

50376  
1991  
281

N° d'ordre : 787

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE  
LABORATOIRE DE NEUROSCIENCES DU COMPORTEMENT

50376  
1991  
281

THESE DE DOCTORAT  
EN SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE  
(Neurosciences)

présentée par

Marc BOURDEAUD'HUI

POSTURE OCULAIRE ET REFERENTIELS SPATIAUX :  
perception d'une stimulation cutanée latéralisée



Thèse soutenue le 15 octobre 1991 devant la commission d'examen :

Président :

M. J.C. Hache Professeur, Université de Lille II

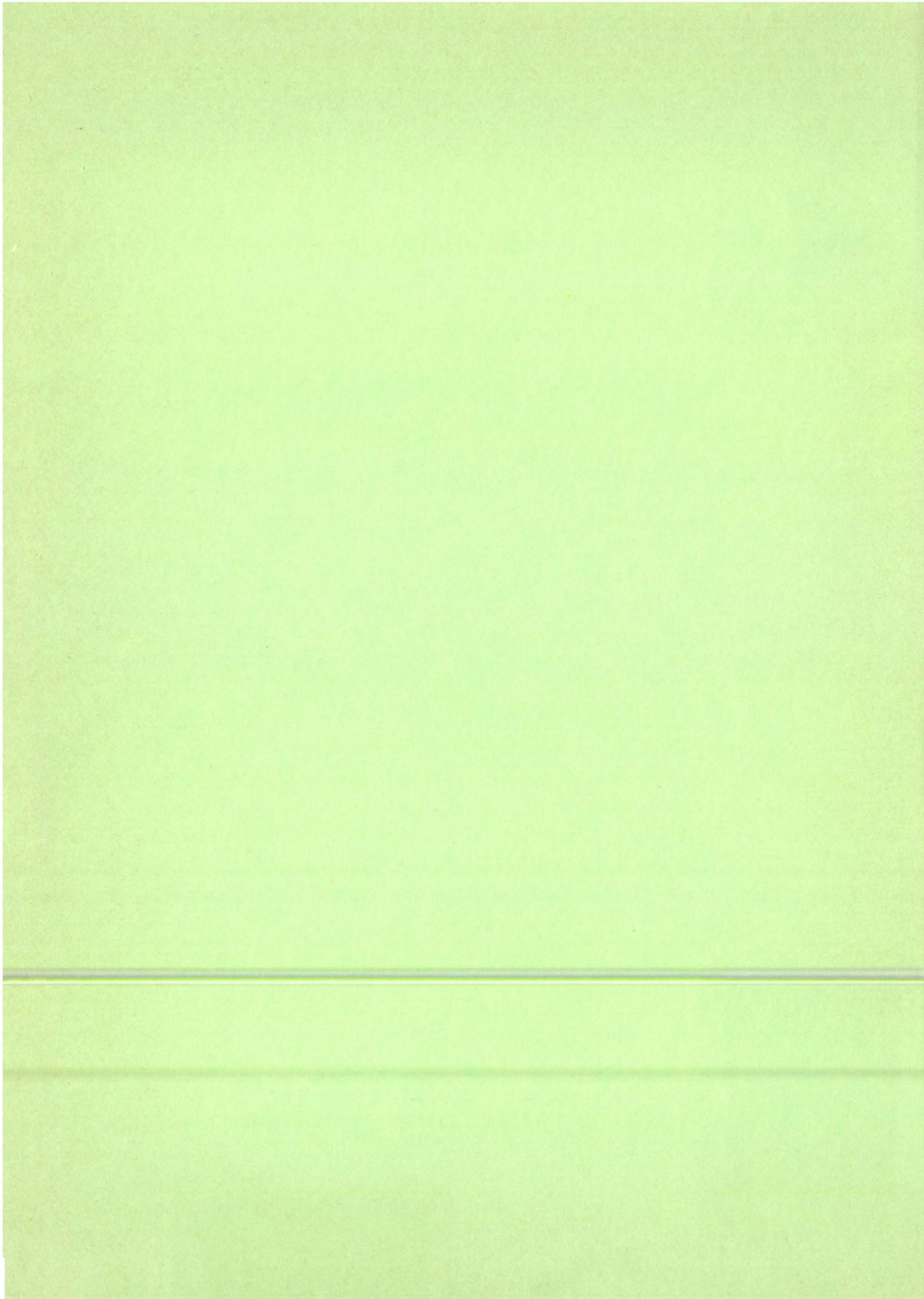
Examineurs :

M. J.M. Coquery Professeur, Université de Lille I  
M. E. Pertuzon Professeur, Université de Lille I  
M. J.P. Roll Professeur, Université d'Aix-Marseille I  
M. A. Roucoux Professeur, Université Catholique de Louvain

SCD LILLE 1



D 030 223013 9



50376  
1991  
281

67545

N° d'ordre : 787

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE  
LABORATOIRE DE NEUROSCIENCES DU COMPORTEMENT

50376  
1991  
281

THESE DE DOCTORAT  
EN SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE  
(Neurosciences)

présentée par

Marc BOURDEAUD'HUI

POSTURE OCULAIRE ET REFERENTIELS SPATIAUX :  
perception d'une stimulation cutanée latéralisée



Thèse soutenue le 15 octobre 1991 devant la commission d'examen :

Président :

M. J.C. Hache Professeur, Université de Lille II

Examineurs :

M. J.M. Coquery Professeur, Université de Lille I

M. E. Pertuzon Professeur, Université de Lille I

M. J.P. Roll Professeur, Université d'Aix-Marseille I

M. A. Roucoux Professeur, Université Catholique de Louvain

à toutes les personnes qui m'ont supporté depuis  
tant d'années, je dédie ce travail.

| à mes parents

| à ma marraine "à moi"

| à Dominique

| à Julien et ses parents

C'est sous la direction du Professeur J.M. Coquery que ce travail a été réalisé. Sa disponibilité et les longues discussions que nous avons eues m'ont été des plus précieuses. Qu'il veuille bien accepter cette thèse en témoignage de ma vive reconnaissance et pour ces années irremplaçables.

En présidant ce jury, Monsieur le Professeur J.C. Hache accepte d'examiner un travail dont il avait déjà jugé les balbutiements dans le cadre du DEA de Neurosciences. Qu'il trouve ici l'expression de mon profond respect.

Que mes rapporteurs soient assurés de ma gratitude et de ma reconnaissance. Les enseignements de Monsieur le Professeur E. Pertuzon m'ont révélé l'intérêt de la physiologie neuromusculaire. J'en garde un souvenir enthousiaste et lui suis redevable de beaucoup. Les travaux de Monsieur le Professeur J.P. Roll ont été pour moi une source importante d'inspiration. Qu'il soit assuré de ma profonde admiration.

C'est avec le même sentiment que je me suis permis de solliciter Monsieur le Professeur A. Roucoux. Ses travaux ont été pour moi un guide essentiel. Je lui suis reconnaissant du temps qu'il m'a déjà consacré au cours d'une visite de son laboratoire.

Je souhaite aussi exprimer ma reconnaissance aux personnes qui ont, de près ou de loin, contribué à l'élaboration de ce travail :

En particulier Jacques Honoré qui a été à l'origine de ce travail et a su consacrer un temps précieux à ma formation méthodologique et statistique. C'est aussi à lui que je dois ma découverte de l'outil informatique. Merci pour cela, le reste et l'exemple.

Monsieur André Bous a assuré la conception et la maintenance de l'électronique. Parfois "avec des bouts de ficelle", toujours avec beaucoup d'ingéniosité, Monsieur René Coisne a répondu à mes sollicitations lorsque je construisais mon poste expérimental. Je reste admiratif de leur travail d'orfèvre et de leur recherche de la "belle ouvrage".

Avec beaucoup de gentillesse, Mademoiselle Christine Coussemaeker a réalisé la frappe de la bibliographie, Madame Monique Bécue, les différentes photographies de mes communications affichées. Qu'elles en soient remerciées.

Enfin, je tiens à remercier tous les étudiants qui ont accepté de passer les expériences.

## **SOMMAIRE**

## Introduction générale

* Le système nerveux comme constructeur et gestionnaire d'espace .....	17
* Exploration de l'espace : activités d'orientation .....	20
* Organisation de l'espace : le problème des référentiels .....	21

## Première partie

### ROLE DES INDICES VISUELS DANS LA DETECTION D'UNE STIMULATION CUTANÉE LATERALISÉE

Introduction .....	27
Expérience I (rappel des résultats)	
1 Intégration plurimodalitaire : rôle de la vision .....	28
1.1 Intégration plurimodalitaire d'un même signal .....	28
1.1.1 Données comportementales et neurophysiologiques .....	28
1.1.2 Discordance sensorielle .....	30
1.1.3 Suppléance sensorielle .....	32
1.2 Rôle des informations visuelles .....	33
1.2.1 Capture visuelle .....	34
1.2.2 Vision et cible auditive .....	36
1.2.3 Vision et proprioception : contrôle postural .....	37
2 Localisation d'une stimulation cutanée .....	40
2.1 Localisation et référentiels .....	41
2.1.1 Aspects ontogénétiques .....	41
2.1.2 Identification et localisation .....	42
2.1.3 Problème des référentiels .....	44
2.2 Spécificité d'une stimulation cutanée .....	45
2.2.1 Statut particulier des informations cutanées .....	45
2.2.2 Cutané et référentiels spatiaux .....	46
Position du problème .....	50
Expérience II	
II.1 Hypothèses .....	52
II.2 Méthodes .....	52
II.2.1 Sujets .....	52
II.2.2 Dispositif expérimental .....	52
II.2.3 Contrôle de la posture oculaire .....	54
II.2.4 Stimulation cutanée .....	56
II.2.5 Structure des essais .....	56
II.2.6 Organisation temporelle de l'expérience .....	58

II.3 Résultats .....	61
II.3.1 Plan d'expérience et variables .....	61
II.3.2 Plan d'analyse .....	61
II.3.3 Analyse descriptive .....	63
II.3.4 Analyse inférentielle .....	66
II.4 Discussion .....	68

### EXPERIENCE III

III.1 Hypothèses .....	69
III.2 Méthodes .....	69
III.2.1 Sujets .....	69
III.2.2 Considérations méthodologiques .....	69
III.2.2.1 Travail en groupes de sujets indépendants.....	70
III.2.2.2 Alternance Interséance-Interbloc.....	70
III.2.2.3 Nombre de blocs d'essais.....	71
III.2.3 Dispositif expérimental .....	73
III.2.4 Structure des essais .....	73
III.2.5 Organisation temporelle de l'expérience .....	75
III.3 Résultats et analyse .....	79
III.3.1 Plan d'expérience et variables .....	79
III.3.2 Plan d'analyse .....	80
III.3.3 Résultats .....	82
III.3.3.1 Effets du facteur posture oculaire.....	82
III.3.3.2 Effets de la vision de la zone stimulée.....	84
III.3.3.3 Effets des autres facteurs.....	87
III.4 Discussion .....	89

Conclusion de la première partie.....	92
---------------------------------------	----

## Deuxième partie

### STRUCTURATION DU REFERENTIEL EGOCENTRE PAR LES AJUSTEMENTS POSTURAUX

Introduction.....	97
1 Réalité du référentiel égocentré.....	98
1.1 Données neuropsychologiques .....	98
1.2 Données neurophysiologiques .....	99
1.2.1 Structures sous-corticales .....	100
1.2.2 Structures corticales .....	102
2 Elaboration du référentiel égocentré.....	106
2.1 Informations pertinentes .....	106
2.2 Efférences motrices .....	109

2.3 Informations cutanées .....	110
2.3.1 Schéma superficiel cutané.....	110
2.3.2 Expériences de désorientation spatiale.....	110
2.3.2.1 Mise en évidence .....	110
2.3.2.2 Désorientation spatiale .....	112
2.4 Informations proprioceptives .....	114
2.4.1 Historique et principe.....	114
2.4.2 Résultats expérimentaux.....	116
3 Cas de la posture oculaire .....	118
3.1 Commande oculomotrice .....	119
3.2 Proprioception .....	120
4 Rôle de la posture céphalique .....	124
4.1 Effets posturaux d'origine céphalique .....	124
4.2 Données neurophysiologiques .....	127
Position du problème .....	128
<b>EXPERIENCE IV EFFET D'UN DEPLACEMENT DU MEMBRE STIMULE</b>	
IV.1 Hypothèses .....	130
IV.2 Méthodes .....	130
IV.2.1 Sujets.....	130
IV.2.2 Dispositif expérimental.....	130
IV.2.3 Organisation temporelle de l'expérience.....	132
IV.3 Résultats et analyse .....	132
IV.3.1 Plan d'expérience et variables.....	132
IV.3.2 Plan d'analyse.....	133
IV.3.3 Analyse descriptive.....	135
IV.3.4 Analyse inférentielle.....	137
IV.4 Discussion .....	139
<b>EXPERIENCE V ROLE DE LA POSTURE CEPHALIQUE</b>	
V.1 Hypothèses .....	140
V.2 Méthodes .....	141
V.2.1 Sujets.....	141
V.2.2 Dispositif expérimental.....	141
V.2.3 Organisation temporelle de l'expérience.....	141
V.3 Résultats et analyse .....	147
V.3.1 Plan d'expérience et variables.....	147
V.3.2 Plan d'analyse.....	149
V.3.3 Analyse descriptive.....	150
V.3.4 Analyse inférentielle.....	153
V.4 Discussion .....	154
Conclusion de la deuxième partie .....	157

## Troisième partie

### APPROCHE NEUROPHYSIOLOGIQUE : EFFETS SEGMENTAIRES DE LA POSTURE OCULAIRE.

-

#### LE PROBLEME DE LA DISCRIMINATION

Introduction.....	161
1 Effets segmentaires de la posture oculaire.....	162
1.1 Effets spinaux d'un ajustement postural .....	162
1.1.1 Réflexe tonique du cou .....	162
1.1.2 Codage spinal : les interneurons .....	163
1.1.3 Influences périphériques .....	165
1.1.4 Réactivité motoneuronale .....	165
1.2 Posture oculaire .....	169
1.2.1 Motricité oculaire et muscles du cou .....	169
1.2.1.1 Aspects dynamiques.....	169
1.2.1.2 Aspects toniques.....	170
1.2.2 Motricité oculaire et tonus des membres .....	172
1.3 Conclusion sur les aspects de couplage tonique .....	172
2 Données neurophysiologiques.....	173
2.1 Communauté de commandes motrices .....	174
2.2 Cibles et voies des efférences tectales .....	176
2.2.1 Efférences tectales .....	176
2.2.2 Voie tecto-réticulo-spinale .....	177
2.3 Afférences et convergences somesthésiques .....	179
2.3.1 Cortex pariétal .....	180
2.3.1.1 Cortex pariétal et somesthésie.....	180
2.3.1.2 Cortex pariétal postérieur et posture oculaire.....	181
2.3.1.3 Cortex pariétal et collicules supérieurs.....	182
2.3.2 Collicules supérieurs .....	184
2.3.2.1 Proprioception et décharge corollaire.....	184
2.3.2.2 Afférences cutanées.....	186
Position du problème.....	188
<b>EXPERIENCE VI   EFFETS SEGMENTAIRES DE LA POSTURE OCULAIRE</b>	
VI.1 Hypothèses .....	190
VI.2 Méthodes .....	190
VI.2.1 Sujets .....	190
VI.2.2 Le réflexe H et sa facilitation cutanée .....	190
VI.2.2.1 Définition.....	190
VI.2.2.2 Variabilité : le problème du TR.....	193

VI.2.3 Discrimination cutanée.....	193
VI.2.3.1 Sujets et tâche .....	194
VI.2.3.2 Technique et méthodes .....	194
VI.2.3.3 Résultats .....	196
VI.2.4 Technique.....	196
VI.2.4.1 La tâche .....	196
VI.2.4.2 Dispositif expérimental .....	198
VI.2.4.3 Activité réflexe .....	199
VI.2.4.3.1 Stimulations .....	199
VI.2.4.3.2 Enregistrements .....	201
VI.2.5 Organisation temporelle de l'expérience.....	202
VI.2.5.1 Structure des essais .....	202
VI.2.5.2 Séances .....	204
VI.2.5.1.1 Séance de familiarisation.....	204
VI.2.5.1.2 Séance expérimentale .....	204
VI.3 Résultats et analyse .....	207
VI.3.1 Plan d'expérience et variables.....	207
VI.3.2 Plan d'analyse.....	207
VI.3.3 Analyse descriptive et inférentielle.....	208
VI.3.3.1 Facilitation .....	208
VI.3.3.2 Posture oculaire et facilitation .....	209
VI.3.3.3 Erreurs .....	209
VI.4 Discussion .....	213
 <b>EXPERIENCE VII LE PROBLEME DE LA DISCRIMINATION</b>	
VII.1 Hypothèses .....	218
VII.2 Méthodes .....	218
VII.2.1 Sujets.....	218
VII.2.2 Dispositif expérimental.....	218
VII.2.3 Tâche.....	220
VII.2.4 Organisation temporelle de l'expérience.....	222
VII.3 Résultats et analyse .....	222
VII.3.1 Plan d'expérience et variables.....	222
VII.3.2 Plan d'analyse.....	224
VII.3.3 Analyse descriptive et inférentielle.....	224
VII.4 Discussion .....	229
 Conclusion de la troisième partie .....	 232
 RAPPEL DES RESULTATS ET CONCLUSION GENERALE .....	 237
 ANNEXES .....	 245
 BIBLIOGRAPHIE .....	 251
 RESUME .....	 277

**INTRODUCTION GENERALE**

La dimension spatiale est un attribut commun à la quasi totalité des signaux que rencontre un organisme. Tout comme la dimension temporelle, elle se distingue des autres caractéristiques, essentiellement modalitaires, qui conduisent à l'identification d'un objet ou d'un événement.

Mais la gestion de l'espace ne se limite pas à la localisation de ces objets ou de ces événements. Pour un observateur, gérer l'espace, c'est aussi se localiser et évaluer les conséquences de sa propre activité et des événements externes sur l'organisation spatiale du milieu dans lequel il évolue.

D'un espace social, territoire ou espace de communication, à un espace représenté, voire imaginaire, le guidage de l'activité du sujet va donc se réaliser au sein de différents espaces qui vont se caractériser par des organisations particulières.

Il est évident que l'aspect relationnel domine cette capacité à appréhender les espaces possibles : mise en relation des objets et événements entre eux, l'observateur n'étant qu'un élément parmi d'autres, mais aussi mise en relation de ces mêmes objets et de ces mêmes événements avec le corps agissant de l'observateur qui devient référence en perpétuelle modification.

#### **\* Le système nerveux comme constructeur et gestionnaire d'espace**

Comment le système nerveux est-il capable d'assumer des fonctions aussi complexes ? Quels mécanismes et subterfuges a-t-il développés au cours de l'évolution "pour se tirer d'affaire" ?

La ségrégation fonctionnelle et neuroanatomique des fonctions de localisation et d'identification est sans doute l'une des stratégies les plus efficaces. Elle autorise la maîtrise indépendante de chacun de ces aspects. Sans oublier leur nécessaire intégration pour une perception cohérente, cette dualité traduit bien leur importance respective. Ainsi, il peut y avoir localisation sans identification. Ce phénomène étonnant a d'abord été observé par Schneider (1969) dans la modalité visuelle avant que des observations analogues ne soient effectuées avec le toucher (Paillard et al., 1983; Morin et al., 1984).

Les phénomènes de désorientation spatiale, d'héminégligence que l'on rencontre dans la nosographie neuropsychologique (Bisiach et Vallar, 1988) témoignent aussi de l'importance des structures et des mécanismes qui assument tout ou partie de cette fonction de localisation.

Le système nerveux apparaît avant tout comme un constructeur et un gestionnaire d'espace.

Constructeur car c'est lui qui définit les différentes représentations de l'espace auxquelles nous avons accès : représentations propres à une modalité, ainsi les caractéristiques de l'espace visuel sont-elles distinctes de celles de l'espace tactile, mais aussi représentations plurimodalitaires. Les différents espaces ainsi représentés se distinguent par le système de références mis en jeu; le référentiel gravitaire est, par exemple, différent du référentiel centré sur le corps. Gestionnaire, car l'existence de différents espaces d'action exige leur actualisation continue, en fonction des conditions en cours, mais aussi leur mise en relation afin d'aboutir à une représentation globale cohérente.

Des récepteurs périphériques jusqu'aux zones corticales associatives, des indices témoignant d'un codage des paramètres spatiaux ont été mis en évidence.

Dès le niveau cellulaire, on observe une sensibilité, par exemple, à la direction, à l'amplitude du mouvement mais aussi à la position. Il n'est pas question de dresser ici l'inventaire des données acquises en ce domaine. Nous n'avons retenu que quelques idées générales qui illustrent l'importance des phénomènes mis en jeu.

Un exemple simple est donné par les récepteurs musculaires, tendineux, articulaires qui fournissent de telles informations de position et de mouvement. Les muscles eux-mêmes présentent une activité maximale en fonction d'une direction de mouvement; le constat en a été fait au niveau des muscles du cou, mais aussi au niveau des muscles des membres antérieurs au cours de l'étude des réflexes toniques du cou et vestibulaires (Wilson et al., 1986).

Au niveau spinal, des interneurons de type proprioceptif semblent intervenir dans le codage d'aspects statiques comme la position d'un segment corporel. On retrouve, jusqu'au niveau lombaire, une activité neuronale dépendante des mouvements de la tête (Yates et al., 1988, 1989).

Les aires corticales présentent le niveau le plus élaboré de codage des informations spatiales. Si les récepteurs rétiniens ne semblent pas gérer explicitement une information de mouvement (Borst et Egelhaaf, 1989), par contre le cortex visuel primaire présente une ségrégation "cyto-fonctionnelle" qui lui permet d'analyser des informations de mouvement, d'orientation (Livingstone et Hubel, 1988). On retrouve des propriétés analogues dans le domaine tactile où les différentes aires somesthésiques intègrent un signal de plus en plus élaboré : endroit de

contact, orientation du contour, direction du mouvement pour les zones 1 et 2, mouvement et angle articulaires ainsi que la position relative de la main et du bras pour les zones 3a et 2 tandis qu'une "cellule corticale plus élevée intègre l'information tactile et kinesthésique" (Gardner, 1988). Le cortex pariétal postérieur (Kalaska, 1988), le cortex moteur (Caminiti et al., 1990) présentent aussi de telles unités cellulaires qui intègrent des paramètres spatiaux.

Mais si le codage de l'espace repose sur de telles activités unitaires, il résulte aussi de l'activité de populations neuroniques qui présentent une organisation et un fonctionnement spécifiques.

