693-704
- Goble DJ, Coxon JP, Van Impe A, De Vos J, Wenderoth N, Swinnen SP (2010a) The neural control of bimanual movements in the elderly: brain regions

exhibiting age-related increases in activity, frequency-induced neural modulation, and task-specific compensatory recruitment. *Hum Brain Mapp* 31:1281-1295

Goble DJ, Coxon JP, Van Impe A, Geurts M, Dumas M, Wenderoth N, Swinnen SP (2011) Brain activity during ankle proprioceptive stimulation predicts balance performance in young and older adults. *J Neurosci* 31:16344-16352

Goble DJ, Coxon JP, Van Impe A, Geurts M, Van Hecke W, Sunaert S, Wenderoth N, Swinnen SP (2012b) The neural basis of central proprioceptive processing in older versus younger adults: An important sensory role for right putamen. *Hum Brain Mapp* 33:895-908

Goble DJ, Hurvitz EA, Brown SH (2009) Deficits in the ability to use proprioceptive feedback in children with hemiplegic cerebral palsy. *Int J Rehabil Res* 32:267-269

Goble DJ, Mousigian MA, Brown SH (2012a) Compromised encoding of proprioceptively determined joint angles in older adults: the role of working memory and attentional load. *Exp Brain Res* 216:35-40

Goble DJ, Noble BC, Brown SH (2010b) Where was my arm again? Memory-based matching of proprioceptive targets is enhanced by increased target presentation time. *Neurosci Lett* 481:54-58

Goggin NL, Meeuwse HJ (1992) Age-related differences in the control of spatial aiming movements. *Res Q Exerc Sport* 63:366-372

Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PB (1972) Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: contribution by muscle spindles to perception? *Science* 175:1382-1384

- Grady CL, Craik FI (2000) Changes in memory processing with age. *Curr Opin Neurobiol* 10:224-231
- Gregory JE, Morgan DL, Proske U (1988) Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *J Neurophysiol* 59:1220-1230.
- Grigg P, Finerman GA, Riley LH (1973) Joint-position sense after total hip replacement. *J Bone Joint Surg Am* 55:1016-1025
- Hansen S, Elliott D (2009) Three-dimensional manual responses to unexpected target perturbations during rapid aiming. *J Mot Behav* 41:16-29
- Head H, Holmes G (1911) Sensory disturbances from cerebral lesion. *Brain* 34:102-254
- Henry FM (1975) Absolute error vs "E" in target accuracy. *J Mot Behav* 7:227-228
- Heuninckx S, Debaere F, Wenderoth N, Verschueren S, Swinnen SP (2004) Ipsilateral coordination deficits and central processing requirements associated with coordination as a function of aging. *J Gerontol B Psychol Sci Soc Sci* 59:P225-232
- Heuninckx S, Wenderoth N, Debaere F, Peeters R, Swinnen SP (2005) Neural basis of aging: the penetration of cognition into action control. *J Neurosci* 25:6787-6796
- Heuninckx S, Wenderoth N, Swinnen SP (2008) Systems neuroplasticity in the aging brain: recruiting additional neural resources for successful motor performance in elderly persons. *J Neurosci* 28:91-99
- Hillis JM, Watt SJ, Landy MS, Banks MS (2004) Slant from texture and disparity cues: optimal cue combination. *J Vis* 4:967-992

- Hopper KD, Patel S, Cann TS, Wilcox T, Schaeffer JM (1994) The relationship of age, gender, handedness, and sidedness to the size of the corpus callosum. *Acad Radiol* 1:243-248
- Houk JC, Singer JJ, Henneman E (1971) Adequate stimulus for tendon organs with observations on mechanics of ankle joint. *J Neurophysiol* 34:1051-1065
- Hurley M, Rees J, Newham D (1998) Quadriceps function, proprioceptive acuity and functional performance in healthy young, middle-aged and elderly subjects. *Age Ageing* 27:55-62
- Hutchinson S, Kobayashi M, Horkan CM, Pascual-Leone A, Alexander MP, Schlaug G (2002) Age-related differences in movement representation. *Neuroimage* 17:1720-1728
- Inglis JT, Frank JS (1990) The effect of agonist/antagonist muscle vibration on human position sense. *Exp Brain Res* 81:573-580
- Jeannerod M (2001) Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage* 14:S103-109
- Johnson JA, Zatorre RJ (2006) Neural substrates for dividing and focusing attention between simultaneous auditory and visual events. *Neuroimage* 31:1673-1681
- Jordan MI, Rumelhart DE (1992) Forward models: supervised learning with a distal teacher. *Cogn Sci* 16:307-354
- Kaplan F, Nixon J, Reitz M, Rindfleish L, Tucker J (1985) Age-related changes in proprioception and sensation of joint position. *Acta Orthop Scand* 56:72-74
- Kararizou E, Manta P, Kalfakis N, Vassilopoulos D (2005) Morphometric study of the human muscle spindle. *Anal Quant Cytol Histol* 27:1-4