L'existence de cartes et de représentations d'un espace, quel qu'il soit, non pas à l'échelle du neurone, mais au niveau du groupe de neurones, est indispensable pour des activités d'orientation et de localisation. Des indices partiels, de la direction d'un mouvement, ou de son amplitude, pour nécessaires qu'ils soient, restent insuffisants.

Au niveau tant cortical que sous-cortical existent de telles cartes sensorielles et motrices qui ne doivent pas être cependant considérées comme des représentations figées. Elles évoluent en fonction des conditions ambiantes et s'adaptent au contexte sensori-moteur.

La réorganisation de ces cartes suite à des lésions ou amputations de membres est un fait acquis (Kaas, 1991). Elle est aussi observée suite, par exemple, à une procédure comportementale induisant l'utilisation sélective d'un membre. La représentation corticale de ce dernier se trouve modifiée (Jenkins et al., 1990).

Mais le plus intéressant est qu'une plasticité dynamique, fonction de l'activité motrice en cours, a été démontrée au niveau de certaines structures. Ainsi, au niveau des collicules supérieurs, un mouvement du regard induit un déplacement du foyer d'activité à la surface de la carte motrice (Munoz et al., 1991). Le déplacement cesse dès que sont recrutés les neurones impliqués dans la fixation de la cible visuelle. Ce phénomène traduirait en fait le codage d'une erreur de position par rapport à la cible, erreur qui évoluerait en fonction des mouvements relatifs des yeux et de la tête. L'existence de différentes cartes sensorielles et motrices pose d'ailleurs le problème de leur interactivité (Roucoux et Crommelinck, 1987).

Ces exemples illustrent les capacités élaborées de gestion de l'espace du système nerveux. La position relative des différents segments corporels, mais aussi leur situation, par rapport à une cible qui a été localisée, sont intégrées en temps réel au cours du mouvement.

Le système nerveux présente donc une série de mécanismes qui lui permettent d'indexer différents paramètres spatiaux (position, mouvement,

direction, amplitude...). Ces indices partiels sont ensuite intégrés en des représentations structurées. Ces caractéristiques spatiales sont cependant dépendantes des activités d'exploration qui, en orientant les récepteurs, permettent une analyse adaptée des conditions ambiantes.

Un autre problème, que nous avons déjà évoqué, est l'existence de différentes représentations de l'espace au sein du système nerveux. Chacune de ces représentations met en jeu un système de références particulier. Mais qu'est-ce qui détermine le recours à un système de références plutôt qu'à un autre ? En d'autres termes, qu'est-ce qui amène le sujet à se référer à un type d'espace plutôt qu'à un autre ?

#### **\* Exploration de l'espace : activités d'orientation**

La perception de la dimension spatiale ne peut se réaliser sans une orientation active du sujet. La classique réaction d'orientation (Pavlov, 1910; Sokolov, 1963) intervient d'abord pour identifier l'origine d'un stimulus. Sa valeur adaptative se manifeste par un positionnement favorable des récepteurs sensoriels et par l'accentuation de la réactivité des systèmes de traitement sensoriel et de réactivité motrice. Cette mise en jeu des systèmes moteurs constitue le support et le témoin de l'orientation spatiale de l'attention. Les déplacements de l'attention sont étroitement dépendants de la programmation des activités motrices (Rizzolatti et al., 1985, p. 262). Il est certain que les messages émanant d'une source particulière et vers lesquels est dirigée l'attention voient leur efficacité accrue par rapport à des messages laissés hors du champ de l'attention (Bashinski, 1980; Hughes et Zimba, 1985; Posner et al., 1980, 1982; Umiltà, 1988).

Toutefois, l'orientation spatiale de l'attention ne peut se restreindre aux ajustements posturaux qui, bien souvent, l'accompagnent. Il est possible de focaliser son attention sur un objet, sur une portion d'espace sans pour autant avoir une activité motrice orientée vers cet objet ou cette portion d'espace (Stein, 1989, p. 601).

Parmi toutes les activités motrices susceptibles d'accompagner un comportement attentif, les mouvements oculaires illustrent bien cette interactivité qui lie motricité et attention.

La direction du regard suit généralement celle de l'attention et le point de fixation du regard est souvent confondu avec le point de l'espace sur lequel on porte son attention. Mais il est possible, dans certaines situations, de dissocier mouvements de l'attention et mouvements des yeux (Posner et al., 1978; Rizzolatti et al., 1985; Umiltà, 1988). En outre on s'obstine, dans certains cas, à tourner les yeux vers une source d'événements n'intéressant pas la sphère visuelle.

Ainsi, en écoute dichotique, si la tâche requiert le traitement sélectif des messages parvenant à l'une des oreilles, on observe des mouvements oculaires persistants dans la direction de la source pertinente (Gopher, 1973).

L'exploration de l'espace exige donc des activités d'orientation. Ces activités peuvent ou non résulter d'une mobilisation des systèmes moteurs.

Dans certaines situations, la mise en jeu des ajustements posturaux se conçoit aisément. Ils orientent une catégorie de récepteurs (exemple la rétine) vers un foyer de stimulation (une cible visuelle) qui appartient à la modalité traitée par ces mêmes récepteurs (la vision). Exemple simple du pilote de F1 qui tourne les yeux vers le manomètre de pression du turbo pour contrôler son bon fonctionnement. Dans d'autres situations, la valeur adaptative d'une telle orientation motrice est moins évidente. En quoi le fait de tourner les yeux, sans mouvement de la tête, vers une source de stimulation auditive constitue-t-il un comportement adapté quand il n'y a rien à voir ?

Ce type d'observation pose le problème du rôle que jouent de tels mouvements apparemment superflus. Si, éventuellement, il y a un bénéfice comportemental dans le sens d'une meilleure détection, comment le phénomène peut-il s'expliquer ?

#### *\* Organisation de l'espace : le problème des référentiels*

Le rôle de ces activités motrices d'orientation, qui interviennent dans la perception d'indices localisés, ne se limite donc pas à un guidage optimal des récepteurs concernés. Quelle en est l'utilité ? Leur intervention ne s'accompagne-t-elle pas d'une structuration active de l'espace dans lequel le sujet évolue ?

La question se pose du fait que le traitement spatial d'une information ne se réalise, comme nous l'avons signalé, que par rapport à un système de coordonnées. Seule l'existence d'un référentiel, ou système de références, permet le repérage de l'indice ayant suscité l'activité d'orientation.

Nous savons que différentes représentations de l'espace coexistent au sein du système nerveux. Elles se distinguent par le type de référentiel mis en jeu et possèdent des propriétés spécifiques. Chacune de nos activités se déploie dans le champ de gravité terrestre qui constitue un référentiel particulier. Mais son absence, dans les situations de microgravité, n'induit pas une désorientation spatiale irrémédiable. D'autres données, comme la vision, le toucher, structurent aussi l'espace dans lequel nous évoluons.

Les activités motrices orientées, impliquant des ajustements posturaux spécifiques, ne participeraient-elles pas, elles aussi, à l'élaboration d'un référentiel au sein duquel certaines informations feraient l'objet d'un traitement spatial privilégié ? Dans le cas où elles se révéleraient capables d'influencer la détection d'un indice occupant une situation particulière dans l'espace, il conviendrait de s'interroger sur leur rôle dans la structuration et dans la gestion de l'espace.

\*\*\*\*\*

L'objet de ce travail est de démontrer, qu'en situation d'attention spatiale focalisée, toutes choses étant égales par ailleurs, la seule position des yeux est capable d'influencer la détection d'une stimulation cutanée latéralisée.

Les résultats ont été obtenus (Expériences I à V) au cours d'une tâche de temps de réaction (TR) simple bimanuel que les sujets doivent émettre en réponse à une stimulation cutanée portée sur l'une ou l'autre de leur cheville. Leur posture oculaire est orientée dans la direction du territoire stimulé ou dans d'autres directions de l'hémi-espace ipsi- ou contra-latéral. Il apparaît alors, dans le cas d'une convergence spatiale entre direction du regard et zone de stimulation cutanée, un bénéfice comportemental se traduisant par une réduction systématique du TR.

Les résultats, d'abord obtenus en situation d'obscurité totale (Expérience I) posent cependant le problème d'éventuels effets de la vision.

Dans quelle mesure la présence d'indices visuels n'est-elle pas susceptible d'interagir avec le phénomène que nous avons observé ?

Il semble que la vision de la zone de stimulation cutanée ne modifie en rien le bénéfice observé (première partie, Expériences II et III). Ce dernier semble donc devoir être attribué au rôle particulier de la posture oculaire.

Si, effectivement, une composante posturale limitée à la seule position des yeux a une influence sur la détection d'une stimulation cutanée latéralisée, qu'en est-il des autres activités ? Nous avons essayé d'analyser l'évolution du phénomène dans différentes conditions posturales en modifiant la position du membre stimulé, mais aussi celle de la tête (seconde partie, Expériences IV et V).

L'ensemble des données comportementales ne donne aucune indication sur les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents. On peut supposer, en effet, que l'activité posturale d'orientation du regard s'accompagne d'effets toniques au niveau segmentaire, induisant une modulation des afférences cutanées que nous avons étudiée grâce à la technique de la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann (Expérience VI).

Les résultats, obtenus dans le cadre d'une tâche de discrimination cutanée avec réponse différée, posent cependant le problème du rôle du contexte sensorimoteur. Le fait de privilégier les processus d'identification, en utilisant une tâche de discrimination cutanée, au détriment de la dimension spatiale, qui est l'aspect pertinent dans la tâche de détection, va-t-il avoir un effet sur le bénéfice comportemental (Expérience VII) ?

**PREMIERE PARTIE**

**ROLE DES INDICES VISUELS DANS LA DETECTION  
D'UNE STIMULATION CUTANEE LATERALISEE**

## INTRODUCTION

Nous avons déjà brièvement évoqué que, dans certaines situations, on observe des mouvements oculaires persistants vers la source de stimulation qui n'intéresse pourtant pas la sphère visuelle.

Quel est le rôle d'une telle activité motrice apparemment superflue ? Une façon d'aborder la question est de se demander si les stimuli sont mieux détectés lorsque le regard est tourné du côté stimulé que lorsqu'il est dirigé ailleurs. C'est effectivement le cas non seulement en ce qui concerne l'audition (Gopher, 1973), mais aussi en ce qui concerne la modalité cutanée. Ainsi, le travail d'Honoré (1980, 1982) démontre que la détection d'une stimulation cutanée portée soit sur la cheville droite, soit sur la cheville gauche est meilleure lorsque le regard est porté du côté stimulé que lorsqu'il est dirigé de l'autre côté.

### - EXPERIENCE I (RAPPEL DES RESULTATS) -

Suite à une première analyse du rôle de tels mouvements (Honoré et al., 1986, 1989), nous avons montré que l'hypothèse d'une modulation de l'activité hémisphérique par toute activité motrice latéralisée ne constitue pas un cadre d'interprétation satisfaisant. Cette théorie proposée par Kinsbourne (1972, 1975) et basée sur la classique dichotomie droite/gauche, postule que les mouvements horizontaux des yeux, le maintien d'une ligne du regard pourraient créer un biais attentionnel favorisant l'hémisphère contralatéral et les messages qui lui sont destinés. Or nous avons observé, qu'au sein d'un même hémis-espace sensoriel, la performance est meilleure uniquement lorsque le sujet a les yeux orientés vers la zone de stimulation cutanée, bien qu'il ne puisse la voir. On peut donc postuler l'existence de mécanismes plus fins que la simple dichotomie droite/gauche supposée par la théorie de l'activation hémisphérique. En fait, tout se passe comme si, même en l'absence d'indices visuels, la posture oculaire contribuait à délimiter une région de l'espace à l'intérieur de laquelle tout événement sensoriel est relativement privilégié.

Trois types d'indices sont susceptibles d'affecter la performance des sujets. Ce sont d'abord les indices oculomoteurs liés aux commandes motrices et aux réafférences proprioceptives oculaires. Interviennent ensuite les indices visuels et la possibilité de voir la zone stimulée. On ne peut négliger enfin des indices cognitifs représentés par la connaissance qu'a le sujet de l'organisation de l'espace environnant et de la position de la zone stimulée dans cet espace.

Au cours de la situation expérimentale que nous avons utilisée, le sujet était dans l'obscurité. On peut toutefois se demander si des indices visuels ne sont pas susceptibles de moduler l'amélioration de la performance induite par la compatibilité spatiale entre direction du regard et zone de stimulation. Une telle question se justifie ne serait-ce qu'en raison du caractère plurimodalitaire de la perception.

## 1 Intégration plurimodalitaire: rôle de la vision

### 1.1 Intégration plurimodalitaire d'un même signal

#### 1.1.1 Données comportementales et neurophysiologiques

L'identification et la localisation mettent en jeu des processus plurimodalitaires. Hormis des situations extrêmes, il est en général bien rare qu'un objet ou un événement soient détectés par un seul canal sensoriel. Et même dans ce cas, spontanément, un organisme va chercher à en préciser les caractéristiques par d'autres indices. Soit un verre qui, par mégarde, nous échappe des mains, non seulement nous le voyons se briser, mais le bruit aussi nous renseigne sur le résultat de son contact soudain avec le sol. Ainsi, à partir de cette mosaïque sensorielle, nous reconstruisons un tout plus ou moins cohérent. Le poète avait déjà noté ces "Correspondances" entre les différents champs sensoriels :

*"Comme de longs échos qui de loin se confondent  
Dans une ténébreuse et profonde unité,  
Vaste comme la nuit et comme la clarté,  
Les parfums, les couleurs et les sons se répondent."  
(Baudelaire, 1857)*

Il est aisé de comprendre que, par la redondance informationnelle qu'elle entraîne (Reisberg, 1978), l'appréhension plurimodalitaire d'un même objet ou d'une même situation ne peut qu'en améliorer la localisation ou l'identification (Heller, 1982).

Chez les enfants, l'existence de dispositions innées qui leur permettraient de percevoir certains invariants intermodalitaires, de même que l'apprentissage de cette "coopération" entre différentes sphères sensorielles ont fait l'objet de nombreux travaux. Comment sommes-nous capables de percevoir et d'intégrer les propriétés plurimodalitaires d'un objet, d'un événement ? Chez des nourrissons d'un mois, Aronson et Rosenbloom (1971) ont observé un signe de détresse en cas de discordance entre la localisation spatiale de la voix de leur mère, et du visage de celle-ci en train de parler. Spelke (1976) place des bébés de quatre mois

devant deux écrans vidéo : l'un à droite, l'autre à gauche, le son étant diffusé par un haut-parleur disposé dans le plan sagittal. Elle observe que le temps de fixation oculaire est plus important pour l'écran projetant le film dont le haut-parleur diffuse la bande sonore. De façon spontanée, les enfants ont donc tendance à prêter plus attention à un événement qui se présente sous deux modalités distinctes et concordantes.

Le problème de cette maîtrise d'un environnement plurimodalitaire a donné lieu à une accumulation progressive de données comportementales. Les études ontogénétiques, essentielles à la compréhension des mécanismes sous-jacents, montrent, comme nous verrons, que le développement s'accompagne d'une modification perpétuelle de la hiérarchie fonctionnelle qui s'établit entre les différentes modalités.

Certes, on peut aisément comprendre que chacun des systèmes sensoriels, eu égard à une vitesse de maturation différente, acquiert une importance qui va évoluer avec le développement. Mais, soumis à ces contingences ontogénétiques, l'organisme utilise aussi différentes stratégies dont la finalité est une intégration cohérente des informations plurimodalitaires auxquelles il est exposé. L'extraction du signal pertinent peut impliquer une sélection, un filtrage, voire une valorisation de tel ou tel message appartenant à une modalité donnée. C'est le cas au cours des comportements moteurs et attentifs.

Qu'elles soient limitées à un segment corporel, comme le membre supérieur au cours de la préhension, ou qu'elles impliquent l'ensemble du corps, comme lors de la marche, les activités motrices demandent une maîtrise de différents indices sensoriels et de leurs interactions. Nous aborderons ultérieurement le rôle particulier de la vision et de ses effets sur le contrôle postural compte tenu de l'importance des informations vestibulaires et proprioceptives.

Toutes ces informations sensorielles ne vont cependant pas avoir la même valeur fonctionnelle. L'adaptation motrice à une situation donnée va se traduire par une modulation de l'activité afférentielle contemporaine de l'exécution d'un mouvement (Coquery, 1972, 1978a; Prochazka, 1989; pour un bilan récent des connaissances acquises dans ce domaine, cf Allum et Hulliger, 1989).

D'autres processus tels que la décharge corollaire peuvent intervenir dans le traitement des afférences et donner lieu à un tri sélectif, ou à une mise en forme spécifique de la situation en cours. Nous y reviendrons.

Le contrôle du flux afférentiel plurimodalitaire n'est pas le propre de la motricité. Envisagée à partir de ce problème, l'attention présente des similitudes étonnantes avec les activités motrices (Coquery, 1979, 1978b; Coquery et Honoré, 1985).

C'est aussi un exemple éloquent de l'évolution des idées qui, tantôt invoquent un filtrage sélectif (Broadbent, 1957), tantôt une valorisation du rapport signal/bruit (Treisman, 1960 cité par Possamai, 1986). L'aspect sélectif concerne différentes caractéristiques du stimulus (localisation, taille, forme...), la sélection modalitaire ayant un statut particulier. D'un point de vue physiologique, elle se traduirait selon Heilman et al. (1987) par une modification, en fonction de la situation, du profil de réponse des neurones d'un canal sensoriel donné.

Les structures plurimodales, par l'intégration qu'elles réalisent, jouent ainsi un rôle particulier au cours des comportements attentifs (Buchtel et Butter, 1988; Butter, 1988).

Au niveau cortical, des neurones "polymodaux", qui répondent spécifiquement à un indice visuel, auditif ou cutané, ont aussi la capacité de modifier leur activité en fonction d'un signal appartenant à une deuxième, voire une troisième modalité. De telles unités ont été isolées dans le sillon temporal supérieur (Hikosaka et al., 1988), dans le cortex frontal (champs oculomoteurs frontaux (Butter, 1988)), ou pariétal (lobule pariétal inférieur (Stein, 1989)).

Hautement interconnectées, ces structures entretiennent également des relations privilégiées avec des structures sous-corticales qui, elles aussi, présentent de tels neurones polymodaux. Aussi, les collicules supérieurs ont un statut original à l'interface entre l'intégration de signaux appartenant à différentes sources sensorielles (Meredith et Stein, 1986a, 1986b) et le contrôle d'activités motrices orientées dans l'espace, sur lesquelles nous reviendrons.

Les données comportementales mais aussi neurophysiologiques confirment donc l'existence de mécanismes qui participent à cette intégration plurimodale. Il n'est pas étonnant que leur perturbation s'accompagne de nombreux déficits.

### 1.1.2 Discordance sensorielle

Certains troubles, en effet, apparaissent liés non à un déficit dans une modalité donnée, mais plutôt à un défaut d'intégration de signaux appartenant à différentes modalités.

Les perturbations du contrôle postural qui, nous le verrons, peuvent être induites expérimentalement par stimulation d'un système sensoriel, seraient ainsi dues à une discordance (mismatch) sensorielle (Brandt, 1988). Celle-ci se traduit par l'existence de signaux contradictoires, émanant du système recruté, avec les indices issus des autres

modalités, voire avec les résultats escomptés de l'activité en cours. Un exemple simple en est fourni par l'illusion de déplacement de son corps que ressent un observateur stationnaire dans un environnement visuel en mouvement. L'illusion résulte d'une contradiction des messages visuels avec les signaux vestibulaires et proprioceptifs qui signalent une immobilité du sujet.

Différents auteurs ont d'ailleurs étudié comment de telles situations pouvaient induire un malaise analogue au "mal de l'espace". Lackner (1985), Lackner et Levine (1979) démontrent que, non seulement la manipulation des afférences proprioceptives segmentaires (la technique sera abordée plus en détail par la suite), mais aussi des situations extrêmes comme la microgravité ou l'hyper- et l'hypo-gravité bouleverseraient complètement l'interactivité entre les différentes sources sensorielles. Ainsi, un mouvement de la main dirigé vers une cible visuelle, et qui met en jeu un ordre moteur, des afférences proprioceptives et visuelles exige une réadaptation constante de ces différentes sources d'informations quand le champ de pesanteur vient à changer.

Les symptômes végétatifs (maux de tête, vomissements...), la désorientation spatiale observés dans le "mal de l'espace", seraient dus à un déficit, plus ou moins passager, des capacités de réadaptation à un environnement sensoriel dont les règles d'organisation se trouvent bouleversées (Kohl, 1983).

Il est à cet égard intéressant de noter l'hypothèse de Kohl (1987) quant au rôle prépondérant des processus attentionnels pour combattre les effets du mal de l'espace. Si le syndrome est effectivement dû à un conflit intersensoriel ("neural mismatch theory"), il "suffit" d'entraîner les astronautes à focaliser leur attention sur la modalité pertinente à l'activité en cours et à faire momentanément abstraction des autres données sensorielles.

Cette hypothèse accorde donc une importance déterminante aux aspects cognitifs dans l'étiologie du syndrome :

*"The above argument takes as its premise that higher cognitive functioning and integration are necessary in the etiology"*

(Kohl, 1987).

Elle peut trouver un certain appui dans la pharmacopée utilisée pour combattre le mal de l'espace. Nombre des agents accroissent le niveau de vigilance et ont donc un effet sur les ressources attentionnelles des sujets. Les mêmes substances sont utilisées pour traiter des enfants hyperkinétiques, présentant des désordres de l'attention, et qui souffriraient aussi d'atteintes du système vestibulaire et de leurs capacités d'intégration sensorielle (Mirsky, 1987).

### 1.1.3 Suppléance sensorielle

La suppléance sensorielle est un autre exemple de coopération entre modalités distinctes.

Nous ne ferons que citer deux types d'applications qui exploitent ces propriétés particulières des systèmes sensoriels.

L'ergonomie a de plus en plus recours à des techniques de pilotage basées sur une participation active d'autres modalités que la vision. L'asservissement de certains appareils à des commandes auditives ou posturales (mouvements de la tête, des yeux...) permet dans bien des cas de limiter la surcharge sensorielle (Lyons *et al.*, 1990).

Les applications dans le domaine rééducatif exploitent aussi cette appréhension plurimodalitaire de l'environnement et les similitudes fonctionnelles que l'on observe entre certaines modalités (problèmes de discrimination spatiale, temporelle, de seuil de détection...).

Un exemple classique est celui de la suppléance vision-cutané (Bach-Y-Rita et Hughes, 1985) ou vision-audition (Veraart et Wanet, 1985) qui est utilisée chez les sujets aveugles.

La perception procède donc de phénomènes plurimodalitaires. Toutefois, chacune des modalités est appelée à assumer une fonction plus ou moins importante au cours des processus d'identification et de localisation. Les données phylogénétiques sont à l'origine d'un déterminisme neurosensoriel qui fixe les capacités perceptives les plus adaptées au milieu dans lequel évolue une espèce. Chez certaines espèces comme l'homme, le développement va s'accompagner d'un remaniement de la hiérarchie fonctionnelle établie entre les différentes modalités. Enfin, les conditions d'une situation feront qu'un organisme va privilégier les indices issus d'un canal sensoriel donné plutôt que d'un autre.

Dans cette dynamique fonctionnelle unissant les différentes modalités, la vision a un statut bien particulier, tout au moins en ce qui concerne l'espèce humaine.

## 1.2 Rôle des informations visuelles

Le rôle respectif joué par les informations visuelles et les informations issues d'autres modalités a été abondamment étudié au cours des tâches d'identification perceptive.

Klatzky et al. (1987) ont ainsi observé que chacune des modalités visuelle et tactile intégrait de façon préférentielle un aspect de l'objet à identifier. Si l'exploration tactile privilégie la texture et la dureté, dès que des consignes suggèrent un appariement des objets en fonction de leur ressemblance visuelle, la discrimination se fait alors sur un critère de forme bien que la vision ne soit pas directement impliquée. Dans les mêmes conditions, aucune propriété des objets ne semble être dominante si les deux modalités, visuelle et cutané, sont utilisées. En outre, les procédures d'exploration manuelle apparaissent directement liées aux stratégies adoptées par les sujets. A cela rien d'étonnant si, comme le montre Hatwell (1986), la perception "tactile de l'espace" se fait sur la base d'une "coordination visuo-tactile".

Ainsi, le phénomène le plus intéressant est que cette interdépendance entre modalités distinctes pour l'identification est retrouvée pour la perception de l'espace; la localisation d'une stimulation dans une modalité donnée ne se fait pas indépendamment des autres. Le problème est de savoir comment s'organise cette coopération entre modalités différentes pour l'appréhension de l'espace.

Pour nous orienter dans l'espace, pour identifier l'origine d'une stimulation, nous disposons essentiellement de trois modalités : la vision, l'audition, la somesthésie, avec une prédominance reconnue de la modalité visuelle (Fisher, 1962; Lechelt et al., 1976). Cette primauté est notamment confirmée au cours de tâches qui impliquent une distorsion dans l'appréhension de la position d'une cible par le biais de deux modalités distinctes (Hay et al., 1965 ; Pick et al., 1969 ; Rock et Victor, 1964). L'ouïe ne permet qu'une moindre performance. Quant au toucher, il semble occuper une position intermédiaire dans la hiérarchie ainsi établie.

L'interactivité des systèmes sensoriels, avec un rôle privilégié de la modalité visuelle, est essentielle au cours des processus d'orientation. S'orienter implique non seulement une maîtrise de l'espace visuel, mais aussi d'autres espaces comme l'espace auditif. De plus, le contrôle de l'activité posturale révèle une synergie entre les systèmes visuel, vestibulaire et proprioceptif qui témoigne d'une intégration plurimodale de l'espace.

Aussi, après avoir brièvement décrit le phénomène de capture visuelle, qui témoigne, dans certaines situations, d'une prééminence des informations visuelles sur les autres modalités, nous aborderons le rôle de la vision dans la localisation d'une cible auditive. Enfin, l'analyse de l'interactivité entre vision et proprioception et de ses effets sur le contrôle postural nous conduira à poser le problème de la spécificité de la localisation d'une cible cutanée.

### 1.2.1 Capture visuelle

Le phénomène de capture visuelle (Hay et al., 1965; Over, 1966) résume, à lui seul, l'importance que peut avoir la vision dans l'intégration d'un message mettant aussi en jeu d'autres modalités. Confrontés à une éventuelle divergence des différentes informations sensorielles, les sujets auront tendance à interpréter la situation en fonction des indices visuels.

Cette dominance de la sphère visuelle a été constatée au cours de la localisation d'une cible auditive artificiellement déplacée, soit par le biais de prismes, soit par déplacement d'une scène visuelle (Lackner, 1974). L'absence de cible auditive matérielle conduit à des résultats analogues.

Lackner (1973) a ainsi observé qu'en écoute dichotique, le port de prismes induit un déplacement du plan médian auditif subjectif, d'un montant et d'une direction identiques à la déviation visuelle. Après une période d'adaptation au cours de laquelle le phénomène s'estompe et disparaît, le plan se trouve dévié dans une direction opposée lorsque les prismes sont ôtés, mais uniquement pendant quelques minutes. L'absence d'effet de la posture oculaire (Lackner, 1974) permet d'attribuer les résultats à une dominance de la vision dans la localisation de l'information auditive.

Pick et al. (1969) ont étudié l'effet d'une divergence artificielle créée entre la vision et la proprioception à l'aide de prismes qui dévient le champ visuel d'environ onze degrés soit vers la droite, soit vers la gauche. La tâche des sujets consiste à pointer avec la main droite la position de leur index gauche telle qu'ils la voient ou telle qu'ils la ressentent. Dans les deux cas, le pointage se fait préférentiellement vers l'image déviée.

Ce phénomène de capture visuelle (Hay et al., 1965) est en fait très dépendant des conditions expérimentales. Ainsi, le type de réponse exigée, mais aussi la connaissance qu'a le sujet du conflit sensoriel

(grâce aux consignes par exemple) sont susceptibles de modifier l'éventuel biais en faveur d'une modalité (Pick et al., 1969), voire de démontrer une certaine plasticité fonctionnelle liant la vision aux autres modalités (Warren et Schmitt, 1978).

Rock et Victor (1964) ont observé que, dans le cas où les sujets ont pris conscience de la divergence entre les deux types d'information, ils ont tendance à décrire un objet vu au travers de lunettes déformantes, en accord avec leur expérience tactile et non visuelle. Les sujets naïfs adoptent eux l'attitude inverse. La primauté de la vision sur une information tactile n'est donc pas dans ce cas observée. Au cours d'épreuves d'identification tactilo-kinesthésique, le rôle de la vision apparaît plus lié à l'activité motrice mise en jeu qu'au versant sensoriel de la tâche. Ainsi, au cours de l'identification perceptive d'une texture, par l'intermédiaire de la vision, du toucher ou de façon bimodalitaire, Heller (1982) conclut que la vision intervient uniquement dans le guidage de l'index du sujet impliqué dans la tâche et non dans l'analyse de la structure à identifier.

D'autres travaux indiquent que la prééminence de la vision ne serait pas observée de façon systématique à toutes les étapes du développement.

Nous avons déjà signalé que la hiérarchie intersensorielle se modifie avec l'âge. Ainsi, la vision semble acquérir progressivement une importance de plus en plus grande (Warren, 1970), ce qui est sans doute à mettre en relation avec le fait que le système visuel est le dernier à atteindre sa pleine maturité.

Très tôt, selon Orliaguet (1983), vision et proprioception semblent capables de traiter avec une efficacité équivalente les informations relatives à la position des différents segments corporels. Toutefois, cette efficacité se limite à l'orientation générale que des enfants d'une même classe d'âge sont capables de reproduire au niveau d'un de leur membre supérieur, sur la base d'indices soit visuels, soit proprioceptifs (Orliaguet considère comme erreur d'orientation la transformation "d'une oblique en verticale ou en horizontale (ou réciproquement)"). Mais les deux modalités se distinguent quant à la précision des reproductions, et la dominance d'une modalité sur l'autre change avec l'âge.

Pour les enfants les plus jeunes (cinq ans), la proprioception apparaît comme le principal guide de leur activité. Dès huit ans, la vision est beaucoup plus précise. Cette observation a d'ailleurs été confirmée en cas de conflit perceptif (Orliaguet, 1985, 1986) où les indices de chacune des modalités divergent. Une telle situation est

interprétée en fonction des indices proprioceptifs chez les enfants les plus jeunes, et des indices visuels chez les enfants plus âgés.

La "capture visuelle" n'existe, dans la situation étudiée par Orliaguet, qu'à partir d'un âge où la vision apparaît comme la modalité la plus efficace pour appréhender les relations spatiales entre les différents segments corporels.

Les observations d'Orliaguet démontrent donc, qu'à partir d'un certain âge, le système visuel est fonctionnellement le plus important. En cas de divergence vision-audition, vision-proprioception, il en résulte une capture visuelle.

Il s'agit toutefois d'un phénomène purement expérimental. Peut-il être généralisé à des situations ne mettant pas en jeu une divergence des différentes sources de stimulation ?

En d'autres termes, et pour revenir à la situation qui nous intéresse, dans quelle mesure la localisation visuelle d'un son ou d'une stimulation cutanée va-t-elle en faciliter la détection ?

### 1.2.2 Vision et cible auditive

En ce qui concerne l'interactivité vision-audition, Warren et McCarthy (1983) démontrent que les conclusions sont les mêmes en cas de divergence ou de non divergence sensorielle. Toutefois, si la divergence spatiale est accrue dans des proportions très importantes (qui conduisent bien souvent le sujet à en prendre conscience), les auteurs observent une modification de l'interaction entre les différentes modalités en jeu.

Nous sommes en général capables de localiser visuellement l'origine d'un son auquel nous prêtons attention.

Warren (1970) a testé dans quelle mesure la simple présence d'un environnement visuel est susceptible de faciliter la localisation spatiale d'une cible auditive. Les sujets, dont la tête est immobilisée, ont pour tâche de pointer l'index droit en direction d'un haut-parleur qu'ils ne peuvent voir et dont la position est contrôlée par l'expérimentateur. Les effets respectifs de l'ouverture des yeux, de la fixation du regard et de l'obscurité ont été analysés. Si l'absence de contrôle strict des mouvements oculaires laisse un doute quant à l'effet de cette variable, l'ensemble des résultats confirme une facilitation d'origine visuelle qui s'exerce de façon beaucoup plus importante sur le versant sensoriel de la tâche que sur son versant moteur. Selon Warren, ce phénomène doit être attribué à la présence d'un environnement éclairé qui structure le champ de vision, puisque d'une part l'effet initialement attribué à l'ouverture des yeux disparaît dans l'obscurité, et que d'autre part le sujet ne peut jamais voir la cible.

C'est précisément sur ce dernier point que les travaux de Reisberg (1978, 1981) diffèrent de ceux de Warren. Reisberg a enregistré, au cours d'une tâche de répétition d'un message verbal latéralisé, parmi deux présentés simultanément, une amélioration de la performance de ses sujets lorsqu'ils sont capables de voir le visage de la personne dont ils entendent la voix. Ce résultat peut être interprété en termes de redondance des informations de type phonémique véhiculées par le mouvement des lèvres, avec les informations auditives. Mais plus troublant est le fait qu'il ait obtenu une amélioration de la performance, bien que plus faible, en utilisant des haut-parleurs. Si on donne aux sujets, dont la tête est maintenue fixe, la possibilité de localiser visuellement le haut-parleur source, leur performance est améliorée.

En utilisant des tâches de localisation auditive, Knudsen et Knudsen (1985) chez la chouette effraie, Shelton et Searle (1980) chez l'homme, sont parvenus à des conclusions analogues. La présence d'indices visuels et surtout d'un environnement structuré apparaît fournir un cadre de références spatiales qui fait défaut lorsque la cible auditive est présentée seule. La simple présence de ce référentiel, même s'il est organisé sur la base d'afférences issues d'une autre modalité, joue donc un rôle déterminant.

Le fait de disposer d'informations plurimodales, en l'occurrence visuelles et auditives, paraît donc améliorer le traitement d'un stimulus localisé dans l'espace auquel le sujet prête attention.

Or la détection de la position d'une cible met bien souvent aussi en jeu une activité d'ajustement postural dont la finalité est également une meilleure localisation et donc une identification plus précise de la cible.

Quelle peuvent être les interactions entre la sphère visuelle et les activités, notamment proprioceptives, qui contrôlent la posture dans le cadre d'une gestion cohérente de l'espace ? Comment l'organisme va-t-il gérer les informations visuelles et posturales pour localiser une cible ?

### 1.2.3 Vision et proprioception : contrôle postural

Au même titre qu'une stimulation tactile (Lackner, 1985) ou proprioceptive (voir la deuxième partie de ce mémoire) ou encore vestibulaire (Graybiel et Hupp, 1946), une stimulation visuelle est capable d'induire une modification de l'activité posturale. Quelques données expérimentales illustrent ce rôle de la vision et de ses interactions avec les autres modalités sensorielles dans le contrôle postural.

Système visuel et système vestibulaire présentent des complémentarités liées à leurs propriétés fonctionnelles. Le système visuel est plus performant dans la régulation des mouvements lents, tandis que le système vestibulaire l'est davantage pour les mouvements rapides (Xerri, 1988).

Tout déplacement à vitesse constante, en fait tout indice de vitesse, ne pourra être fourni que par la vision. En effet, le système vestibulaire est un détecteur d'accélération. Mais le sens de l'accélération, positive ou négative (décélération), ne sera donné que par le système visuel et, le cas échéant, par d'autres indices proprioceptifs ou cutanés. Toutefois, selon Xerri (1988), le codage nerveux des paramètres cinétiques est amélioré lorsque les deux systèmes sont co-actifs. La détection des mouvements relatifs du corps et de l'environnement nécessitera donc l'intégration de ces deux types d'informations.

Les ajustements posturaux, supports et témoins de la plupart des activités d'orientation dans l'espace, mettent aussi en jeu une composante proprioceptive. Nous en discuterons plus loin. Mentionnons pour l'instant leurs interactions avec la vision.

La vibration mécanique d'un muscle ou de ses tendons est une technique permettant la manipulation des informations proprioceptives. Elle s'accompagne d'une illusion de mouvement du muscle vibré lorsque qu'on empêche l'expression normale de la réponse réflexe induite par l'activation fusoriale. Son observation dépend des conditions sensorimotrices. Ainsi, la vision du membre stimulé modifie, atténuée et peut même faire complètement disparaître l'illusion (Biguer et al., 1988; Lackner et Taublieb, 1984). Roll et al. (1980) ont de plus observé que le pattern d'activité EMG qui accompagne la sensation de mouvement est modifié par la présentation d'indices visuels.

Le déplacement d'une scène visuelle est capable d'induire, chez un observateur stationnaire, une sensation de mouvement de son corps entier. Cettevection, soit linéaire, soit circulaire, est de direction opposée à celle du déplacement du stimulus visuel. En cas de conflit avec d'autres sources kinesthésiques, on observe une réaction d'ajustement postural. L'amplitude de l'effet dépend de différents facteurs expérimentaux tels que les conditions d'illumination, la structure de la scène visuelle (notamment la taille et la distance par rapport à l'oeil de l'observateur), l'acuité visuelle du sujet (Brandt, 1988).

Lee et Aronson (1974) ont été parmi les premiers à étudier l'effet d'un déplacement du champ visuel sur les réactions d'ajustement postural. Chez de jeunes enfants, ils ont enregistré des réactions motrices compen-

satoires pouvant aller jusqu'à la chute en cas de mouvement de la scène visuelle environnante.

Ces observations ont été précisées par Jouen (1982, 1988) qui a mis en évidence un contrôle de la posture par la vision dès la naissance. Chez des enfants de trois jours, le déplacement d'une cible à la périphérie du champ visuel s'accompagne d'une activité compensatoire de la tête dont l'amplitude et la direction dépendent des caractéristiques du stimulus.

Des effets limités à un segment corporel ont aussi été étudiés par Roll (1977) et par Tardy-Gervet et al. (1984, 1986, 1988).

Leur technique consiste à analyser les conséquences du déplacement d'une trame visuelle qui défile sous la main et l'avant-bras droits, placés en position horizontale, d'un sujet assis, tête immobilisée. L'articulation du coude est soit maintenue à 90°, soit libre. Le sujet doit fixer une cible placée sur sa main tandis que sa vision, monoculaire, est restreinte à une partie de son avant-bras et à la scène visuelle sous-jacente. Dans ces conditions, le déplacement de la trame visuelle induit une sensation de mouvement de la main et de l'avant-bras (vection segmentaire), en direction opposée. L'illusion est celle d'une flexion, ou d'une extension, voire d'une translation sans rotation de l'articulation du coude. De latence faible, cette illusion dure tant que la stimulation est maintenue. Elle s'accompagne d'une activité motrice involontaire, cohérente avec le sens de l'illusion, objectivée par l'EMG des triceps et biceps brachiaux. Si le bras n'est pas maintenu, des mouvements spontanés apparaissent. La taille du champ visuel n'affecte ni les effets perceptifs, ni les effets moteurs de l'illusion. Par contre, d'autres éléments apparaissent déterminants. Si l'on requiert de la part des sujets une estimation la plus rapide possible de la direction du mouvement ressenti, les latences tant de la vection que des réponses EMG correspondantes chutent (Tardy-Gervet et al., 1984).

Une première étude systématique a permis de mettre en évidence quatre types principaux de facteurs susceptibles de modifier les effets observés (Tardy-Gervet et al., 1988) :

- la "représentation cognitive des mouvements" qu'a chacun des sujets peut induire un type particulier d'illusion limitée à un segment corporel ou, au contraire, impliquant le corps entier. La grande variabilité du phénomène (Tardy-Gervet et al., 1984) pose d'ailleurs le problème d'une utilisation différente des informations visuelles par différents sujets (cf Ohlmann, 1990, Ohlmann et Marendoz, 1991)
- la direction du mouvement du stimulus visuel est aussi importante (les illusions les plus nettes sont obtenus pour des déplacements vers l'avant)

- les conditions de présentation (comme la proximité, par rapport à l'observateur, de la cible visuelle en déplacement) doivent aussi être prises en compte.

- les conditions posturales peuvent aussi conduire d'une illusion de mouvement limitée à l'avant-bras à une sensation de déplacement du corps entier. Le phénomène est d'autant plus intéressant qu'il se produit indépendamment de la zone du champ visuel stimulée.

On a longtemps attribué les phénomènes de vections circulaire ou linéaire à une stimulation spécifique de la rétine périphérique avec, comme corollaire, un rôle prépondérant de celle-ci dans la gestion des mouvements du corps par rapport à l'environnement externe (mouvements exocentrés), la rétine centrale étant plus impliquée dans le repérage des déplacements des objets par rapport au corps (mouvements égocentrés).

Les observations de Tardy-Gervet et al. (1984, 1988) remettent partiellement en cause ces conclusions. La possibilité d'illusion de mouvement, que ce soient de vection linéaire, circulaire, ou segmentaire, par stimulation de la rétine centrale, pose, entre autres, le problème du type de référentiel spatial mis en jeu et de sa gestion par le système nerveux central.

En fonction des conditions expérimentales, tel type de référentiel est utilisé ou tel autre. Suite à une stimulation de la rétine centrale, le sujet peut avoir soit la sensation d'un déplacement de l'environnement, son corps étant stationnaire (mouvement égocentré), soit l'illusion d'un déplacement de tout ou partie de son corps par rapport à un environnement stable (mouvement exocentré).

Le traitement spatial de l'espace postural relève donc de propriétés particulières, et l'analyse de l'influence de la vision doit en tenir compte.

Si les informations cutanées font l'objet d'un codage dans cet espace postural comme le suppose Paillard (1980), leur traitement va aussi présenter des caractéristiques spécifiques. La localisation d'un indice cutané et les éventuels effets de la vision sur cette localisation doivent donc être étudiés avec une approche différente de celle qui concerne par exemple l'audition.

## 2 Localisation d'une stimulation cutanée

La localisation d'une stimulation tactile n'est pas sans équivoque. La stimulation peut être interprétée soit comme un événement de l'environnement, repérable dans un espace structuré par les objets

extracorporels, soit comme un événement strictement corporel dont la localisation ne dépend d'aucune contingence environnementale. Ainsi, Hasbroucq (1987), Hasbroucq et Guiard (1986) ont observé que, dans une tâche de temps de réaction à une stimulation tactile, les sujets codent spontanément leurs réponses en termes anatomiques plutôt qu'en termes d'environnement, à la différence de ce qui est observé avec des stimuli visuels ou auditifs. Dans d'autres situations la perception d'un événement cutané peut mettre en jeu d'autres systèmes de référence que le corps, le codage spatial des informations cutanées paraît donc relever de mécanismes particuliers susceptibles d'interagir avec les processus d'identification (Natsoulas et Dubanoski, 1964).

## 2.1 Localisation et référentiels

L'intégration de la dimension spatiale dans la perception d'une information cutanée sera évoquée sous trois aspects. Le premier concerne la mise en place, chez le jeune enfant, d'une référence corporelle qui se différencie progressivement de l'environnement. Le second a trait à la dualité fonctionnelle et neuroanatomique qui sous-tend les processus d'identification et de localisation. Le troisième soulève le problème de la mise en jeu de différents référentiels au cours des processus de localisation.

### 2.1.1 Aspect ontogénétique

A la différence d'autres récepteurs qui se trouvent localisés en un endroit précis de l'organisme, les récepteurs cutanés sont répartis sur l'ensemble du corps. Ils constituent ainsi une sorte d'enveloppe sensorielle constamment sollicitée par les messages issus du corps lui-même ou de l'environnement.

L'idée d'une interface "floue" entre le corps et le monde extérieur est commune en psychologie de l'enfant. Dans la plupart des systématisations du développement, le nouveau-né passe d'un état d'indifférenciation, de synchrétisme (jusqu'à environ neuf mois), à celui où il doit se distinguer des autres personnes et objets physiques. Ce développement de la conscience de soi se manifeste notamment vers l'âge de trois ans quand l'enfant cesse de se confondre avec le contenu de sa perception et dissocie l'expérience suivant les catégories du "moi" et du "non-moi". Au cours de l'organisation de ces différents espaces d'action, les guides essentiels de l'enfant sont la vision et les activités motrices. La finalité de ces activités est une prise de contact avec

l'environnement qui se réalise essentiellement dans la modalité tactile au cours des comportements d'exploration (pour une mise au point, voir l'ouvrage d'Hatwell, 1986).

Chez l'adulte, la structuration du schéma corporel peut être considérée comme le fruit de cette maturation des relations corps-environnement où domine l'action de l'enfant, révélant le pouvoir organisateur de la motricité active (Paillard, 1971). Le problème de l'expérience corporelle est en effet celui d'une prise de conscience au travers des différentes modalités.

### 2.1.2 Identification et localisation

Or, il existe un double traitement des informations sensorielles que nous avons déjà évoqué. Le premier aspect, répondant à la question "quoi ?", met en jeu une identification perceptive qui s'effectue sur la base des qualités sensorielles. Le second, répondant à la question "où ?", concerne la localisation des sources d'information. Les arguments décisifs de cette dualité ont été fournis par les observations comportementales de la clinique humaine, ou de l'expérimentation animale.