- Kawato M (1999) Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol* 9:718-727
- Kawato M, Furukawa K, Suzuki R (1987) A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biol Cybern* 57:169-185
- Keele SW (1968) Movement control in skilled motor performance. *Psych Bull* 70:387-403
- Ketcham CJ, Seidler RD, Van Gemmert AW, Stelmach GE (2002) Age-related kinematic differences as influenced by task difficulty, target size, and movement amplitude. *J Gerontol B Psychol Sci Soc Sci* 57:P54-64
- Knill DC, Pouget A (2004) The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends Neurosci* 27:712-719
- Kokmen E, Bossemeyer RW Jr, Williams WJ (1978) Quantitative evaluation of joint motion sensation in an aging population. *J Gerontol* 33:62-67
- Leonard G, Milner B (1995) Recall of self-generated arm movements by patients with unilateral cortical excisions. *Neuropsychologia* 33:611-622
- Lepelley MC, Thullier F, Bolmont B, Lestienne FG (2010) Age-related differences in sensorimotor representation of space in drawing by hand. *Clin Neurophysiol* 121:1890-1897
- Levin HS, Benton AL (1973) Age effects in proprioceptive feedback performance. *Gerontol Clin* 15:161-169
- Li KZ, Lindenberger U (2002) Relations between aging sensory/sensorimotor and cognitive functions. *Neurosci Biobehav Rev* 26:777-783
- Li SC, Sikstrom S (2002) Integrative neurocomputational perspectives on cognitive aging, neuromodulation, and representation. *Neurosci Biobehav Rev* 26:795-808

- Lipsitz LA, Goldberger AL (1992) Loss of “complexity” and aging: potential applications of fractals and chaos theory to senescence. *JAMA* 267:1806-1809
- Liu JX, Eriksson PO, Thornell LE, Pedrosa-Domellof F (2005) Fiber content and myosin heavy chain composition of muscle spindles in aged human biceps brachii. *J Histochem Cytochem* 53:445-454
- Loose R, Kaufmann C, Auer DP, Lange KW (2003) Human prefrontal and sensory cortical activity during divided attention tasks. *Hum Brain Mapp* 18:249-259
- Lowrey CR, Strzalkowski ND, Bent LR (2010) Skin sensory information from the dorsum of the foot and ankle is necessary for kinesthesia at the ankle joint. *Neurosci Lett* 485:6-10
- Luce RD (1959) Individual choice behaviour: A theoretical analysis. John Wiley, New York
- Lunsford BR, Perry J (1995) The standing heel-rise test for ankle plantar flexion: criterion for normal. *Phys Ther* 75:694-698.
- Lyons J, Elliott D, Swanson LR, Chua R (1996) The use of vision and manual aiming by young and older adults. *J Aging Phys Act* 4:165-178
- Madhavan S, Shields RK (2005) Influence of age on dynamic position sense: evidence using a sequential movement task. *Exp Brain Res* 164:18-28
- Maravita A, Spence C, Driver J (2003) Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Curr Biol* 13:R531-539
- Marks R (1996) Further evidence of impaired position sense in knee osteoarthritis. *Physiother Res Int* 1:127-136