Fonction d'identification et fonction de localisation spatiale relèvent chacune de structures nerveuses distinctes et la vision est sans doute la modalité dans laquelle ce double aspect fonctionnel a été le mieux étudié. Les premiers travaux attestant de l'existence de substrats distincts sont dus à Schneider (1969). Ce dernier a observé qu'après lésion des collicules supérieurs, les animaux se montrent incapables d'orienter correctement les yeux, la tête ou le corps en direction d'une source d'informations visuelles. Par contre, une lésion du cortex strié supprime l'identification d'un objet d'après sa forme ou sa couleur, mais laisse intacte sa localisation.

Depuis cette observation initiale, la distinction de deux systèmes, l'un rétino-cortical (assurant l'identification perceptive), l'autre rétino-colliculaire (assurant la localisation, Jeannerod, 1974) a été précisée. Il faut en fait tenir compte de deux contingents principaux dans les voies rétino-corticales. Le premier, issu de la rétine centrale et relayant dans les couches parvo-cellulaires du corps genouillé latéral, aboutit ultimement dans le cortex inférotemporal. Il prendrait en charge l'identification des couleurs et des formes. Le second, issu de la rétine périphérique, relaie dans les couches magno-cellulaires du corps genouillé latéral, non sans émettre des collatérales vers les collicules supérieurs. Il aboutit dans le cortex pariétal postérieur (aire 7a) et prend essentiellement en charge l'analyse des déplacements et des localisations du stimulus. Les régions pariétales postérieures reçoivent également, par l'intermédiaire du pulvinar, des afférences des

collicules supérieurs, eux aussi impliqués dans le guidage spatial des activités oculomotrices.

Des lésions de chacune de ces régions conduisent à des troubles spécifiques : déficits d'identification en cas d'atteinte du cortex inférotemporal (Desimone et Ungerleider, 1989), perturbations des activités spatialement orientées en cas de lésions des régions temporales ou des collicules.

En cas de lésions étendues du cortex strié, par où transitent les deux contingents issus du corps genouillé latéral, subsistent, en dépit de la perte d'une perception visuelle consciente, des possibilités d'orientation du regard ou de pointage manuel en direction d'une cible visuelle, et de discrimination de certaines de ses caractéristiques, notamment de couleur (Stoerig et Cowey, 1989; Cowey, 1990). Ces capacités résiduelles de "vision aveugle" ont été rapportées à l'intégrité fonctionnelle du système rétino-colliculaire, ainsi qu'aux projections colliculaires en direction des aires extra-striées (Brindley et al., 1969 ; Perenin et al., 1980 ; Weiskrantz et al., 1974, 1977).

Un phénomène analogue à la "vision aveugle" est présent dans le domaine tactile : la capacité de localiser une stimulation portée à la surface de la peau peut persister sans qu'on puisse cependant en préciser la nature. Paillard et al. (1983) l'ont observé chez une femme de 52 ans qui avait perdu toute sensibilité de la main droite après un accident vasculaire ayant affecté le lobe pariétal gauche. Toutefois, la motricité de cette main n'était pas perturbée tant que la personne disposait d'un feedback visuel ou auditif. La tâche qui a révélé le déficit d'identification perceptive sans atteinte des fonctions de localisation est très simple. L'expérimentateur pointe avec un objet quelconque, un stylo par exemple, une zone sur l'une des mains de la patiente tout en signalant verbalement le moment du contact. Le sujet, dont les mains reposent à plat sur une table et dont les yeux sont bandés, a pour tâche de pointer avec l'autre main la zone qui lui a semblé être stimulée. Le résultat le plus surprenant est, qu'en l'absence d'informations visuelles et tactiles, la patiente est capable d'indiquer avec précision la zone de la main droite que l'expérimentateur a touchée. Selon Paillard et al. (1983), les bases neurophysiologiques de ce phénomène sont loin d'être élucidées, d'autant que la distinction entre fonctions de localisation et d'identification doit tenir compte de la contribution spécifique des processus moteurs au codage de l'espace sensoriel.

L'étude des fonctions de localisation conduit ainsi à dégager une autre problématique, celle des référentiels spatiaux, c'est-à-dire des systèmes de coordonnées dans lesquelles cette localisation se définit.

### 2.1.3 Le problème des référentiels

Toute localisation d'une source de stimulation se fait en fonction d'un système de références (de coordonnées), ou référentiel, qui définit la structure de l'espace dans lequel nous nous orientons.

On distingue ainsi différents référentiels qui conduisent à l'élaboration d'espaces distincts : le référentiel gravitaire définit un type d'espace et le référentiel céphalique en définit un autre. L'orientation de la tête par rapport au champ de gravité conduit ou non à une coïncidence des deux espaces. Aussi, le repérage de la position d'une cible dans le référentiel céphalique pourra être différent du repérage dans le référentiel gravitaire si, par exemple, le sujet a la tête inclinée, ou s'il est allongé sur le dos... Dans une telle situation, si l'on demande au sujet d'orienter une cible visuelle ou tactile, l'existence d'une direction privilégiée caractérisant chaque référentiel (verticale pour la gravité, axe de la tête pour le référentiel céphalique) donnera des résultats différents.

Dans le cas du pilotage d'un avion, il est nécessaire de pouvoir, à tout instant, se situer correctement par rapport à ces deux types de référentiels. Lyons et al. (1990) estiment que les problèmes de désorientation spatiale sont l'une des causes majeures d'accidents. Le pilotage d'un avion est une situation "extrême", au même titre qu'une expérience menée en laboratoire. Tous deux permettent de révéler les mécanismes d'orientation à l'oeuvre dans les situations courantes.

L'exemple des référentiels gravitaire et céphalique illustre aussi l'existence de deux principaux systèmes d'organisation de l'espace (Paillard, 1980).

Le premier prend le corps comme référentiel. La configuration posturale, à savoir la disposition relative des différents segments corporels, conduit à une élaboration égocentrée ou encore somatocentrée des différents espaces sensoriels. Dans ce mémoire, nous définirons l'espace égocentré, ou somatocentré, comme un espace d'action fondé sur le référentiel postural.

Le second système situe les changements de position par rapport aux repères stables de l'univers physique dans lequel le corps se déplace. L'espace extracorporel, exocentré ou allocentré, sera défini comme un espace d'action dans lequel toute localisation se fera en référence aux repères externes stables de l'environnement.

Une ambiguïté peut persister concernant l'utilisation de certains termes notamment en ce qui concerne la notion d'espace extracorporel. Stein (1989) utilise cette expression pour désigner une subdivision de l'espace égocentré qui se situe au-delà de la zone de préhension.

En effet, au sein de l'espace somatocentré, il est possible de différencier trois régions. La première ou espace "personnel" est constituée par le corps lui-même, la seconde ou espace "péripersonnel" de Rizzolatti et *al.* (1985) concerne l'espace immédiat autour du corps que nous pouvons explorer de la main et toucher. Enfin, la troisième ou espace "distant" ("farpersonal" space de Rizzolatti et *al.*, 1985) est constituée par l'espace dont nous ne pouvons prendre connaissance qu'à partir de nos télérécepteurs.

Nous préférons la terminologie de Rizzolatti et réserver le qualificatif "extracorporel" pour désigner l'espace fondé sur les invariants spatiaux de l'environnement externe.

Comme nous le verrons plus loin, les données comportementales, neuroanatomiques et neurophysiologiques, tendent à confirmer la dualité du support nerveux des deux types d'espace. Ces distinctions reposent sur des observations chez l'animal et chez l'homme témoignant d'une gestion différente de l'espace en fonction du référentiel mis en jeu.

Il reste à déterminer ce qui conduit à privilégier tel référentiel plutôt que tel autre. La localisation d'un stimulus, relevant d'une modalité donnée, se fait-elle en référence à un seul système de coordonnées, ou bien peut-elle impliquer des systèmes différents ? Il semble que, même si la localisation d'une source de stimulations donnée met en jeu un type d'espace de façon préférentielle, elle utilise, dans certains cas, d'autres systèmes de références spatiales.

Le cas de la modalité cutanée est exemplaire à cet égard.

## 2.2 Spécificité d'une stimulation cutanée

### 2.2.1 Statut particulier des informations cutanées

Constituant une enveloppe sensorielle à l'interface entre le corps et l'environnement, les récepteurs cutanés jouent un rôle déterminant dans l'identification mais surtout dans la localisation et dans l'organisation du référentiel corporel.

Cette référence peut être définie comme la disposition relative des différentes parties du corps entre elles. A ce titre, les informations proprioceptives (musculaires, tendineuses, articulaires) renseignent constamment l'organisme sur la configuration posturale en cours et sur ses éventuelles modifications. Mais la modalité cutanée assure aussi une telle fonction "proprioceptive". En indiquant le contact des différentes parties du corps entre elles, elle contribue à donner une image cohérente du référentiel égocentré.

La fonction proprioceptive de la sphère tactile ne se limite pas à cet aspect "d'indicateur de mise en contact". En l'absence de toute stimulation tactile, Hulliger et *al.* (1979) ont ainsi mis en évidence une activation des récepteurs cutanés de la main au cours de mouvements des doigts. Parmi les différents récepteurs identifiés, plus de 77% sont activés par une mobilisation volontaire. La proportion est beaucoup moins importante en cas de maintien de la main dans une position fixe. La réponse statique ne concerne qu'un tiers des récepteurs à adaptation lente dont le profil d'activité varie en fonction de la position articulaire.

Des résultats analogues ont été obtenus par Knibestöl (1975) sur une catégorie de récepteurs à adaptation lente (SA II) enregistrés au voisinage de l'ongle. La mobilisation de la phalange distale induit une activité de ces récepteurs, activité proportionnelle à l'amplitude du mouvement de l'articulation.

Les données disponibles montrent donc une implication des récepteurs cutanés dans l'intégration d'un signal proprioceptif, en l'absence de toute stimulation tactile. Mais, ainsi que le note Matthews (1982), la signification fonctionnelle d'un tel message n'a pas encore fait l'objet d'une démonstration sans équivoque.

Les afférences cutanées prennent donc une part active à l'ensemble des interactions que l'organisme établit avec l'environnement, mais aussi à la gestion des informations de position des différentes parties mobiles du corps. Or, nous avons vu que toute activité se fait sur la base d'une référence qui structure l'espace dans lequel elle se déploie. Le problème est donc de savoir ce qui, dans une situation donnée, détermine la mise en jeu de tel référentiel plutôt que de tel autre pour le codage spatial de l'information cutanée.

### 2.2.2 Cutané et référentiels spatiaux.

Rieser et Pick (1976) ont observé que la gestion spatiale de la modalité cutanée pouvait impliquer des référentiels distincts. Ils ont utilisé deux épreuves de détection de l'orientation d'un stimulus. La première, qui concerne la moitié des sujets, nécessite l'exploration manuelle d'une barre métallique (situation active), la seconde consiste, pour l'autre moitié des sujets, en l'application sur le front d'une barre portant des indentations régulières (situation passive). De plus, chaque sujet réalise la tâche en position debout, puis en position allongée sur un côté, l'ordre de passation étant contrebalancé sur l'ensemble des sujets.

De façon spontanée, les sujets ont tendance à repérer la stimulation passive dans un référentiel égocentré, alors que la stimulation active met en jeu le référentiel gravitaire, et ceci indépendamment des conditions posturales. Toutefois, si l'expérimentateur transforme la situation de stimulation active (exploration manuelle) en une situation de stimulation passive (en guidant la main du sujet au cours de l'exploration), le référentiel gravitaire est toujours privilégié. Les auteurs en concluent que ce n'est pas le caractère "passif ou actif" de la situation qui détermine la mise en jeu de tel ou tel espace de référence.

La technique employée semble cependant insuffisante pour affirmer que le seul guidage de la main du sujet par l'expérimentateur induit une situation d'exploration passive. En effet, les sujets ont pour unique consigne "to keep arms and hands as relaxed as possible and the experimenter placed the subject's hand on the stimulus bar". Or cette barre stimulus est présentée à environ 30 cm du sujet, à hauteur du tronc. Comment, sans avoir recours à un support de l'ensemble du membre supérieur, ou tout au moins de l'avant-bras et de la main avec immobilisation du coude (Lackner et Taublieb, 1984), éviter qu'une activité musculaire dynamique n'accompagne la mobilisation de la main. Aucun contrôle électromyographique n'a, par ailleurs, été effectué en dépit des conditions posturales adoptées.

Les commentaires des auteurs sont tout autant sujets à caution lorsqu'ils mettent en doute le bénéfice qui pourrait résulter d'une convergence des informations tactiles et de position du corps (vestibulaires, articulaires entre autres) au niveau de certaines structures. Ils font volontairement (?) abstraction de résultats comme ceux de Mountcastle et Powell (1959, cités par Paillard et al., 1978), qui ont, non seulement observé de telles convergences au niveau du cortex pariétal postérieur, mais en ont illustré l'intérêt au cours de certaines activités.

Si les conclusions avancées par les auteurs nous semblent peu fondées, l'observation d'une mise en jeu de référentiels distincts au cours d'une tâche cutanée n'en garde pas moins son intérêt.

Le codage spatial d'une information tactile a également été analysé par Paillard et al. (1978), en fonction du caractère passif ou actif de la situation, c'est à dire de l'implication ou non du membre stimulé dans une activité motrice. Ces auteurs ont étudié la précision du pointage, à l'aide de l'index gauche, de la position de l'index droit (doigt cible) en cas de stimulation tactile de celui-ci. Le sujet est assis, tête et tronc maintenus immobiles. La tâche de pointage a été réalisée dans deux conditions différentes, chacune étant ou sous le contrôle du sujet, ou imposée par l'expérimentateur. La première

impliquait un positionnement (donc un mouvement) du doigt cible, la seconde un maintien de la position (absence de mouvement). Toutes les activités ont été réalisées le long d'un guide, situé dans le plan médian, qui jouait aussi le rôle de support directionnel pour les mouvements et positionnements imposés. La stimulation cutanée du doigt cible a été délivrée soit à la fin du mouvement, soit 15 secondes après le début du maintien de la position.

En comparant leurs résultats à ceux obtenus dans une autre expérience, où seuls les indices proprioceptifs étaient disponibles (Paillard et Brouchon, 1974), les auteurs ont observé que la stimulation cutanée indice n'améliore l'évaluation de la position du doigt cible que si elle s'accompagne d'un mouvement de celui-ci, qu'il soit volontaire ou imposé, ce qui exclut un rôle éventuel des efférences motrices.

Paillard *et al.* (1978) concluent à un encodage différent d'un même indice tactile selon qu'il est impliqué ou non dans une activité motrice, ce qui témoigne d'une valeur fonctionnelle distincte qui lui est accordée. En l'absence de mouvement, le codage spatial des informations est fondé essentiellement sur les afférences proprioceptives qui structurent le référentiel égocentré. Dans ce cas, l'indice cutané n'accroît pas la précision de la localisation du membre stimulé. Il est fonctionnellement moins important que les indices proprioceptifs.

Dans le cas d'un mouvement, les informations proprioceptives jouent aussi un rôle dans le codage de la position relative des segments corporels. Selon les auteurs, au cours de l'exploration tactile, les informations cutanées ajoutent une identification perceptive des objets à leur localisation. L'indice cutané revêt dès lors une importance qu'il n'a pas lors du maintien d'une position.

A la différence de Rieser et Pick (1976), Paillard *et al.* (1978) considèrent que le caractère actif ou passif de la situation a un effet sur l'encodage spatial de l'indice cutané. En présence d'un mouvement (situation active), Rieser et Pick (1976) concluent à la mise en jeu d'un référentiel gravitaire, Paillard *et al.* (1978) à une valorisation fonctionnelle (identification et localisation) de l'indice cutané lors de l'exploration tactile. Leurs observations convergent cependant dans la mesure où le référentiel corporel apparaît déterminant dans la situation passive.

Si le référentiel égocentré a une telle importance dans la localisation d'une stimulation cutanée, il devrait exister une relation fonctionnelle étroite entre le sens de la position d'un membre et la localisation d'une stimulation cutanée portée sur ce membre. En d'autres termes, les localisations proprioceptive et tactile d'un même segment

corporel devraient converger. Or Benedetti (1985, 1988a, 1988b) a montré que certaines situations infirment cette hypothèse.

Il a étudié une variante d'un phénomène connu depuis fort longtemps, l'illusion d'Aristote : le croisement de deux doigts induit une erreur dans la localisation d'une stimulation cutanée portée sur chacun d'eux. Le sujet ayant les yeux masqués et la main droite immobilisée, l'expérimentateur lui croise le troisième doigt soit au-dessus, soit au-dessous du quatrième. Puis, pendant cinq secondes, les doigts sont placés au contact d'une paire de stimulus immobiles : une pointe, située au centre d'un cercle gradué, au contact du quatrième doigt et une boule, située à droite de la pointe, au contact du troisième. Si le sujet est informé de la position fixe de la pointe, les consignes suggèrent un possible déplacement de la boule. A l'issue de la période de stimulation, la main est retirée et le sujet doit, visuellement, positionner la boule à l'endroit où il lui a semblé la ressentir. De façon systématique, le croisement des doigts induit une erreur dans la localisation de la position réelle de la boule. Elle est située par le sujet à  $96^\circ$ , au-dessus de la position réelle prise comme référence, si le troisième doigt se trouve au-dessus du quatrième, et à  $115^\circ$  au dessous dans l'autre cas. La sensation est en fait toujours celle de deux doigts, non croisés, simplement déviés latéralement; le sens de la déviation correspondant au sens du croisement.

En analysant comment évoluait cette distinction dans la localisation proprioceptive et tactile d'un même doigt, Benedetti a montré qu'elle n'apparaissait qu'à partir d'une certaine amplitude de déplacement des doigts voisine ou légèrement inférieure au croisement. En deçà de cette valeur, les deux types d'information convergent spatialement. Au delà, notamment pour les positions imposées dépassant l'amplitude des mouvements naturels, le sujet localise la stimulation cutanée toujours au même endroit. Cet endroit correspond à une position extrême qui reste inchangée malgré un déplacement passif plus important du doigt.

Des résultats identiques ont été obtenus par le même auteur lorsque le croisement des doigts est, non plus imposé, mais contrôlé par le sujet. En étudiant trois configurations posturales distinctes (troisième doigt au-dessus du quatrième, puis à  $45^\circ$  et  $90^\circ$  à droite de celui-ci), Benedetti (1988a) a observé que le croisement volontaire induisait, comme la manipulation passive des doigts, une erreur systématique dans la localisation d'un stimulus cutané porté sur le doigt manipulé. L'indice cutané est toujours localisé au même endroit qui correspond à la situation où les doigts ne sont pas croisés.

Ces données illustrent la complexité des mécanismes de localisation spatiale d'une information cutanée.

Le référentiel corporel serait prépondérant, notamment dans le cas d'une stimulation cutanée tactile portée passivement à la surface du corps. Si les observations de Rieser et Pick (1976), de Paillard et al. (1978) confirment cette hypothèse, les travaux de Benedetti (1985, 1988a) en démontrent les limites.

En effet, dans le cas du croisement de deux doigts, on observe une dissociation des localisations proprioceptive et cutanée. Le phénomène peut même conduire à des illusions perceptives lors de l'exploration d'objets (Benedetti, 1988b). Benedetti (1988a) en conclut à une indépendance des fonctions de localisation proprioceptive et cutanée. Mais les données ne permettent pas de conclure quant à la nature du cadre de références spatiales mis en jeu.

D'autres observations comme celles de Rieser et Pick (1976) démontrent la possibilité d'une intervention de références extracorporelles, comme le référentiel gravitaire.

### Position du problème

Une stimulation tactile peut donc être perçue soit comme un événement strictement corporel, repérable dans un référentiel égocentré ne dépendant d'aucune contingence environnementale, soit comme une information localisable dans un espace exocentré. La mise en jeu de la vision, au cours d'une tâche de détection d'un stimulus cutané latéralisé, doit donc tenir compte de cette double potentialité.

Quel va être l'effet de la mise en jeu d'indices visuels sur le bénéfice comportemental que nous avons observé en cas de convergence entre direction du regard et zone de stimulation cutanée (Expérience I) ?

Le constat d'un meilleur temps de réaction, enregistré uniquement lorsque le sujet a les yeux orientés vers la source cutané, bien qu'il soit dans l'obscurité, va-t-il être retrouvé si le sujet a cette fois-ci "quelque chose à voir" ?

Si la stimulation tactile est perçue comme un événement repérable dans un cadre de référence exocentré, où les indices visuels ont un rôle déterminant, sa localisation spatiale s'apparente à celle d'une stimulation auditive. Dans cette situation, outre le bénéfice de la convergence entre direction du regard et zone stimulée qui devrait être retrouvée, on peut faire l'hypothèse que la vision de cette zone va faciliter la

perception de l'indice cutané par rapport à la situation où le sujet n'a aucune information visuelle.

En d'autres termes, une amélioration de la performance globale en présence d'indices visuels devrait être observée, par rapport à la situation d'obscurité, en plus du bénéfice liée à la convergence entre posture oculaire et source cutanée.

Dans le cas où la stimulation tactile est interprétée comme un événement strictement corporel, on peut au contraire faire l'hypothèse que sa localisation dans l'espace visuel n'aura aucune influence sur sa perception. Seule devrait être à nouveau observée une meilleure détection lors de la convergence spatiale entre direction du regard et zone stimulée.

Deux nouvelles expériences ont été réalisées pour tester ces hypothèses. Au cours de l'expérience II, les sujets sont confrontés à une situation unique mettant en jeu la vision. Leurs performances sont comparées à celles des sujets de l'expérience I réalisée dans l'obscurité.

L'expérience III, réplique les deux premières en utilisant une procédure de groupes de sujets appareillés et non de groupes indépendants : les mêmes sujets sont confrontés aux deux conditions expérimentales, obscurité et présence d'un indice visuel.

## EXPERIENCE II

### II.1 Hypothèses

Si la présence d'indices visuels a un effet sur la détection d'une stimulation cutanée latéralisée, on peut espérer d'une part retrouver un meilleur temps de réaction uniquement dans le cas où le sujet a les yeux orientés vers la zone de stimulation, le temps de réaction ne variant pas avec l'orientation du regard dans d'autres directions de l'espace.

D'autre part, on peut s'attendre à une diminution du temps de réaction moyen par rapport à la situation où les sujets sont dans l'obscurité totale.

Si la mise en jeu des indices visuels s'avère sans effet, seule la diminution du temps de réaction en cas d'orientation du regard vers la zone stimulée devrait être retrouvée.

### II.2 Méthodes

#### II.2.1 Sujets

Les sujets, volontaires et rémunérés, ont été recrutés parmi des étudiants droitiers et sans problème visuel des universités de Lille.

Sur 21 personnes, sept femmes et neuf hommes âgés de 18 à 35 ans (moyenne 21) ont fourni des données exploitables (cinq sujets ont été éliminés pour des problèmes techniques).