- Mattay VS, Fera F, Tessitore A, Hariri AR, Das S, Callicott JH, Weinberger DR (2002) Neurophysiological correlates of age-related changes in human motor function. *Neurology* 58:630-635
- Matthews PB (1982) Where does Sherrington's "muscular sense" originate? Muscles, joints, corollary discharges? *Annu Rev Neurosci* 5:189-218
- Mazevet D, Pradat-Diehl P, Katz R (2004) Physiologie et physiopathologie de la proprioception. In: Verlag S (ed) *Proprioception : actualités*, Paris, pp23-34
- Meeuwssen HJ, Sawicki TM, Stelmach GE (1993) Improved foot position sense as a result of repetitions in older adults. *J Gerontol* 48:P137-141
- Messier J, Kalaska JF (1999) Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res* 125:139-152
- Miall RC, Wolpert DM (1996) Forward models for physiological motor control. *Neural Netw* 9:1265-1279
- Miwa T, Miwa Y, Kanda K (1995) Dynamic and static sensitivities of muscle spindle primary endings in aged rats to ramp stretch. *Neurosci Lett* 201:179-182
- Morasso PG, Baratto L, Capra R, Spada G (1999) Internal models in the control of posture. *Neural Netw* 12:1173-1180
- Morisawa Y (1998) Morphological study of mechanoreceptors on the coracoacromial ligament. *J Orthop Sci* 3:102-110
- Mugge W, Schuurmans J, Schouten AC, van der Helm FC (2009) Sensory weighting of force and position feedback in human motor control tasks. *J Neurosci* 29:5476-5482

- Naccarato M, Calautti C, Jones PS, Day DJ, Carpenter TA, Baron JC (2006) Does healthy aging affect the hemispheric activation balance during paced index-to-thumb opposition task? An fMRI study. *Neuroimage* 32:1250-1256
- Naito E, Roland PE, Grefkes C, Choi HJ, Eickhoff S, Geyer S, Zilles K, Ehrsson HH (2005) Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinesthesia. *J Neurophysiol* 93:1020-1034
- Österberg U, Svantesson U, Takahashi H, Grimby G (1998) Torque, work and EMG development in a heel-rise test. *Clin Biomech* 13:344-350.
- Pai YC, Rymer WZ, Chang RW, Sharma L (1997) Effect of age and osteoarthritis on knee proprioception. *Arthritis Rheum* 40:2260-2265
- Pashler HE (1998) *The psychology of attention*. MIT Press, Cambridge, MA
- Personnier P, Ballay Y, Papaxanthis C (2010) Mentally represented motor actions in normal aging: III Electromyographic features of imagined arm movements. *Behav Brain Res* 206:184-191
- Personnier P, Kubicki A, Laroche D, Papaxanthis C (2008a) Temporal features of imagined locomotion in normal aging. *Neurosci Lett* 476:146-149
- Personnier P, Paizis C, Ballay Y, Papaxanthis C (2008b) Mentally represented motor actions in normal aging II The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behav Brain Res* 186: 273-283
- Peters A (2002) The effects of normal aging on myelin and nerve fibers: a review. *J Neurocytol* 31:581-593
- Peters M (1988) Footedness: asymmetries in foot preference and skill and neuropsychological assessment of foot movement. *Psychol Bull* 103:179-192

- Petrella R, Lattanzio P, Nelson M (1997) Effect of age and activity on knee joint proprioception. *Am J Phys Med Rehabil* 76:235-241
- Pickard CM, Sullivan PE, Allison GT, Singer KP (2003) Is there a difference in hip joint position sense between young and older groups? *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 58:631-635
- Pratt J, Chasteen AL, Abrams RA (1994) Rapid aimed limb movements: age differences and practice effects in component submovements. *Psychol Aging* 9:325-334
- Proske U, Gandevia SC (2009) The kinaesthetic senses. *J Physiol (Lond.)* 587:4139-4146
- Redfern MS, Jennings JR, Martin C, Furman JM (2001) Attention influences sensory integration for postural control in older adults. *Gait Posture* 14:211-216
- Rémy F, Wenderoth N, Lipkens K, Swinnen SP (2010) Dual-task interference during initial learning of a new motor task results from competition for the same brain areas. *Neuropsychologia* 48:2517-27
- Reuter-Lorenz PA, Lustig C (2005) Brain aging: reorganizing discoveries about the aging mind. *Curr Opin Neurobiol* 15:245-251
- Reuter-Lorenz PA, Stanczak L (2000) Differential effects of aging on the functions of the corpus callosum. *Dev Neuropsychol* 18:113-137
- Rey-Robert B, Temprado JJ, Lemaire P, Berton E (2012) Combining movement kinematics, efficiency functions, and Brinley plots to study age-related slowing of sensorimotor processes: insights from Fitts' task. *Gerontology* 58:171-180