Leur dextralité a été contrôlée par un questionnaire de latéralité inspiré de celui d'Annett (1970, cf annexe I). Les sujets ont répondu qu'ils utilisaient la main gauche ou les deux mains à seulement 5,4 % de l'ensemble des items du questionnaire de latéralité.

#### II.2.2 Dispositif expérimental

(Figure II.1)

L'expérience, pilotée par un microordinateur GESCOMP 722G qui gère la distribution des stimulus et mesure les temps de réaction, s'est déroulée dans une pièce obscure isolée des bruits du laboratoire de façon à éliminer le plus possible les variables parasites de nature visuelle ou auditive, susceptibles d'interférer avec la tâche.

Au cours de l'expérience, les sujets sont assis dans un fauteuil équipé d'un dispositif de contention maintenant la tête en position fixe.

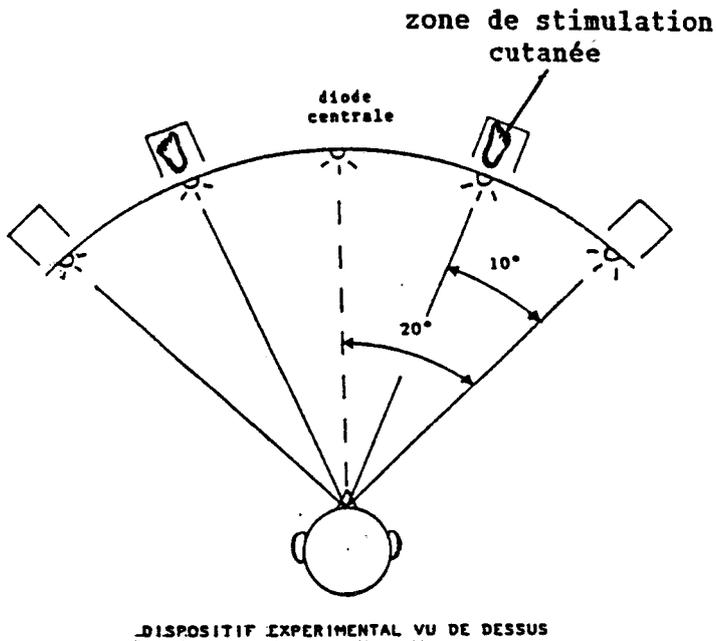


Figure II.1:  
dispositif expérimental

Les diodes périphériques sont numérotées de 1 à 4 de la gauche vers la droite :

- Diode 1 : diode 20° à gauche
- Diode 2 : diode 10° à gauche
- Diode 3 : diode 10° à droite
- Diode 4 : diode 20° à droite

Les diodes 2 et 3 se trouvent sur une droite fictive qui va de la glabelle à la zone de stimulation cutanée.

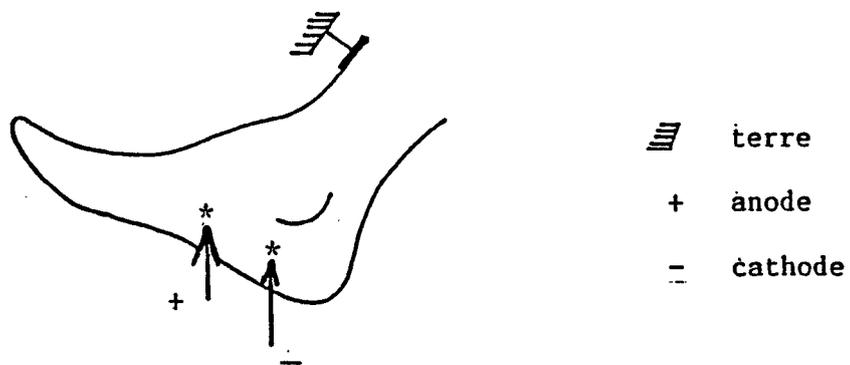
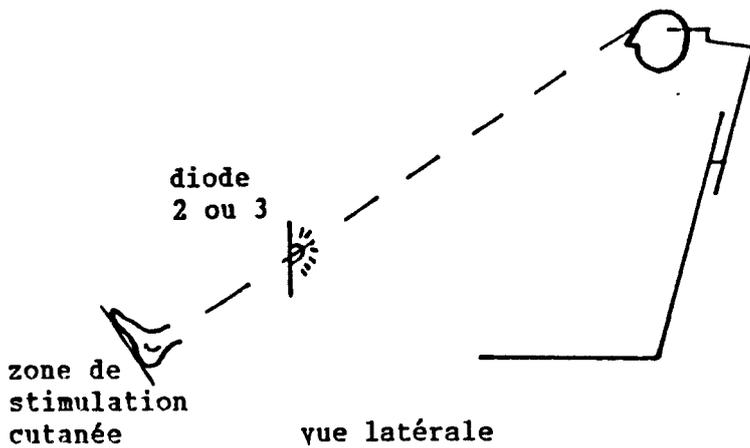


Figure II.2 : emplacement des électrodes de stimulation

Les pieds reposent sur des appuis à hauteur du siège, les genoux sont légèrement fléchis et les jambes placées de façon à décrire un angle de 20° entre elles.

Deux poignées de réponse séparées d'environ 10 cm sont placées juste au-dessus des cuisses dans le plan sagittal. Cette position centrale, de part et d'autre de la ligne médiane du corps, a pour but de minimiser l'effet possible d'une compatibilité spatiale stimulus-réponse favorisant l'une ou l'autre des mains. Le temps de réaction à des stimulus latéralisés peut en effet être modifié par la position de la main qui répond (Bowers *et al.*, 1981 ; Levy et Wagner, 1984). Les poignées sont munies de deux presselles sur lesquelles les sujets doivent appuyer de façon simultanée, à l'aide des pouces, en réponse aux stimulations.

Un panneau incurvé transparent est placé devant le sujet. Il porte, dans un même plan horizontal, cinq diodes électroluminescentes permettant d'orienter le regard : une diode verte en position centrale, deux rouges disposées de chaque côté à 10 et 20° d'angle. L'intensité lumineuse des diodes rouges a été égalisée par mesure photométrique (diode réceptrice couplée à un multimètre) à un niveau identique pour tous les sujets, et contrôlée périodiquement.

La zone située derrière chaque diode périphérique est matérialisée par un boîtier dont l'intérieur s'éclaire en même temps que la diode correspondante. Les pieds du sujet sont situés dans les boîtiers disposés à 10° de part et d'autre de la diode centrale.

L'ensemble du dispositif est réglé en fonction de la taille des sujets et de façon à respecter deux contraintes. D'une part, afin d'obtenir une excentricité identique des diodes d'un sujet à l'autre, le panneau est placé à 91 cm des yeux. D'autre part, chacune des diodes proximales (10°) est alignée sur une droite fictive allant de la glabella au pied ipsilatéral.

### II.2.3 Contrôle de la posture oculaire

Au cours de l'expérience I, le recours à une situation d'obscurité posait le problème du contrôle de la posture oculaire.

Selon Skavenski et Steinman (1970), une telle situation ne semble pas perturber le maintien d'une position fixe des yeux. En effet, leurs sujets sont capables de conserver, à deux degrés près, la position initiale, même après plus de deux minutes d'obscurité totale.

Hung *et al.* (1988) rapportent au contraire des dérives oculaires de plus de deux degrés lorsque les sujets sont placés dans de telles conditions.

L'utilisation de diodes de fixation permet d'éliminer ce problème. Si l'on peut escompter un respect des consignes de la part des sujets, un contrôle plus rigoureux de la posture oculaire était nécessaire.

Nous avons introduit dans le protocole expérimental de la première expérience une tâche secondaire. Celle-ci exige la détection d'incrément lumineux qui durent chacun 50 ms. Ils surviennent de façon tout à fait aléatoire au niveau de la diode de fixation qui est vue sous un angle de 0,3 degré.

Cette technique s'est avérée satisfaisante. Nous nous sommes néanmoins demandé s'il n'était pas possible de recourir à un autre moyen de contrôler la posture oculaire qui n'exigerait pas une tâche secondaire à réaliser.

L'électro-oculogramme est certes facile d'utilisation, mais sans grand intérêt dans nos conditions. En effet, s'il permet de contrôler l'apparition d'éventuelles saccades oculaires, il ne fournit aucune indication sur la position précise de l'oeil du sujet. De plus, il présente des dérives avec le temps qui nécessitent un recalibrage périodique. Son utilisation aurait alourdi les passations expérimentales pour un bénéfice non évident.

Un appareil d'enregistrement des mouvements oculaires a été mis à notre disposition. Développé par la société "Nac Incorporated", il est basé sur l'enregistrement simultané de la scène visuelle (via un système vidéo), des mouvements oculaires et de la position des yeux (grâce à l'enregistrement de la réflexion d'un faisceau infrarouge au niveau de la cornée). Mais son utilisation pose des problèmes d'encombrement incompatibles avec nos conditions expérimentales (l'ensemble du dispositif se présente sous la forme d'un casque que doit porter le sujet).

Des contacts ont été pris avec la laboratoire d'automatique industrielle et humaine (LAIH) de l'Université de Valenciennes. Mais les impératifs de temps liés à la réalisation de ce travail ne nous ont personnellement pas permis d'exploiter les ressources techniques disponibles.

Aussi avons-nous décidé de poursuivre l'expérimentation en utilisant la tâche de détection d'un incrément lumineux mise au point au cours de l'expérience I. Elle présente l'avantage de ne pas alourdir inutilement le protocole expérimental d'un point de vue technique. Cet élément est à prendre en compte eu égard à la durée relativement longue des phases expérimentales (une heure trente à deux heures) qui se serait trouvée augmentée, risquant alors de rendre la situation inconfortable pour les sujets.

#### II.2.4 Stimulation cutanée

(Figure II.2)

La stimulation cutanée, de nature électrique, est portée sur le territoire cutané situé sous la malléole externe, au niveau du nerf sural.

Les électrodes de stimulation sont des cupules d'argent chloruré, fixées au moyen de collerettes adhésives. L'anode est placée en position distale à 3 cm en avant de la cathode. L'électrode de masse est située au dessous du mollet droit. La peau est préalablement dégraissée à l'éther-alcool et le contact peau-électrode amélioré par l'application de pâte conductrice.

Chaque stimulation, délivrée en intensité constante, est constituée d'une salve de quatre chocs rectangulaires durant chacun une milliseconde et séparés de 3 ms. L'intensité vaut 1,5 à 2 fois le seuil perceptif déterminé avant chaque manipulation par la méthode des limites. Le seuil est d'abord défini de façon indépendante pour chaque territoire stimulé. Puis, après habitude à la stimulation expérimentale, les intensités sont ajustées en fonction des commentaires du sujet de façon à ce que les stimulus soient perçus comme équivalents tant en intensité qu'en qualité.

#### II.2.5 Structure des essais

(Figure II.3)

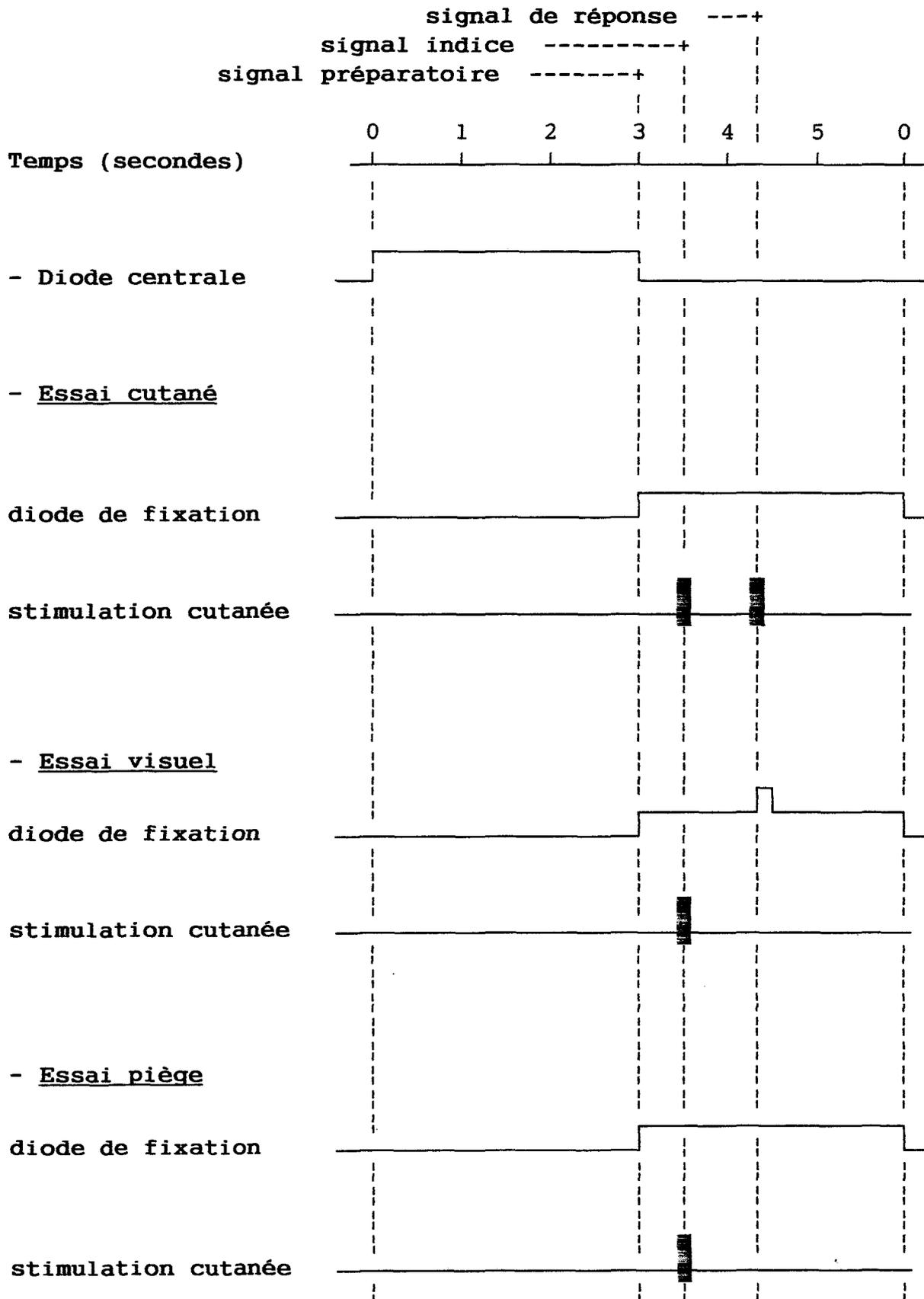
L'expérience est constituée de blocs d'essais.

Entre chaque essai, l'allumage de la diode centrale verte pendant un délai de trois secondes permet un recalibrage de la position des yeux et de la tête dont l'immobilité absolue ne peut être assurée par le dispositif de contention.

Dès que la diode verte s'éteint, l'une des quatre diodes périphériques rouges s'allume en même temps que s'éclaire le boîtier correspondant, ce qui constitue le signal préparatoire (SP) qui marque le début d'un essai. Ces deux indices persistent durant toute la durée de l'essai soit trois secondes.

Après un délai de 500 ms, une stimulation cutanée indice (SI) est délivrée sur l'une ou l'autre des chevilles. Elle sert à indiquer au sujet le côté où sera délivré le signal de réponse, si l'essai en cours

Figure II.3 ORGANISATION TEMPORELLE  
DES DIFFERENTS ESSAIS



est un essai cutané. Cette stimulation indice contribue à placer le sujet en situation d'attente d'un stimulus de même nature et survenant au même endroit.

Sept cent cinquante millisecondes après le SI cutané, trois événements de probabilité différente peuvent intervenir. Ils définissent respectivement trois catégories d'essais, cutanés, visuels, pièges :

- dans la majorité des cas, 62,5%, (essais cutanés), le sujet reçoit une deuxième stimulation cutanée de même nature et au même endroit que le SI. Il s'agit là d'un signal de réponse (SR) auquel il doit réagir par un appui synchrone le plus rapide possible sur les deux presselles
- dans certains cas (25 %), le sujet ne reçoit pas de deuxième stimulation cutanée au niveau des chevilles, mais la diode qu'il est en train de fixer émet un léger incrément lumineux de 50 ms, faible variation d'intensité lumineuse qui n'est perceptible que si le sujet a la posture oculaire exigée. Ces essais visuels sont une précaution méthodologique visant à contrôler la posture oculaire en cours d'essai. Le sujet doit également réagir par un temps de réaction bimanuel à ce signal de réponse
- il peut se produire enfin qu'aucun signal de réponse ne suive la stimulation cutanée indice : le sujet ne doit pas, dans ce cas, émettre de réponse. Ces essais pièges sont introduits dans 12,5 % des cas afin d'éviter un conditionnement temporel du sujet.

Au terme des trois secondes, la diode périphérique s'éteint et la diode verte qui permet la centration de la posture oculaire s'allume à nouveau pendant trois secondes.

## II.2.6 Organisation temporelle de l'expérience

Chaque sujet a participé à deux sessions durant chacune 2 heures environ. Au cours de chaque session, une lecture de consignes permet de préciser la nature de la tâche à accomplir en insistant tout particulièrement d'une part sur la rapidité de la réponse exigée, et d'autre part sur l'importance des essais cutanés. Une période d'entraînement de durée variable s'est révélée nécessaire pour familiariser le sujet avec les conditions d'expérience : le lieu, le matériel, l'épreuve. Les différents types d'essais susceptibles d'intervenir lors de la passation sont d'abord présentés à titre démonstratif. Ils sont ensuite donnés dans un ordre pseudo-aléatoire et à une cadence croissante pour terminer dans des conditions analogues à celles de la phase expérimentale.

Lors de la première session, un temps d'entraînement important est indispensable, et le sujet n'effectue qu'un bloc expérimental. Lors de la seconde, après une nouvelle présentation des consignes et un entraînement plus bref, le sujet réalise cinq séries d'essais séparés chacun par un

intervalle de deux à trois minutes. Le premier et le cinquième blocs ont une structure identique à la série d'essais réalisée le premier jour. Chacun des trois autres blocs présente une succession des événements aléatoire et différente.

L'expérience comprend 6 blocs de 72 essais. Chaque bloc est divisé en une amorce, un noyau et une queue, division dont le sujet n'a pas connaissance. Seul le noyau est pris en compte lors du dépouillement. Sa composition quantitative est toujours la même (cf. tableau II.a) : 40 essais cutanés, 16 essais visuels, 8 essais pièges. La succession des essais à l'intérieur du bloc est construite selon un ordre pseudo-aléatoire de manière à compenser les effets d'ordre et de dépendance séquentielle. En particulier, les changements de posture oculaire sont régis par des carrés latins, et deux essais consécutifs ne sont jamais identiques. Enfin, la séquence change d'un bloc à l'autre et un nouveau jeu de 6 noyaux est construit pour chaque sujet.

L'amorce et la queue comprennent chacune 4 essais différents tirés au hasard. L'amorce sert de mise en train. La raison d'être de la queue est purement technique : elle permet la réinjection des essais ratés survenant en fin de bloc. Puisque les blocs sont équilibrés à 64 essais réussis, il est nécessaire de recommencer les essais ratés dans le même bloc. Tout essai raté est réinjecté dans la série en respectant 2 règles : laisser passer 2 essais et ne pas avoir 2 essais identiques contigus.

Une réponse dans le cas d'un essai piège est considérée comme une erreur, de même que la non-détection d'un incrément lumineux (essais visuels) ou d'une stimulation cutanée (essais cutanés). Un essai est aussi raté si la différence entre les deux mains est supérieure à 30 ms, si l'un des temps de réaction est inférieur à 100 ms (réponse anticipée), ou supérieur à 800 ms. Ce critère n'est pas très sévère : nous en avons tenu compte en ne retenant pour l'analyse que les médianes calculées pour chaque bloc et chaque condition. La médiane est en effet une mesure de tendance centrale moins sensible aux valeurs extrêmes que la moyenne.

Lors des pauses entre les blocs, le sujet est informé des erreurs commises. Si un bloc contient plus de 10 erreurs il est recommencé. Si cela se reproduit, l'expérience est annulée.

		direction du regard			
Côté du signal indice	Signal de réponse	diode 1	diode 2	diode 3	diode 4
droit	Cutané	5	5	5	5
	Visuel	2	2	2	2
	Aucun	1	1	1	1
gauche	Cutané	5	5	5	5
	Visuel	2	2	2	2
	Aucun	1	1	1	1

Tableau II.a : Composition du noyau d'un bloc

## II.3 Résultats

### II.3.1 Plan d'expérience et variables

Le plan de l'expérience peut être résumé par l'ensemble des variables en jeu.

#### \* Variables dépendantes

Parmi les trois catégories d'essais, cutanés, visuels et pièges, et compte tenu de nos objectifs, la première constitue la variable dépendante principale ; les deux autres types d'essais ne sont en fait que des précautions méthodologiques. Les mesures obtenues sont des temps de réaction, pour les 2 premières catégories, et des fréquences d'erreur.

#### \* Variables indépendantes

En ce qui concerne les variables indépendantes, outre le sexe, 3 autres variables interviennent :

- la posture oculaire qui présente quatre degrés correspondant chacun à l'une des diodes périphériques rouges :

- diode 1 (20° à gauche) : pogg
- diode 2 (10° à gauche) : pog
- diode 3 (10° à droite) : pod
- diode 4 (20° à droite) : podd

- le côté stimulé :

- cheville droite :  $c_1$
- cheville gauche :  $c_2$

- la main de réponse :

- main droite :  $m_1$
- main gauche :  $m_2$

### II.3.2 Plan d'analyse

L'analyse effectuée ne prend en compte que les temps de réaction aux signaux cutanés (variable dépendante principale).