- Rosant C, Nagel MD, Pérot C (2007) Aging affects passive stiffness and spindle function of the rat soleus muscle. *Exp Gerontol* 42:301-308
- Rosenhall U (1973) Degenerative patterns in the aging human vestibular neuro-epithelia. *Acta Otolaryngol* 76:208-220
- Saimpont A, Pozzo T, Papaxanthis C (2009) Aging affects the mental rotation of left and right hands. *Plos One* 4:e6714
- Salo PT, Tatton WG (1993) Age-related loss of knee joint afferents in mice. *J Neurosci Res* 35:664-677
- Saltzman E (1979) Levels of sensorimotor representation. *J Math Psychol* 20:97-163
- Saxton JM, Clarkson PM, James R, Miles M, Westerfer M, Clark S, Donnelly AE (1995) Neuromuscular dysfunction following eccentric exercise. *Med Sci Sports Exerc* 27:1185-1193.
- Scarchilli K, Vercher JL (1999) The oculomanual coordination control center takes into account the mechanical properties of the arm. *Exp Brain Res* 124:42-52
- Schmidt RA, Lee TD (2005) *Motor control and learning: a behavioral emphasis.* Human Kinetics, Champaign
- Schutz RW, Roy EA (1973) Absolute error: the devil in disguise. *J Mot Behav* 5:141-153
- Seidler RD, Alberts JL, Stelmach GE (2002) Changes in multi-joint performance with age. *Motor Control* 6:19-31
- Seidler-Dobrin RD, Stelmach GE (1998) Persistence in visual feedback control by the elderly. *Exp Brain Res* 119:467-474
- Sharpe MH, Miles TS (1993) Position sense at the elbow after fatiguing contractions. *Exp Brain Res* 94:179-182

- Sherrington CS (1900) The muscular sense. In: Schäfer EA (ed) Textbook of physiology. Pentland, Edinburgh/London, pp 1002-1025
- Skinner HB, Barrack RL, Cook SD (1984) Age-related decline in proprioception. Clin Orthop Relat Res 184:208-211
- Skoura X, Papaxanthis C, Vinter A, Pozzo T (2005) Mentally represented motor actions in normal aging I Age effects on the temporal features of overt and covert execution of actions. Behav Brain Res 165:229-239
- Skoura X, Personnier P, Vinter A, Pozzo T, Papaxanthis C (2008) Decline in motor prediction in elderly subjects: right versus left arm differences in mentally simulated motor actions. Cortex 44:1271-1278
- Speers RA, Kuo AD, Horak FB (2002) Contributions of altered sensation and feedback responses to changes in coordination of postural control due to aging. Gait Posture 16:20-30
- Sperry RW (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. J Comp Physiol Psychol 43:482-489
- Stelmach GE, Kelso JA, Wallace SA (1975) Preselection in short-term motor memory. J Exp Psychol Hum Learn 1:745-755
- Stelmach GE, Sirica A (1986) Aging and proprioception. Age 9:99-103
- Stephen JM, Knoefel JE, Adair J, Hart B, Aine CJ (2010) Aging-related changes in auditory and visual integration measured with MEG. Neurosci Lett 484:76-80
- Stillman BC (2000) An investigation of the clinical assessment of joint position sense. In: Medicine, dentistry and health sciences. School of Physiotherapy. PhD thesis, University of Melbourne, Victoria, Australia.
- Stroop JR (1935) Studies of interference in serial verbal reactions. J Exp Psychol 18:643-662