Pour chaque sujet, on résume, pour la main droite comme pour la main gauche, l'ensemble des blocs par les 8 médianes correspondant aux combinaisons des facteurs posture oculaire et côté stimulé

Main de réponse	Côté Stimulé	Direction du regard			
		diode 1	diode 2	diode 3	diode 4
Droite	Droit Gauche	268,75	269,06	260,75	266,38
		263,63	259,63	267,63	267,25
Gauche	Droit Gauche	272,13	273,94	264,38	269,81
		265,44	261,38	270,13	268,25

TABLEAU II.b : moyennes des TR à la stimulation cutanée en fonction de la direction du regard, de la main de réponse et du côté stimulé

		Posture Oculaire P4			
		ii	i	c	cc
côté stimulé (C2)	Gauche	diode 1	diode 2	diode 3	diode 4
	Droit	diode 4	diode 3	diode 2	diode 1

TABLEAU II.c : Définition des différents degrés du facteur Posture oculaire (P4) en fonction du facteur Côté stimulé (C2). Correspondance avec les diodes de fixation qui sont numérotées de 1 à 4 de la gauche vers la droite :

- Diode 1 : diode 20° à gauche
- Diode 2 : diode 10° à gauche
- Diode 3 : diode 10° à droite
- Diode 4 : diode 20° à droite

(Tableau II.b). Dans le cadre de l'analyse, les données ont été réorganisées en considérant, pour la posture oculaire, non plus la dimension droite-gauche, mais la proximité par rapport à la position de la cheville stimulée. Cette nouvelle variable, P, a 4 degrés : ii et i correspondent aux points de fixation ipsilatéraux au champs cutané stimulé, c et cc au champ contralatéral ; i et c sont les points médians. Le tableau II.c donne la correspondance avec les diodes. L'analyse prend en compte les facteurs :

- Sujet : S16, facteur aléatoire
- Sexe : G2
- Posture oculaire : P4 (ii, i, c, cc)
- Champ cutané stimulé : C2 (g, d)
- Main de réponse : M2 (g, d)

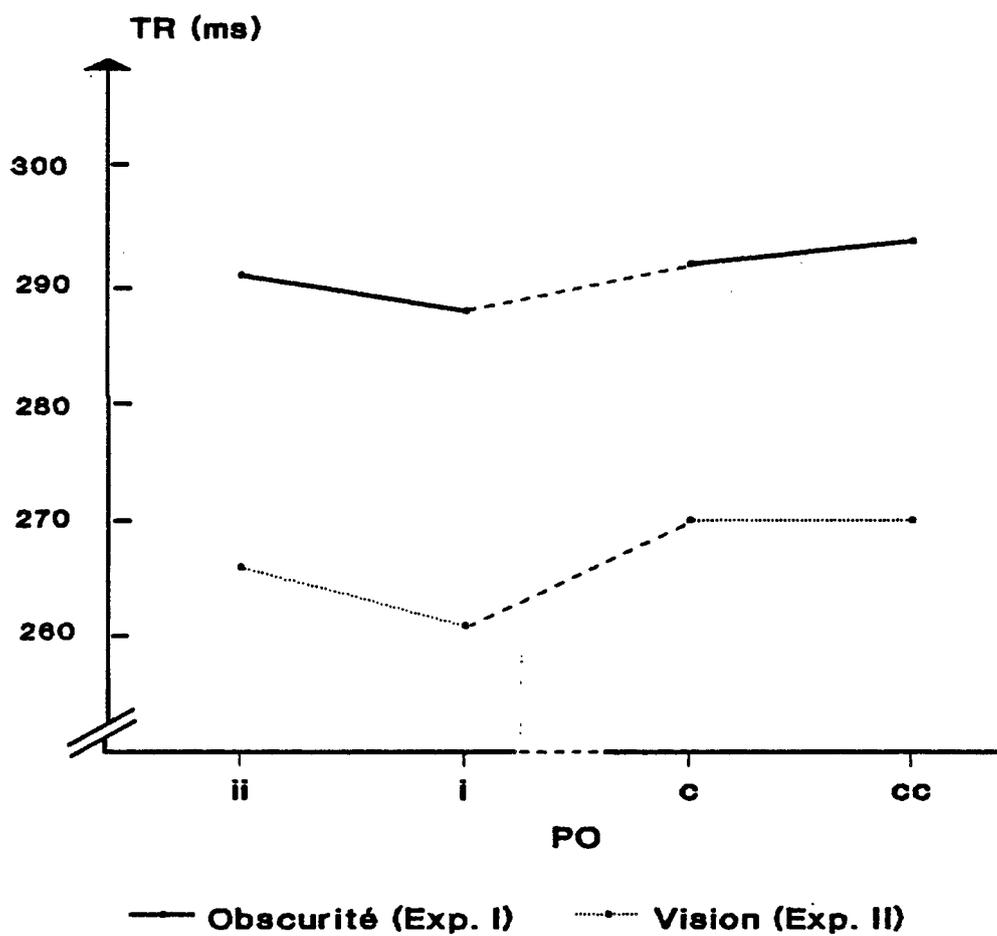
Le plan d'analyse, dont la terminologie et la notation des facteurs sont empruntés au langage de l'Analyse des Comparaisons (Hoc, 1983), est de type  $S\langle G \rangle * T$ . Sa formule est  $S\langle G2 \rangle * P4 * C2 * M2$ .

### II.3.3 Analyse descriptive

Sur l'ensemble de l'épreuve, les sujets ont fait peu d'erreurs (2,6 %). Selon le type d'essai, 1,9 % ont été ratés pour les cutanés (1 % en cas de stimulation droite, 0,9 % à gauche), 2,2 % en cas d'essais pièges et 4,7 % en cas d'essais visuels. Pour ces derniers, le taux d'échec était sensiblement le même quelle que soit la diode fixée (1,2 % et 1,3 % pour, respectivement, les diodes extrêmes droite et gauche, 1,3 et 0,9 % pour, respectivement, les diodes proximales droite et gauche).

La figure II.4 illustre les résultats globaux. Le TR (moyenné pour les points ii, c et cc) est de 268,3 ms lorsque la direction des yeux n'est pas compatible avec celle de l'attention cutanée. Il descend à 261,0 ms lorsque la diode fixée et le champ cutané cible de l'attention sont dans le même secteur de l'espace. L'effet observé est de 7,3 ms (2,8 % du TR moyen). Par rapport à sa variabilité, estimée par l'écart-type des effets individuels mettant en jeu le point ipsilatéral i, (cf. Tableau II.d), il représente 55 % de la variabilité de l'effet i/c, 81 % pour i/cc et 100 % de la variabilité observée sur i/ii. Si du point de vue descriptif, l'effet est peu ample, sa stabilité interindividuelle est très bonne. Au total, le point saillant est donc l'amélioration de la performance lorsqu'il y a concordance entre posture oculaire et direction de l'attention.

**Figure II.4: TR en fonction de la Posture oculaire dans chaque expérience**



contrastes	Expérience I (obscurité)				Expérience II (indices visuels)			
	différences entre les TR	écart type	F (1-17)	Seuil	différences entre les TR	écart type	F (1-20)	Seuil
i/ii	3	7	4,50	.05	5	7	6,68	.01
i/c	4	8	5,67	.05	9	13	6,85	.01
i/cc	6	11	8,29	.05	8	9	12,33	.01
ii/c	1	7	0,34	/	4	16	0,87	/
ii/cc	3	11	2,31	/	3	10	1,33	/
c/cc	2	11	1,13	/	1	10	0,10	/
i/ii,c,cc	4	6	10,80	.01	7	7	16,17	.01

TABLEAU II.d : Différences entre les temps de réaction moyennes et écart-types des effets individuels observés dans chaque expérience

### II.3.4 Analyse inférentielle

Les données recueillies ont ensuite été soumises à une analyse inférentielle : F de Snédécour dans le cadre de l'analyse de la variance (programme VAR3, Rouanet et Lépine, 1977).

#### \* Effet de la posture oculaire

L'effet principal est celui du facteur Posture Oculaire qui est retrouvé dans cette nouvelle situation expérimentale ( $F_{3/42} = 3.68$ ;  $P < .03$ ). L'orientation du regard par rapport à la zone stimulée influence donc bien le TR. Le contraste opposant le point *i* aux autres points est significatif. La comparaison des points deux à deux n'est significative que pour les couples incluant le point *i*, pas pour les autres (tableau II.d), ce qui permet d'attribuer à ce point l'effet observé sur le facteur P.

Les interactions P.C. ( $F_{3/42} = 0,13$ ) et P.M ( $F_{3/42} = 2,53$ ) ne sont pas significatives. L'effet du facteur posture oculaire ne dépend donc pas de la main qui répond ni du champ cutané stimulé. Par ailleurs, ni le facteur M ( $F_{1/14} = 1.94$ ) ni le facteur C ( $F_{1/14} = 1.40$ ) n'ont d'effet significatif sur la performance. Par contre, l'interaction observée entre ces deux facteurs lors de la précédente expérience est retrouvée ( $F_{1/14} = 13.35$ ;  $P < .01$ , Figure II.5).

#### \* Effet de la vision de la zone stimulée

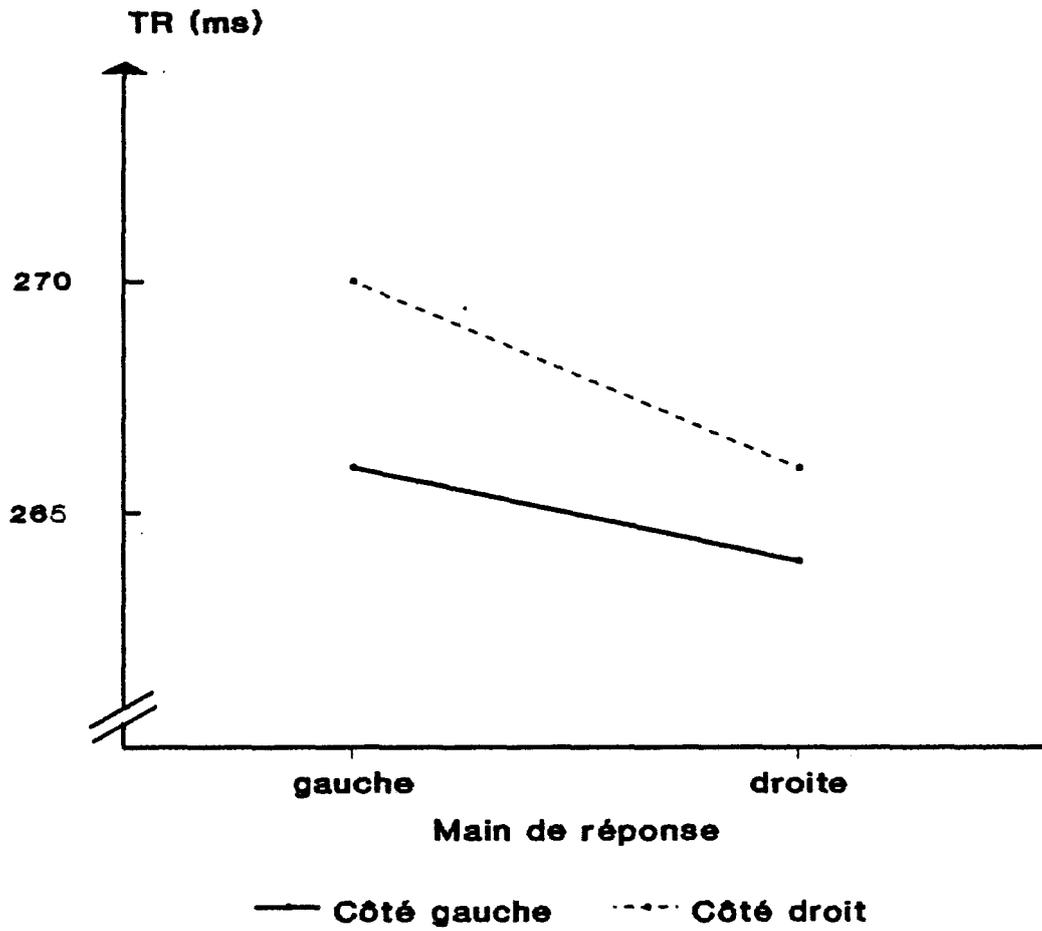
Pour évaluer l'effet spécifique de la vision de la zone stimulée sur le temps de réaction à la stimulation cutanée, une comparaison en groupes indépendants a été réalisée entre les deux situations expérimentales étudiées. Cette comparaison fait intervenir une nouvelle variable à 2 degrés, le facteur expérience, E2 :

- situation sans vision de la zone stimulée
- situation avec vision de la zone stimulée

La formule du nouveau plan d'analyse est la suivante :  $S < G2 * E2 > * P4 * C2 * M2$

L'indice visuel semble avoir amélioré la performance des sujets (Figure II.4). D'un point de vue descriptif, le gain moyen est de l'ordre de 20 ms. La différence opposant le point *i* aux trois autres points passe de 4,3 ms (situation sans vision de la zone stimulée) à 7,3 ms (situation avec vision de la zone stimulée) pour le principal contraste (*i/ii*, *c*, *cc*). Mais l'analyse inférentielle révèle que l'effet observé n'est pas

**Figure II.5 : TR en fonction de la main de réponse et du côté stimulé**



significatif ( $F_{1/31} = 2.37$ ;  $P > .10$ ). De plus, aucune des analyses mettant en jeu ce facteur n'a révélé de différence fondamentale entre les deux situations.

#### II.4 Discussion

Cette nouvelle situation expérimentale nous a permis de retrouver le bénéfice de la convergence spatiale entre direction du regard et zone stimulée : la performance des sujets est améliorée uniquement lorsqu'ils ont les yeux orientés vers la source de stimulation. L'effet observé, bien que faible en valeur absolue (7.3 ms), semble donc robuste.

Outre celui de sa signification fonctionnelle, se pose le problème des mécanismes psychologiques et neurophysiologiques qui le sous-tendent. La question est d'autant plus cruciale que nous n'avons pas pu mettre en évidence un effet significatif de la vision de la zone stimulée ; la localisation de cette dernière dans l'espace visuel n'augmente pas le bénéfice induit par la compatibilité spatiale. En d'autres termes, ce qui importe est bien d'avoir la posture oculaire requise, indépendamment de toute information visuelle.

Certes la non-démonstration de l'existence d'un effet n'est pas une preuve de l'absence de cet effet, et les temps de réaction enregistrés dans les deux situations expérimentales présentent des différences qui paraissent importantes, de l'ordre de 20 ms. Cet écart n'est toutefois pas significatif. La dispersion interindividuelle des données, jointe à un plan d'expérience et à un traitement en groupes de sujets indépendants n'est peut-être pas étrangère à ce résultat. Un contrôle utilisant des groupes appariés, où les mêmes sujets seraient confrontés aux deux situations, permettrait de lever l'incertitude.

Dans les conditions étudiées, il semble donc que la perception d'une stimulation cutanée latéralisée intervienne de façon privilégiée dans un cadre de référence égocentré qui n'exige aucun repérage dans un environnement exocentré mettant en jeu les informations visuelles.

## EXPERIENCE III

### III.1 Hypothèses

La méthodologie utilisée n'est peut-être pas étrangère aux résultats obtenus dans l'expérience II. Nous avons donc mis au point un nouveau protocole expérimental capable de révéler plus finement l'effet des indices visuels dans la perception d'une stimulation cutanée délivrée sur une région donnée du corps et en un lieu particulier de l'espace exocentré.

De ces deux référentiels, on peut faire l'hypothèse que le principal est le référentiel égocentré que la posture oculaire contribue à fixer.

Les hypothèses opérationnelles sont identiques à celles de l'expérience II (cf paragraphe II.1).

### III.2 Méthodes

#### III.2.1 Sujets

Les sujets, volontaires et rémunérés, ont été recrutés parmi des étudiants droitiers et sans problème visuel des Universités de Lille.

Sur 46 sujets, 16 hommes et 16 femmes de 17 à 25 ans (moyenne : 21 ans) ont fourni des données exploitables. Les 14 autres personnes n'ont pu continuer l'expérience pour trois raisons : parce que leurs TR étaient désynchronisés (6 sujets, cf paragraphe II.2.6), parce qu'ils ne voyaient pas l'incrément lumineux de la diode fixée lors de certains essais (2 sujets, cf paragraphe II.2.6) ou à cause de problèmes techniques (6 sujets).

Leur dextralité a été contrôlée par un questionnaire de latéralité (Annexe I), inspiré de celui d'Annett (1970). Sur les 28 items du questionnaire, les sujets ont reconnu utiliser la main gauche ou les deux mains dans seulement 5,3% des cas.

#### III.2.2 Considérations méthodologiques

L'analyse méthodologique a essentiellement porté sur deux points que nous rappellerons. Dans un premier temps, nous allons envisager les

problèmes posés par une procédure en groupes indépendants. Puis nous verrons dans quelle mesure le phénomène étudié est dépendant de l'organisation temporelle de l'expérience.

### III.2.2.1 Travail en groupes de sujets indépendants

Lorsque l'on compare les deux situations expérimentales précédentes, trois remarques s'imposent :

1) Le bénéfice de la compatibilité spatiale entre direction du regard et zone stimulée a été enregistré tant dans l'obscurité (expérience I) qu'en présence d'indices visuels (expérience II) : le TR est plus court uniquement lorsque les sujets ont les yeux orientés vers le territoire stimulé. Cet aspect ne semble donc pas devoir être remis en cause.

2) La différence des TR moyens entre le point de convergence spatiale et les autres points mis en jeu (qui induisent une orientation de la posture oculaire dans d'autres directions de l'hémiespace ipsi ou contralatéral) passe de 4,3 ms en situation d'obscurité à 7,3 ms dans la situation mettant en jeu des indices visuels. Mais cette accentuation n'est pas significative.

3) Les indices visuels semblent améliorer la performance globale des sujets. Mais si d'un point de vue descriptif le gain est important, de l'ordre de 20 ms, il n'est toutefois pas significatif.

On peut alors faire deux hypothèses :

- Ou bien l'effet des indices visuels n'existe pas,
- Ou bien l'utilisation de groupes indépendants a induit un biais d'échantillonnage qui a pu affecter les résultats.

Dans une procédure en groupes appareillés, les différences inter-individuelles sont minimisées : l'équivalence des sujets soumis à chaque niveau d'une variable indépendante est ainsi réalisée.

Les mêmes sujets sont maintenant soumis aux deux conditions expérimentales : avec et sans indices visuels.

### III.2.2.2 Alternance interséance - interbloc

Dans les expériences I et II, les sujets ont été confrontés à la même condition au cours de deux séances expérimentales. Ils ont passé six blocs d'essais soit en situation d'obscurité, soit avec indices visuels. Lors de la première séance expérimentale, les sujets effectuaient un

apprentissage, suivi d'un premier bloc d'essais incorporé aux résultats. La seconde séance était composée des cinq autres blocs d'essais.

Cette organisation temporelle n'est pas sans effets sur la performance des sujets. Ainsi le premier bloc d'essais enregistrés lors de la première séance a un statut particulier par rapport aux cinq blocs de la deuxième séance. Le passage de la première à la deuxième séance s'accompagne d'une chute du TR moyen (Figure III.1). Mais il est impossible de savoir dans quelle mesure cela est dû au passage d'une séance à l'autre ou au passage du premier au deuxième bloc.

C'est pourquoi dans le nouveau protocole (expérience III), en plus d'une alternance interséance, telle que les sujets ne sont soumis qu'à une seule condition par séance, une alternance interbloc est effectuée, avec un changement de condition à chaque bloc.

#### III.2.2.3 Nombre de blocs d'essais

Un autre problème, plus pratique, était celui du nombre de blocs que les sujets auraient à effectuer au cours de chaque séance.

Dans les expériences I et II, on utilisait six blocs d'essais. Nous nous sommes demandés s'il n'était toutefois pas possible de retrouver le bénéfice de la compatibilité spatiale direction du regard-zone stimulée avec un nombre de blocs moins important. Il s'agit donc d'un aspect purement "économique" de l'expérience : quel est le nombre de blocs juste suffisant pour retrouver le phénomène déjà observé ?

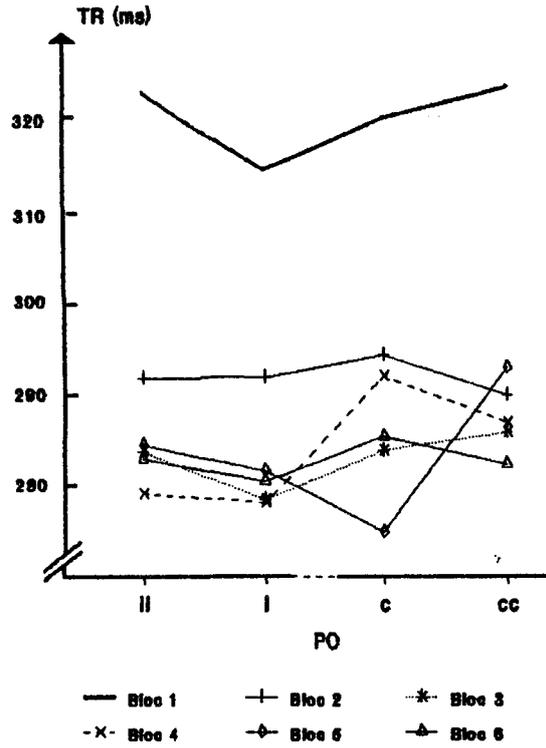
Pour essayer de répondre à cette question, nous avons reconsidéré les variations du contraste opposant le point de convergence entre l'orientation du regard et la zone de stimulation cutanée (point i) aux autres points mis en jeu, en fonction du nombre de blocs.

On peut retenir que le phénomène, d'une part se stabilise quand le nombre de blocs augmente, d'autre part qu'il n'est pas observé pour un nombre de blocs inférieur à cinq en situation d'obscurité (Annexe II).

La seule alternative était donc d'envisager cinq ou six blocs. Six blocs représentant un maximum au-delà duquel la durée de l'expérience aurait été excessive compte tenu du caractère monotone de la tâche et de la lassitude qu'elle peut entraîner.

Après examen des seuils de significativité pour cinq et six blocs dans les deux situations, nous avons choisi de retenir six blocs d'essais

### Expérience I (obscurité)



### Expérience II (indices visuels)

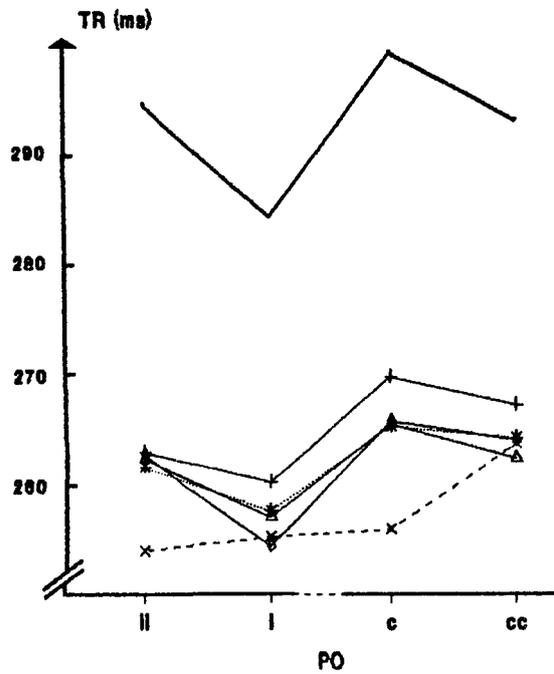


FIGURE III.1 : TR au sein de chaque bloc dans chacune des expériences.

par condition. En effet, c'est avec six blocs que l'effet persiste pour les blocs effectués lors d'une même séance (Tableau III.a).

Ces différentes remarques nous ont amené à retenir un protocole impliquant des groupes appareillés de sujets qui peuvent être soumis à deux types d'alternances (interséance-interbloc), et qui réalisent six blocs d'essais par condition (douze blocs au total).

### III.2.3 Dispositif expérimental

Pour réaliser cette expérience, nous avons construit un nouveau poste expérimental. Il a été conçu sur les mêmes bases que le premier. Les dispositifs de réglage ont toutefois été modifiés de façon à obtenir une plus grande souplesse et facilité d'utilisation.

Le sujet est toujours assis, tête maintenue en position fixe et les pieds situés à  $10^\circ$  de part et d'autre du plan médian, à hauteur du siège.

L'ensemble du dispositif est réglé en fonction de la taille du sujet et de façon à respecter les deux contraintes des expériences précédentes (excentricité identique des diodes d'un sujet à l'autre, chaque diode proximale (à  $10^\circ$ ) est alignée sur une droite fictive allant de la glabella au pied ipsilatéral).

### III.2.4 Structure des essais

(Figure II.3)

Cette nouvelle expérience est donc constituée de blocs d'essais qui gardent la même structure temporelle que ceux utilisés dans les expériences précédentes.

Mais l'étude de deux conditions expérimentales différentes (obscurité et présence d'indices visuels) nécessite la distinction de deux types d'essais.

Pour les uns (essais visuels), l'allumage de l'une des quatre diodes périphériques s'accompagne de l'éclairage de l'intérieur du boîtier situé juste derrière.

Pour les autres (essais obscurité), le signal préparatoire est constitué uniquement par l'allumage de l'une de ces diodes rouges périphériques.

		Expérience I Obscurité	Expérience II Vision
5 Blocs	Blocs 1 à 5	.01	.01
	Blocs 2 à 5	.09	.01
6 Blocs	Blocs 1 à 6	.01	.01
	Blocs 2 à 6	.05	.01

TABLEAU III.a : Evolution des seuils de significativité  
pour 5 et 6 blocs

### III.2.5 Organisation temporelle de l'expérience

(cf Tableau III.b)

Chaque sujet a participé à trois séances de 1 à 2 heures environ.

La première séance permet de familiariser le sujet avec les conditions de l'expérience : le lieu (laboratoire), le matériel (dispositif de contention de la tête, électrodes de stimulation...), la tâche.

Les deuxième et troisième séances sont les séances expérimentales proprement dites : chaque sujet réalise 12 blocs d'essais (6 blocs d'essais par séance) séparés chacun par un intervalle de 2 à 3 mn.

Chaque bloc d'essais a la même composition que dans les expériences précédentes.

#### \* Première séance

Cette séance débute par la lecture d'une préconsigne, destinée à familiariser le sujet avec la procédure : il s'agit d'une présentation générale de l'expérience et d'une description brève du matériel et de la tâche.

Le sujet remplit ensuite le questionnaire de latéralité. Il est installé dans la chaise expérimentale, les électrodes sont mises en place et le seuil perceptif est déterminé pour chaque territoire stimulé.

La lecture des consignes permet de lui préciser la nature de la tâche qu'il a à accomplir, en insistant surtout sur la rapidité de la réponse exigée et sur l'importance des essais cutanés. Les différents types d'essais susceptibles d'intervenir lors de l'expérience lui sont présentés.

Enfin, chaque sujet effectue le même entraînement, pendant lequel les essais sont donnés dans un ordre pseudoaléatoire et à une cadence croissante, pour terminer dans des conditions analogues à celles de la phase expérimentale. Chaque individu réalise d'abord 40 essais en condition d'obscurité, puis 40 essais en condition de vision.

Les sujets sont donc, dès la première séance, familiarisés avec la tâche proprement dite (TR bimanuel), mais aussi avec les deux conditions auxquelles ils seront confrontés tout au long de l'expérience (Obscurité : O, Vision : V).

	Alternance	INTERSEANCE		INTERBLOC	
Séances	Ordre	O V	V O	O V	V O
1° Séance		40 essais O		40 essais V	
2° Séance	entraînement	20 essais O	20 essais V	10 essais O +	10 essais V +
	6 Blocs	6 blocs O	6 blocs V	10 essais V	10 essais O
3° Séance	entraînement	20 essais V	20 essais O	1° bloc O	1° bloc V
	6 Blocs	6 blocs V	6 blocs O	2° bloc V	2° bloc O
				3° bloc O	3° bloc V
				4° bloc V	4° bloc O
				5° bloc O	5° bloc V
				6° bloc V	6° bloc O

TABLEAU III.b : Organisation temporelle de l'expérience

**\* Deuxième et troisième séances : Phases expérimentales**

Les 32 sujets sont répartis en tenant compte, d'une part du type d'alternance : interséance ou interbloc, d'autre part de l'ordre de présentation des 2 conditions O-V : les sujets peuvent commencer soit par la condition O, soit par condition V.

Il y a donc au total 4 groupes de sujets, chaque groupe étant constitué de 4 femmes et de 4 hommes (Tableau III.c).

*- Alternance interséance*

Dans l'alternance interséance, chaque sujet est confronté, au cours d'une séance, à une seule des deux conditions expérimentales.

La moitié des sujets passe la deuxième séance en condition O et la troisième séance en condition V. Cet ordre est inversé pour l'autre moitié des sujets.

Chaque séance est précédée d'un bref entraînement (20 essais du même type que ceux de la situation expérimentale).

*- Alternance interbloc*

Dans l'alternance interbloc, les conditions Vision et Obscurité sont présentées à chaque sujet au cours de chaque séance. Le passage d'une condition à l'autre s'effectue lors du changement de bloc.

La moitié des sujets commence la deuxième séance par un bloc O, le premier bloc de la troisième séance étant un bloc V. Cet ordre est inversé pour l'autre moitié des sujets.

Comme en interséance, les sujets effectuent avant chaque séance un court entraînement (10 essais O et 10 essais V), dont l'ordre de présentation respecte celui des blocs de la séance expérimentale.

Ordre des 2 conditions expérimentales	Alternance	
	Interséance	Interbloc
O V	4 FEMMES ET 4 HOMMES	4 FEMMES ET 4 HOMMES
V O	4 FEMMES ET 4 HOMMES	4 FEMMES ET 4 HOMMES

TABLEAU III.c : répartition des sujets

### III.3 Résultats et analyse

#### III.3.1 Plan d'expérience et variables

Le plan d'expérience est résumé par l'ensemble des variables en jeu.

##### *\* Variables dépendantes*

Comme pour l'expérience II, cette expérience est constituée de trois catégories d'essais : Cutanés, visuels et pièges. La première catégorie est toujours la variable dépendante principale.

Les mesures obtenues sont des temps de réaction, pour les deux premières catégories, et des fréquences d'erreur.

##### *\* Variables indépendantes : facteurs de groupes et systématiques*

Compte-tenu du nombre important de variables indépendantes, nous avons essayé de les présenter de façon plus systématique que précédemment.

D'un point de vue méthodologique, tous les facteurs élémentaires (Variables Indépendantes) ne vont pas jouer le même rôle dans l'analyse. On peut faire une distinction entre facteurs "de groupe" et facteurs "systématiques".

##### *- Facteurs de groupe*

Ce sont les facteurs dont les modalités servent à constituer les groupes d'observations, c'est à dire des ensembles d'observations à l'intérieur desquels on peut réaliser toutes les permutations possibles, sans changer les résultats des traitements que l'on va réaliser.

Un seul facteur de groupe intervient ici : le facteur *Sujet*

##### *- Facteurs systématiques*

Un facteur élémentaire est qualifié de systématique si l'on s'intéresse à chacune de ses modalités prise pour elle-même.

Sept facteurs systématiques, présentés en fonction de leur importance dans l'analyse, sont pris en compte :

- *Posture oculaire* dont les 4 degrés correspondent chacun à l'une des 4 diodes périphériques rouges :

- . Diode 1 (20° à gauche) : pogg
- . Diode 2 (10° à gauche) : pog
- . Diode 3 (10° à droite) : pod
- . Diode 4 (20° à droite) : podd

- **Condition expérimentale :**

- . Obscurité :  $v_1$
- . Vision :  $v_2$

Compte tenu des questions posées, ces deux facteurs apparaissent comme les facteurs essentiels.

- **Alternance** à laquelle le sujet est soumis pour toute l'expérience :

- . Interbloc :  $a_1$
- . Interséance :  $a_2$

- **Côté stimulé** ou direction de l'attention somesthésique suscitée par le signal indice cutané :

- . Cheville droite :  $c_1$
- . Cheville gauche :  $c_2$

- **Main de réponse :**

- . Main droite :  $m_1$
- . Main gauche :  $m_2$

- **Ordre** dans lequel les conditions expérimentales sont présentées au sein d'une alternance :

- . Obscurité-Vision :  $o_1$
- . Vision-Obscurité :  $o_2$

- **Sexe**

### III.3.2 Plan d'analyse

L'analyse ne prend en compte que les TR aux signaux cutanés (variable dépendante principale).

Pour chaque sujet, on résume pour la main droite comme pour la main gauche l'ensemble des blocs par les 8 médianes correspondant aux combinaisons des facteurs Posture oculaire et Côté stimulé.

Dans le cadre de l'analyse, les données ont été réorganisées de la même façon que pour les expériences précédentes. Nous avons considéré, pour la posture oculaire, non plus la dimension droite-gauche, mais la

proximité par rapport à la position de la cheville stimulée. Le tableau II.c donne la correspondance avec les diodes.

L'analyse prend en compte les facteurs:

- Sujet : S32, facteur aléatoire
- Ordre : O2 ( $o_1, o_2$ )
- Alternance : A2 ( $a_1, a_2$ )
- Sexe : G2
- Bloc : B12

(les sujets effectuent un total de 12 blocs répartis sur deux séances expérimentales)

- Posture oculaire : P4 ( $ii, i, c, cc$ )
- Champ cutané stimulé : C2 ( $c_1, c_2$ )
- Main de réponse : M2 ( $m_1, m_2$ )
- Condition expérimentale : V2 ( $v_1, v_2$ )

Le facteur Ordre, introduit par précaution méthodologique, ne sera pas commenté. Mais il apparaît dans le plan d'analyse pour que ce dernier soit le plus exhaustif possible.

Le plan d'analyse est de type  $S\langle G \rangle * T$ . Sa formule est :  $S4\langle O2 * A2 * G2 \rangle * B12 * P4 * C2 * M2$ .

Ce plan d'analyse n'est pas optimal puisqu'il n'intègre pas l'une des principales variables indépendantes, à savoir le facteur Condition expérimentale V2. Il permet cependant l'étude des variations de l'effet du facteur Posture oculaire (P4) au cours des douze blocs effectués par les sujets, et d'une séance à l'autre.

Une façon simple d'introduire le facteur Condition expérimentale (V2) dans une formule de plan à la fois riche et analysable consiste à créer un facteur Z6 décrivant la succession des 6 blocs où le sujet est soumis à une même modalité du facteur V2. Le plan d'analyse est alors donné par la formule suivante :  $S4\langle O2 * A2 * G2 \rangle * Z6 * P4 * C2 * M2 * V2$ .

Le tableau III.b décrit les relations entre ce nouveau facteur Z6 et les facteurs B12 et V2 notamment .

Plusieurs protocoles dérivés par moyennage ont été déduits du plan d'analyse, parce qu'il était impossible de traiter le plan complet dans le cadre du programme VAR3.

Ainsi, l'analyse inférentielle a porté sur les protocoles dérivés suivants :

- S4<O2\*A2\*G2>\*P4\*M2\*C2\*V2 (moyennage sur le facteur Z6) afin d'étudier l'effet des facteurs Alternance, Posture oculaire, Main de réponse, Côté stimulé et Condition expérimentale.

- S8<A2\*G2>\*B2<T6>\*P4 : ce plan dérive de celui qui inclut le facteur B12. Le moyennage sur les facteurs M2, C2, V2 étant insuffisant, nous avons créé un facteur T6, obtenu par moyennage sur le facteur B12, et permettant de respecter l'organisation temporelle liée à ce facteur Bloc, indépendamment du facteur V2. Les différentes modalités de ce facteur, T<sub>1</sub> à T<sub>6</sub>, représentent respectivement les moyennes des blocs b1 et b2, b3 et b4, b5 et b6, b7 et b8, b9 et b10, b11 et b12.

- S4<O2\*A2\*G2>\*Z6\*P4 : ce plan dérive de celui qui inclut le facteur V2. Il permet, après moyennage sur les facteurs M2, C2, V2, de tester l'effet Bloc par condition expérimentale, indépendamment de l'organisation temporelle.

### III.3.3 Résultats

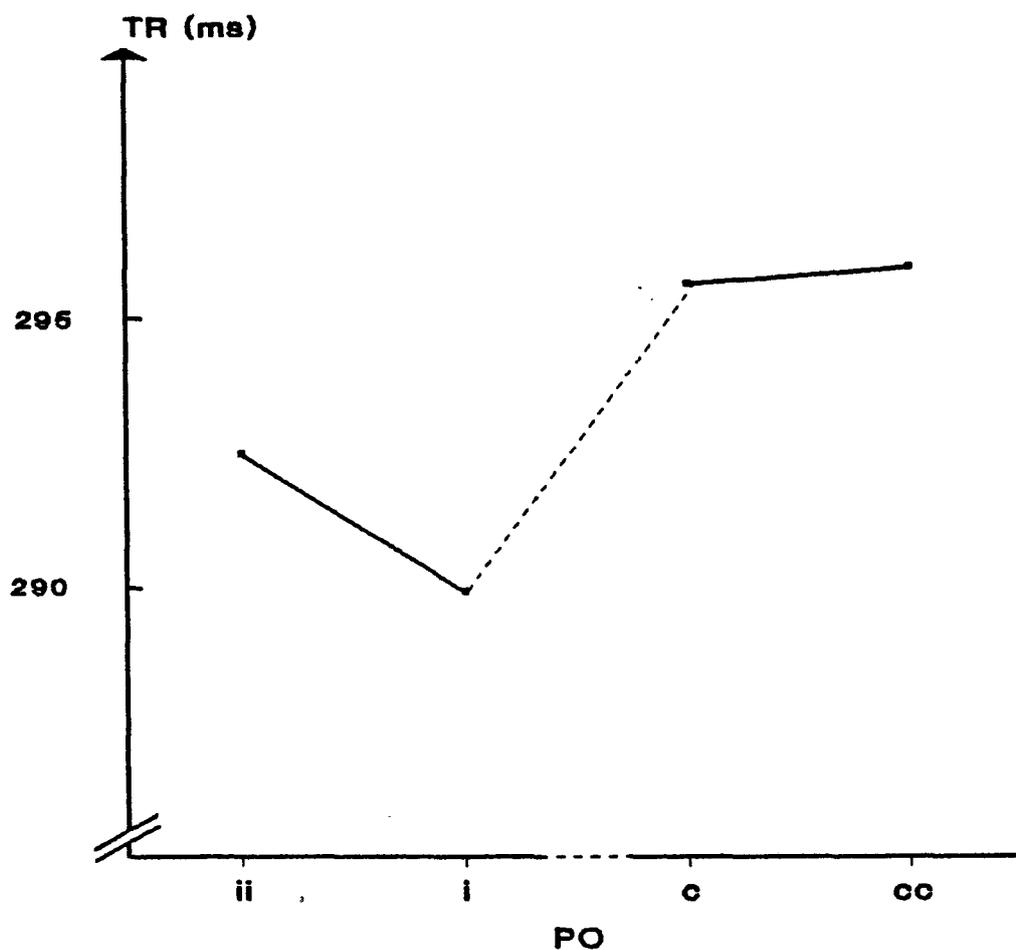
Sur l'ensemble de l'épreuve, les sujets retenus ont fait peu d'erreurs (3,1%). Selon le type d'essai, 1,2% ont été ratés pour les essais cutanés (0,6% en cas de stimulation droite, 0,6% en cas de stimulation gauche), 0,2% en cas d'essais pièges et 1,7% en cas d'essais visuels. Pour ces derniers, le taux d'échec était sensiblement le même quelle que soit la diode fixée (0,3% et 0,5% pour, respectivement, les diodes extrêmes droite et gauche, 0,4% et 0,5% pour, respectivement, les diodes proximales droite et gauche).

Les données recueillies ont été soumises, après analyse descriptive, à une analyse inférentielle: F de Snédécour dans le cadre de l'analyse de variance (Programme VAR3, Rouanet et Lépine, 1977).

#### III.3.3.1 Effet du facteur Posture oculaire

La figure III.2 illustre les résultats globaux. Le TR (moyenné pour les points ii, c et cc) est de 294,7 ms lorsque la direction des yeux n'est pas compatible avec celle de l'attention cutanée. Il descend à 289,9 ms lorsque la diode fixée et le champ cutané cible sont dans le même secteur de l'espace. L'effet observé est de 4,8 ms (1,6% du TR moyen). Par rapport à sa variabilité, estimée par l'écart-type des effets individuels mettant en jeu le point ipsilatéral i (Tableau III.d), il représente 89% de la variabilité de l'effet i/c, 74% pour i/cc et 75% de la variabilité observée sur i/ii. Si du point de vue

**Figure III.2: Temps de réaction en fonction de la Posture Oculaire (PO)**



contrastes	différences entre les TR	écart type	t	Seuil
i/ii	2,6	6,4	2,3	0,05
i/c	5,8	5,4	6,0	0,001
i/cc	6,1	6,5	5,3	0,001
ii/c	3,2	6,4	2,8	0,01
ii/cc	3,5	5,9	3,3	0,01
i/ii, c, cc	4,8	5,1	5,4	0,001

**TABEAU III.d : Différences entre les temps de réaction moyens et écart-types des effets individuels**

descriptif, l'effet est peu ample, sa stabilité interindividuelle est excellente.

L'effet du facteur Posture oculaire est retrouvé dans cette nouvelle situation expérimentale ( $F_{3/72} = 13,36$ ;  $p < .001$ ). L'orientation du regard par rapport à la zone stimulée influence donc bien le TR. Le contraste opposant le point *i* aux autres points est significatif.

Il y a un résultat nouveau par rapport aux deux expériences précédentes : c'est le statut du point *ii*. En effet, dans les expériences I et II, ce point ne se distinguait pas des points contralatéraux *c* et *cc*. Si bien que l'amélioration de la performance n'était observée que lorsqu'il y avait convergence entre direction du regard et zone de stimulation cutanée. Cette fois, si l'amélioration de la performance est toujours observée lors de cette convergence, elle est aussi enregistrée, mais de façon plus faible, lorsque le regard est orienté vers un autre point de l'hémiespace source. Il faut noter que les deux points contralatéraux *c* et *cc* ne se distinguent pas.

#### III.3.3.2 Effet de la vision de la zone stimulée

Les résultats obtenus dans les deux conditions expérimentales Obscurité-Vision sont représentés sur la figure III.3.

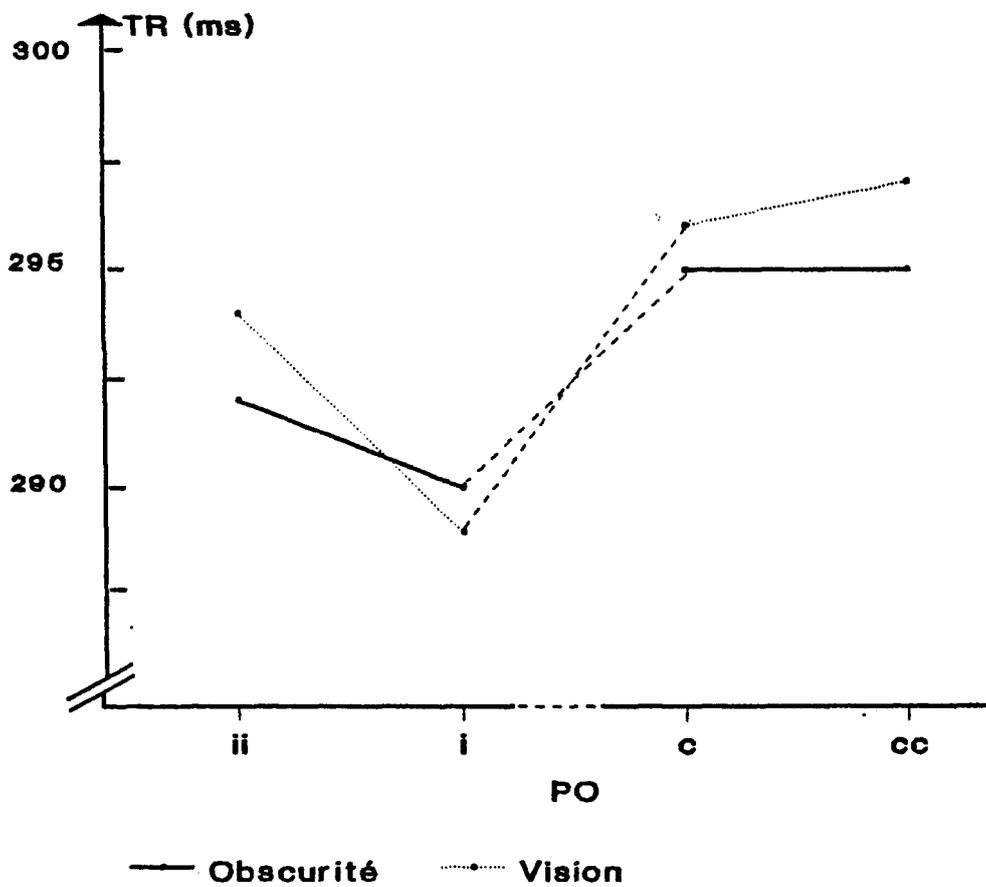
En ce qui concerne la performance globale, les TR qu'ils soient moyennés sur les quatre points *ii*, *i*, *c* et *cc* ou étudiés sur chacun des points ne sont pas significativement différents que ce soit en condition d'obscurité ou de vision.

La baisse de la performance globale enregistrée en présence d'indices visuels, lors du travail en groupes indépendants n'est pas retrouvée (Figure III.4). Le niveau de performance globale observé dans cette nouvelle expérience est très voisin de celui observé au cours de l'expérience I réalisée dans l'obscurité.