- Suprak DN (2011) Shoulder joint position sense is not enhanced at end range in an unconstrained task. *Hum Mov Sci* 30:424-435
- Swash M, Fox KP (1972) The effect of age on human skeletal muscle Studies of the morphology and innervation of muscle spindles. *J Neurol Sci* 16:417-432
- Teasdale N, Stelmach GE, Breunig A (1991) Postural sway characteristics of the elderly under normal and altered visual and support surface conditions. *J Gerontol* 46:B238-244
- Thaler DS (2002) Design for an aging brain. *Neurobiol Aging* 23:13-15
- Thelen DG, Brockmiller C, Ashton-Miller JA, Schultz AB, Alexander NB (1998) Thresholds for sensing foot dorsi- and plantarflexion during upright stance: effects of age and velocity. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 53:M33-38
- Toole T, Pyne A, McTarsney PA (1984) Age differences in memory for movement. *Exp Aging Res* 10:205-210
- van Beers RJ, Baraduc P, Wolpert DM (2002a) Role of uncertainty in sensorimotor control. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357:1137-1145
- van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P (2002b) When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12:834-837
- van Donkelaar P, Franks IM (1991) Preprogramming vs on-line control in simple movement sequences. *Acta Psychol* 77:1-19
- von Holst E (1954) Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *Br J Anim Behav* 2:89-94
- Vuillerme N, Boisgontier M (2009) Effectiveness of a tongue-placed electrotactile biofeedback to improve ankle force sense following plantar-flexor muscles fatigue. *Gait Posture* 30:556-559

- Vuillerme N, Boisgontier M, Chenu O, Demongeot J, Payan Y (2007) Tongue-placed tactile biofeedback suppresses the deleterious effects of muscle fatigue on joint position sense at the ankle. *Exp Brain Res* 183:235-240
- Vuillerme N, Chenu O, Demongeot J, Payan Y (2006) Improving human ankle joint position sense using an artificial tongue-placed tactile biofeedback. *Neurosci Lett* 405:19-23
- Walsh LD, Allen TJ, Gandevia SC, Proske U (2006) Effect of eccentric exercise on position sense at the human forearm in different postures. *J Appl Physiol* 100:1109-1116
- Walsh LD, Hesse CW, Morgan DL, Proske U (2004) Human forearm position sense after fatigue of elbow flexor muscles. *J Physiol (Lond.)* 558:705-715
- Welsh TN, Higgins L, Elliott D (2007) Are there age-related differences in learning to optimize speed, accuracy, and energy expenditure? *Hum Mov Sci* 26:892-912
- Whitney DE (1972) The mathematics of coordinated control of prosthetic arms and manipulators. *J Dyn Syst Meas Control* 94:303-309
- Wolpert DM, Ghahramani Z (2000) Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci* 3 Suppl:1212-1217
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI (1995) An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269:1880-1882
- Wolpert DM, Kawato M (1998) Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw* 11:1317-1329
- Wolpert DM, Miall RC, Kawato M (1998) Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn Sci* 2:338-347

- Woollacott M, Shumway-Cook A (2002) Attention and the control of posture and gait: a review of an emerging area of research. *Gait Posture* 16:1-14
- Yan JH, Thomas JR, Stelmach GE, Thomas KT (2000) Developmental features of rapid aiming arm movements across the lifespan. *J Mot Behav* 32:121-140
- You S (2005) Joint position sense in elderly fallers: a preliminary investigation of the validity and reliability of the SENSERite measure. *Arch Phys Med Rehabil* 86:346-352

Table des figures



Table des Figures

Figure 1. Les différents types de propriocepteurs

Figure 2. Proprioception afférente et efférente

Figure 3. Illustration des trois principaux types de protocoles d'estimation d'une position articulaire. L'établissement de la position de référence se fait passivement ou activement avec (estimation de la position mémorisée) ou sans (estimation directe) retour à la position initiale. L'estimation de la position de référence est réalisée de façon active par la cheville ipsilatérale ou controlatérale

Figure 4. Etat de la littérature scientifique traitant de l'altération du contrôle proprioceptif liée à l'âge

Figure 5. Modèles internes inverses et prédictifs

Figure 6. Exemple de résultats d'une étude de simulation mentale du mouvement tirée de Skoura et coll. (2008). Cet exemple exprime graphiquement la relation qui existe entre la durée moyenne du mouvement simulé et celle du mouvement exécuté. Ces auteurs mettent ici en évidence une

dissociation temporelle entre le mouvement simulé et le mouvement exécuté pour le groupe des adultes âgés

Figure 7. Illustration de la méthode de division du mouvement en phase d'accélération et de décélération à partir du profil de vitesse

Figure 8. Illustration de la méthode de division du mouvement en sous-mouvements primaire et secondaires à partir du profil d'accélération tirée d'une tâche de pointage visuo-manuel (Ketcham et coll., 2002)

Figure 9. Installation du participant pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale. Les flèches noires indiquent le mouvement possible du pied pointeur

Figure 10. Installation du participant dans la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale dans les conditions de référence active (a) et passive (b)

Figure 11. Erreur totale (a), erreur variable (b) et erreur constante (c) pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale en degrés (moyenne \pm SEM) en fonction du support (actif ; passif) et de la fatigue musculaire (non-fatigue ; fatigue)

Figure 12. Exemples de listes de mots pour les tests de Stroop de type (a) congruent et (b) non congruent. Chaque mot était présenté seul sur l'écran présenté au participant

Figure 13 - Erreur totale (a), erreur variable (b) et erreur constante (c) pour la tâche d'estimation directe de la position articulaire controlatérale en degrés (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la tâche (simple tâche proprioceptive ; double tâche congruente ; double tâche non-congruente). * $P < .05$; ** $P < .01$; *** $P < .001$

Figure 14. Temps d'estimation de la position articulaire controlatérale en secondes (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la tâche (simple tâche proprioceptive ; double tâche congruente ; double tâche non-congruente). * $P < .05$; *** $P < .001$

Figure 15. Latence de dénomination de la couleur en millisecondes (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés), de la tâche (simple tâche cognitive ; double tâche), et de la condition (congruente ; non-congruente). * $P < .05$; *** $P < .001$

Figure 16. Pourcentage d'erreurs de dénomination de la couleur (moyenne \pm SEM) en fonction de la tâche (simple tâche cognitive ; double tâche), et de la condition (congruente ; non-congruente). *** $P < .001$

Figure 17. Représentations des profils moyens de position, de vitesse et d'accélération pour chaque participant (profils gris) ainsi que pour l'ensemble des participants (profils noirs)

Figure 18. Erreur totale (a), erreur variable (b) et erreur constante (c) en degrés (moyenne \pm SEM) en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la vitesse (libre ; rapide). La ligne en pointillé, le bas et le haut de la boîte, les moustaches inférieure et supérieure, et les points représentent respectivement la médiane, le 1^{er} et le 4^{ème} quartile, la plus petite et la plus grande erreur, et les valeurs aberrantes

Figure 19. Temps de pointage total (a), de positionnement (b) et de validation (c) en millisecondes en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la vitesse (libre ; rapide)

Figure 20. Relation entre le pic de vitesse et l'erreur constante en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés). La ligne représente la droite de régression pour l'ensemble des essais. La valeur de r correspond au coefficient de corrélation avec un $P < .05$

Figure 21. Nombre moyen de croisement de l'axe zéro du profil d'accélération pendant le temps de positionnement en fonction du groupe d'âge (adultes jeunes ; adultes âgés) et de la vitesse (libre ; rapide)

Figure 22. Algorithme décrivant les modes de contrôle proprioceptif continu (ligne grasse hachurée) et discret (ligne grasse pleine) du mouvement. Sur la base de l'expérience, le système nerveux central active une sélection de modèles internes qui seront responsables de la tâche à réaliser. En fonction de la nécessité de réaliser des ajustements majeurs ou mineurs sur la trajectoire en cours, le système nerveux central va soit faire varier le niveau de responsabilité attribué aux différents modèles internes initialement activés (mode de contrôle continu) soit modifier la sélection de modèles internes initialement activés (mode de contrôle discret)

Valorisation de la thèse



Valorisation de la Thèse

Articles publiés ou soumis dans des revues avec comité de lecture

Boisgontier MP, Mignardot JB, Nougier V, Olivier I, Palluel E. **Le coût attentionnel associé aux fonctions exécutives impliquées dans le contrôle postural.** Sci. Mot. 2011;74:53-64.

Boisgontier MP, Nougier V. **Ageing of internal models: from a continuous to an intermittent proprioceptive control of movement.** Age. 2013. Sous presse. DOI:10.1007/s11357-012-9436-4

Boisgontier MP, Nougier V. **Proprioception: Bilateral inputs first.** Neurosci. Lett. 2013. Sous presse. DOI :10.1016/j.neulet.2012.11.050

Boisgontier MP, Olivier I, Chenu O, Nougier V. **Presbypropria: the effects of physiological ageing on proprioceptive control.** Age. 2012 ;34 :1179-1194. DOI:10.1007/s11357-011-9300-y

Résumés publiés dans des revues nationales

Boisgontier MP, Olivier I, Chenu O, Nougier V (2011) **Les effets du vieillissement physiologique sur le contrôle proprioceptif.** Neurophysiol Clin/Clin Neurophysiol 41:211

Boisgontier MP, Olivier I, Nougier V (2011) **Presbyproprioception ? Les effets du vieillissement sur les aspects comportementaux et attentionnels de la proprioception.** Cah Année Gérontol 3:S173

Communication orale dans un congrès international

Boisgontier MP, Olivier I, Nougier (2012) **Ageing of ankle proprioceptive control**. Joint world congress of International Society for Posture & Research and Gait & Mental Function. Trondheim (Norway).

Communications affichées dans des congrès nationaux

Boisgontier MP, Olivier I, Chenu O, Nougier V (2011) **Les effets du vieillissement physiologique sur le contrôle proprioceptif**. 18ème congrès de l'Association Posture et Equilibre. Albi (France).

Boisgontier MP, Olivier I, Nougier V (2011) **Presbyproprioception ? Les effets du vieillissement sur les aspects comportementaux et attentionnels de la proprioception**. 31ème journées annuelles de la Société Française de Gériatrie et Gérontologie. Paris (France).

Communication affichée dans un congrès local

Boisgontier MP, Olivier I, Nougier V (2012) **Effets d'une contrainte cognitive sur le contrôle proprioceptif du mouvement chez les adultes jeunes et âgés**. La journée de la recherche médicale. Grenoble (France).

Distinction

Lauréat 2009 du prix Professionnel de santé de l'Association Posture et Equilibre.

Effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur le contrôle proprioceptif des mouvements de la cheville chez les adultes jeunes et âgés

Comme l'indiquent les divergences observées dans la littérature, la question de l'existence d'une modification du contrôle proprioceptif du mouvement au cours du vieillissement physiologique de l'adulte fait encore débat. Pour mieux comprendre ces divergences, trois études ont été réalisées afin de tester les effets de contraintes d'origines musculaire, attentionnelle et temporelle sur le contrôle proprioceptif du mouvement. La tâche commune à ces trois études était une tâche d'estimation active directe contralatérale de la position de la cheville. Les effets de contraintes musculaire, cognitive et temporelle sur les performances de contrôle proprioceptif ont été respectivement testés dans les conditions de fatigue et non fatigue, de simple et double tâche, et de vitesses libre et rapide. Pour évaluer la performance de contrôle proprioceptif, les erreurs totales, variables et constantes ainsi que des variables temporelles et cinématiques ont été analysées. Chez les participants jeunes, les résultats de la première étude ont montré que la fatigue musculaire altère la performance d'estimation de position lorsque la cheville de référence est maintenue activement en position mais pas lorsqu'elle est maintenue passivement. Afin d'éviter de confondre un effet de la fatigue musculaire éventuellement induite par la répétition de la tâche d'estimation de position, les deuxième et troisième études ont été réalisées avec la référence maintenue passivement en position. Les résultats de ces deux études ont montré qu'en l'absence de contrainte cognitive et temporelle la performance de positionnement final dans la tâche proprioceptive est comparable entre les adultes jeunes et âgés. Cependant, la stratégie utilisée pour atteindre cette position est différente selon l'âge. Les résultats ont également montré que l'adjonction d'une contrainte cognitive ou temporelle produit une dégradation de la performance de contrôle proprioceptif des adultes âgés par rapport aux adultes jeunes. Dans l'ensemble, ces résultats montrent que la capacité des adultes âgés à résoudre les problèmes posés par les contraintes environnementales est inférieure à celle des adultes jeunes et mettent en évidence la modification de contrôle proprioceptif du mouvement qui s'opère au cours du vieillissement physiologique.

Mots-clés : Contrôle moteur ; Proprioception ; Vieillesse