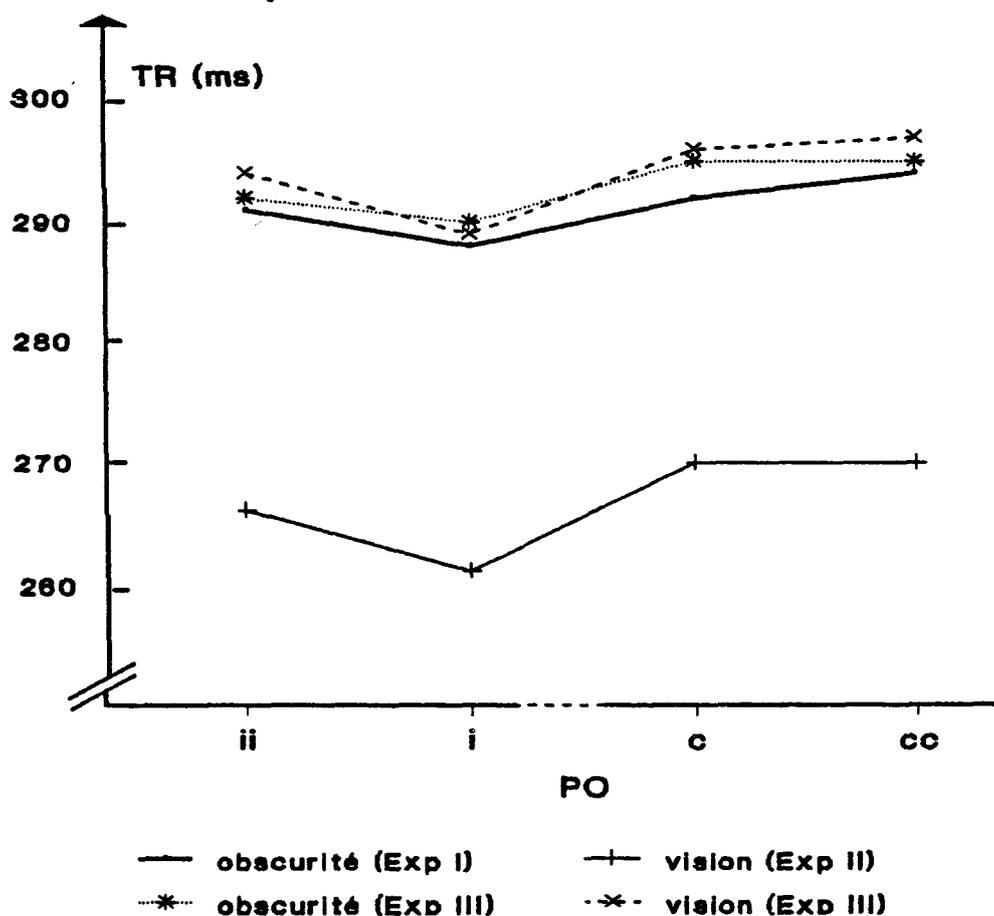
Le contraste principal opposant le point *i* aux trois autres points passe de 3,5 ms en situation d'obscurité à 6,2 ms en présence d'indices visuels. Mais l'analyse inférentielle révèle que cette accentuation n'est pas significative ( $F_{1/24} = 2,23$ ). Nous retrouvons donc un résultat analogue à celui des deux expériences réalisées en groupes indépendants.

De plus, le facteur Condition expérimentale n'a pas d'effet significatif et aucune des analyses mettant en jeu ce facteur n'a révélé de différence fondamentale entre les deux modalités.

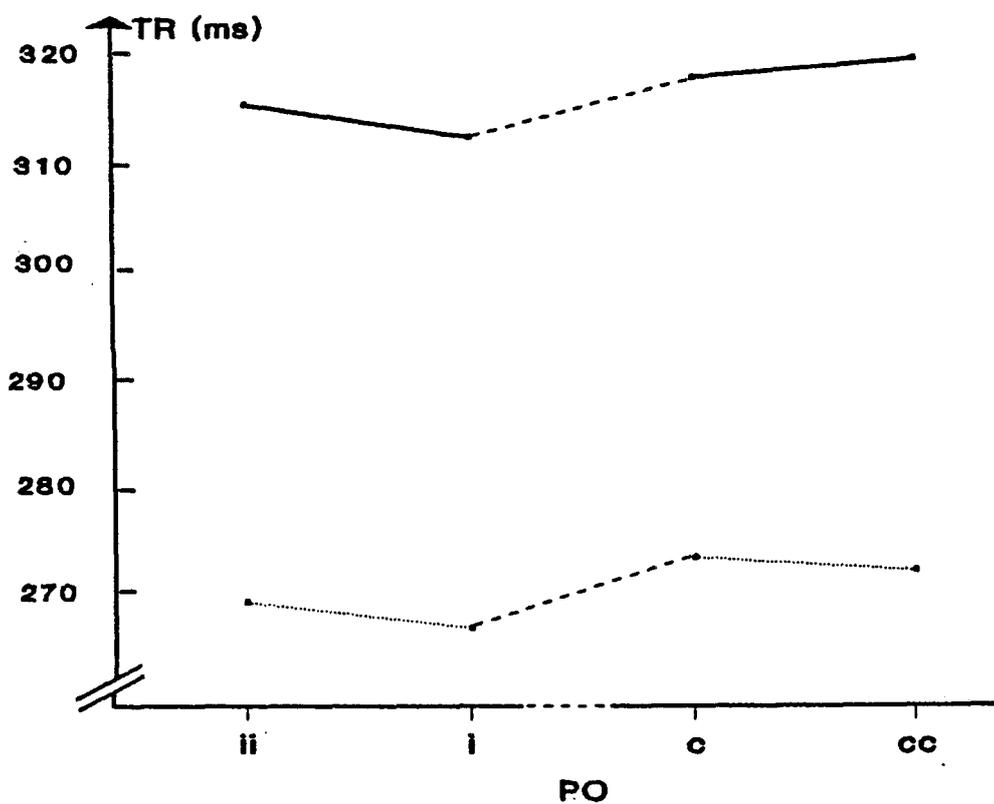
**Figure III.3 : TR en fonction de la Posture oculaire et des conditions expérimentales**



**Figure III.4 : TR en fonction de la posture oculaire et des conditions expérimentales (vision-obscurité)**



**Figure III.5 : TR en fonction de la Posture oculaire et de l'alternance interséance-interbloc**



### III.3.3.3 Effet des autres facteurs

#### \* Organisation temporelle

Le facteur Alternance a un effet significatif sur la performance globale ( $F_{1/24} = 4,35$ ;  $p < .05$ ). Ainsi, si on compare les deux situations (Figure III.5), en alternance interbloc, on observe une chute des TR qu'ils soient moyennés sur les 4 points ii, i, c et cc ou étudiés sur chacun des points.

Quant au contraste principal opposant le point i aux trois autres points, il est significatif dans les deux cas : il est de 5,1 ms ( $p < .01$ ) en alternance interséance et de 4,5 ms ( $p < .001$ ) en alternance interbloc et le passage d'un type d'alternance à l'autre n'a pas d'effet significatif sur sa valeur ( $F_{1/24} = 0,12$ ).

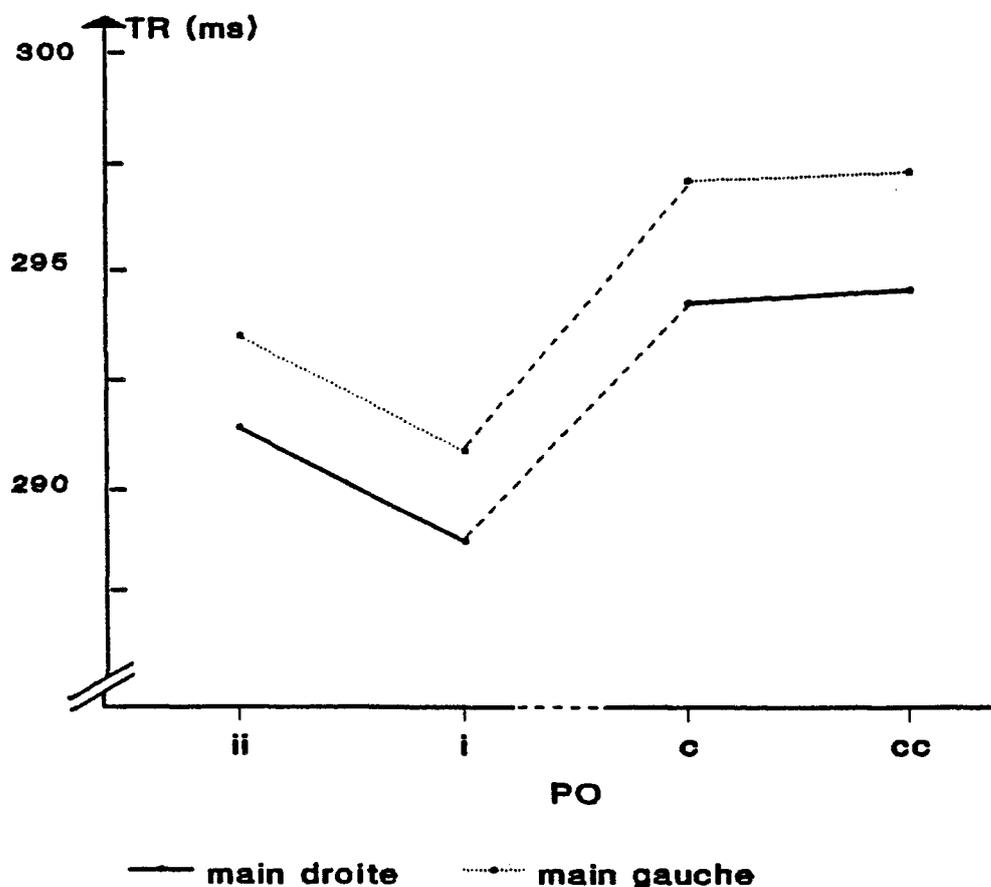
De plus, aucune analyse mettant en jeu le facteur Alternance n'est significative. Ce qui semble confirmer que le phénomène n'est pas dépendant du type d'organisation temporelle mis en jeu.

#### \* Côté stimulé et main de réponse

L'interaction P.C n'est pas significative ( $F_{3/72} = 2,12$ ). L'effet du facteur Posture oculaire ne dépend donc pas du côté stimulé. Par ailleurs, le facteur Côté stimulé n'a pas d'effet significatif sur la performance ( $F_{1/24} = 0,10$ ).

Le facteur Main de réponse a un effet significatif sur la performance ( $F_{1/24} = 6,21$ ;  $P < .03$ ) : le TR est plus court pour la main droite que pour la main gauche, ce que l'on pourrait attribuer au fait de n'avoir retenu que des sujets droitiers (Figure III.6). Plus intéressant, le profil des résultats s'apparente à celui observé dans les deux situations précédentes (expériences I et II), quelle que soit la main de réponse : le TR est plus court lorsque les sujets ont le regard orienté vers le point i (point de convergence spatiale), le phénomène étant observé mais de façon beaucoup plus faible pour le point ii (autre point de l'hémiespace source) (Tableau III.e). Dans l'analyse du facteur Main, on doit cependant tenir compte du critère de réponse retenu : seuls sont considérés comme valides les essais pour lesquels les deux appuis manuels sont synchrones (TR inférieur ou égal à 30 ms).

**Figure III.6 : TR en fonction de la Posture oculaire et de la main de réponse**



contrastes	Main droite		Main Gauche	
	F(1/24)	Seuil	F(1/24)	Seuil
i/ii	4,07	/	4,47	.05
c/cc	0,11	/	0,02	/
ii/c,cc	8,61	.01	11,09	.01
i/ii,c,cc	22,84	.001	29,66	.001

**TABLEAU III.e : Valeur du F et seuil associé à chaque contraste en fonction de la main de réponse**

\* facteur Bloc

- Bloc et organisation temporelle : le facteur Bloc (T6) a un effet sur la performance globale des sujets ( $F_{5/140} = 19,12$ ;  $p < .001$ ). On observe une diminution régulière du TR au cours de l'expérience (figure III.7). Ceci permet de conclure que la tâche fait l'objet d'un apprentissage, par ailleurs sans conséquence sur l'effet de la posture oculaire (interaction P.T non significative). Il est intéressant de noter que le contraste principal n'évolue pas au cours des blocs (interaction i, ii c cc.T non significative). Ce qui tend à prouver la stabilité du phénomène observé.

- Bloc et condition expérimentale : si on ne tient pas compte de l'organisation temporelle (facteurs B12 et T6) pour analyser l'effet du facteur Bloc (facteur Z6) en fonction des deux conditions expérimentales, nous retrouvons des résultats analogues (figure III.8). Le facteur Z6 est significatif ( $F_{5/120} = 12,62$ ;  $p < .001$ ) et la baisse du TR est retrouvée sur les six blocs de chacune des deux conditions.

#### III.4 Discussion

Cette nouvelle situation expérimentale nous a permis de retrouver le bénéfice de la convergence spatiale entre direction du regard et zone stimulée : la performance des sujets est améliorée lorsqu'ils ont les yeux orientés vers la source de stimulation. L'effet observé, bien que faible en valeur absolue (4,8 ms), semble donc robuste.

Mais, élément nouveau qui n'avait pas été observé dans les deux expériences précédentes (I et II), cette amélioration de performance est aussi enregistrée lorsque le regard est dirigé vers un autre point de l'hémiespace source, avec deux cas :

- En condition d'obscurité, le temps de réaction n'est pas significativement différent pour les deux points qui appartiennent au même hémiespace. On se trouve alors dans le cas d'une dichotomie Droite-Gauche induite par une activité d'ajustement postural.

- Dans la condition mettant en jeu les indices visuels, on observe une amélioration moins importante de la performance sur l'autre point de l'hémiespace source par rapport au point de convergence spatiale. Ceci traduit l'importance de l'activité d'ajustement postural dans l'intégration de la stimulation cutanée latéralisée.

Figure III.7 : Temps de réaction en fonction des blocs de passation

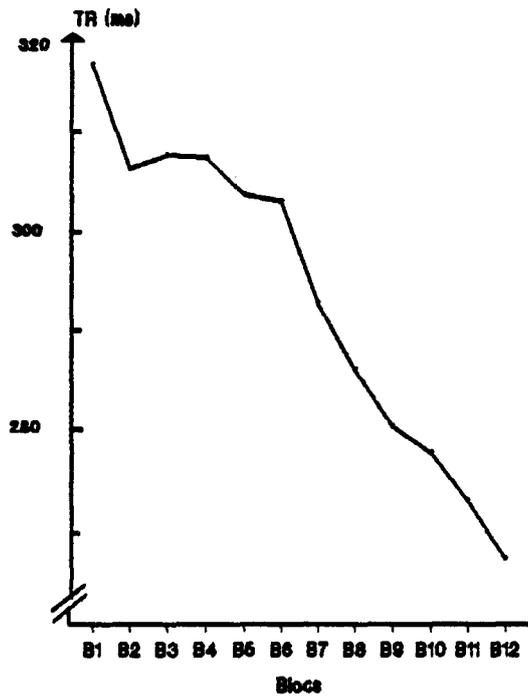
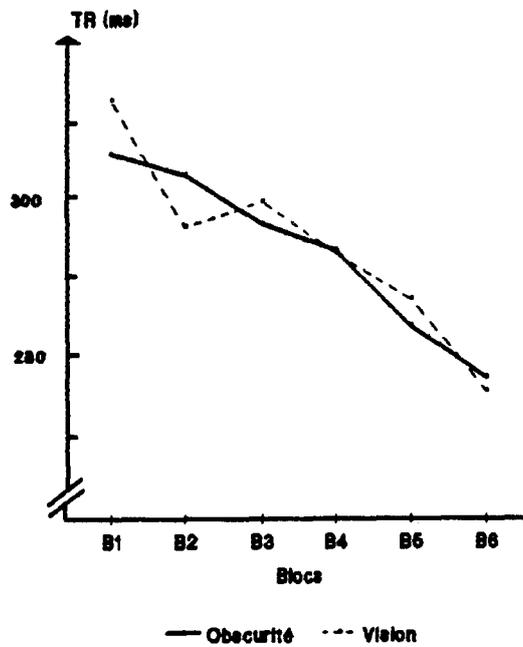


Figure III.8 : Temps de réaction en fonction des blocs de passation et des conditions vision-obscurité



Nous n'avons pas pour l'instant d'interprétation plausible de ce résultat d'autant que, dans tous les cas, les variations de la posture oculaire dans l'hémiespace contralatéral n'influencent pas l'intégration d'un stimulus cutané latéralisé.

Par ailleurs, la nouvelle organisation temporelle mise en jeu, à savoir l'alternance interbloc (changement de condition expérimentale à chaque bloc) n'a pas modifié l'effet de la posture oculaire. Le phénomène semble donc stable et ne pas dépendre de ce type de variable temporelle.

Enfin, le travail en groupes appareillés nous a permis de préciser le statut des indices visuels : ils semblent sans effet, que ce soit sur la performance globale des sujets, ou sur le contraste principal. La localisation de la zone stimulée dans l'espace visuel n'augmente pas le bénéfice induit par la compatibilité spatiale. Ce qui importe est bien d'avoir la posture oculaire requise indépendamment de toute information visuelle.

Notre hypothèse d'une localisation égocentrée de la stimulation cutanée semble donc confirmée. La perception d'une information tactile localisée, événement essentiellement corporel (Hasbroucq et Guiard, 1986; Hasbroucq, 1987),

- ne paraît pas intervenir dans un référentiel exocentré mettant en jeu des indices visuels,

- mais semble faire l'objet d'un repérage dans l'espace postural. Ainsi, l'activité oculomotrice, composante essentielle des ajustements posturaux, en induisant une modification de ce référentiel égocentré, influence la perception d'un tel stimulus.

- CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE -

La sphère cutanée fait l'objet d'un traitement privilégié au sein du référentiel égocentré (Paillard, 1980).

Tout ajustement postural définit, à un instant donné, l'organisation de ce référentiel. Aussi, n'est-il pas étonnant que ce type d'activité ait pour corollaire une modification de la perception d'un indice cutané repéré dans l'espace du corps.

La posture oculaire, avec ses deux composantes, les commandes motrices et les réafférences proprioceptives oculaires est un élément essentiel des ajustements posturaux et intervient dans la structuration du référentiel égocentré.

En clinique humaine, des observations rapportent une perturbation de ce référentiel dans différentes pathologies. Ainsi, Moidell et al. (1988) ont constaté, chez des enfants, un déplacement du plan médian de référence donné par la vision binoculaire en cas d'ablation d'un oeil. Ce déplacement, qui ne semble pas dépendre d'une période critique de plasticité des structures mises en jeu puisqu'on l'observe aussi chez des adultes, s'effectue vers l'oeil encore fonctionnel et peut atteindre 75% de la distance séparant ce dernier du plan sagittal. Dans de tels constats sont rarement distingués les effets liés aux indices visuels de ceux que l'on peut attribuer à l'activité oculomotrice. L'étude de Semmes et al. (1963) est sur ce point intéressante car ils ont observé, chez des patients traumatisés crâniens, que la désorientation dans l'espace somatocentré ne dépendait en aucune façon des indices visuels.

La nature (décharge corollaire, réafférences proprioceptives...) et le rôle précis d'un signal de position des yeux sont loin d'être élucidés. Jeannerod (1986), reprenant les observations de Brindley et Merton (1960), estime qu'un tel signal n'est pas "subjectivement" disponible : *"it is classically admitted that no position sense is subjectively available from the eye-ball"*. Mais, même si une telle sensibilité consciente est relativement pauvre, il n'en demeure pas moins qu'il existe un substrat de connexions qui permet au système nerveux d'intégrer des informations relatives aux mouvements oculaires et à la position du globe dans l'orbite (Jeannerod et Biguer, 1987). Les travaux récents de Peck (1986) sur l'existence d'un signal de position des yeux enregistré dans l'obscurité totale au niveau des collicules supérieurs ne sont qu'un des multiples témoins d'un tel processus.

Balliet et Nakayama (1978a) ont, quant à eux, mis en évidence un effet bien particulier de la posture oculaire sur la structuration du

référentiel égocentré. Ils ont entraîné leurs sujets à des mouvements de torsion des globes oculaires autour de l'axe visuel (Balliet et Nakayama, 1978b). Ces mouvements, que l'on pensait purement réflexes, peuvent en fait être effectués sous contrôle volontaire et atteindre 30° d'amplitude. Il sont de plus indépendants de toute stimulation visuelle ou vestibulaire.

Chez des sujets plongés dans l'obscurité, de tels mouvements de torsion volontaire s'accompagnent de perturbations du schéma corporel analogues à celles que l'on observe lors de la mise en jeu d'autres composantes posturales comme des rotations de la tête ou du corps, ce qui conduit les auteurs à émettre l'hypothèse de mécanismes neurophysiologiques communs. Une telle voie commune a par exemple été mise en évidence par l'enregistrement de signaux identiques, au niveau du nerf vestibulaire, lors de la stimulation des canaux semi-circulaires suite à un mouvement ou à un déplacement d'une scène visuelle (Henn *et al.*, 1974).

Même si l'existence d'une sensibilité consciente relative à la posture oculaire n'est pas évidente, le rôle de cette dernière dans la structuration de l'espace somatocentré apparaît donc essentiel.

Si une activité limitée aux seuls mouvements des yeux a une telle importance qu'en est-il de l'implication d'autres segments corporels comme la tête ou le tronc qui participent aux ajustements posturaux ?

Certes, le rapprochement entre nos données comportementales et celles de la neurophysiologie animale est difficile à établir. Mais des constatations comme celle d'une dynamique de la cartographie sensorimotrice au niveau colliculaire en fonction du type de référentiel mis en jeu (yeux, tête, tronc), pose le problème de leur éventuelle implication dans des tâches de localisation spatiale.

Est-ce que des ajustement ne se limitant pas aux mouvements oculaires, mais impliquant aussi la tête, voire le tronc, ne sont pas susceptibles de modifier la perception d'une stimulation cutanée localisée dans l'espace comme l'ont constaté Morais *et al.* (1980) dans le domaine auditif ?

C'est à ce problème de la gestion du référentiel égocentré par les ajustements posturaux, et aux éventuels effets sur la détection d'un indice cutané latéralisé qu'est consacrée la deuxième partie de ce mémoire.

**DEUXIEME PARTIE**

**STRUCTURATION DU REFERENTIEL EGOCENTRE  
PAR LES AJUSTEMENTS POSTURAUX**

## Introduction

Les données recueillies prouvent donc l'inefficacité des indices visuels tels que nous les avons utilisés. La vision de la zone de stimulation cutanée n'influence pas le bénéfice comportemental induit par l'orientation des yeux vers la zone stimulée. Nous en avons conclu que la perception d'un tel message cutané latéralisé interviendrait de façon privilégiée dans le cadre d'un référentiel égo-centré.

Nous avons supposé que les ajustements posturaux, au nombre desquels ceux de la posture oculaire, jouent un rôle déterminant dans l'organisation de ce référentiel spatial; ce qui expliquerait le bénéfice comportemental enregistré dans nos situations d'expérience.

Le but de la deuxième partie de ce mémoire est de mettre à l'épreuve cette hypothèse. Si l'on change l'organisation du référentiel égo-centré par modification de la position relative de certains segments corporels, comment va évoluer l'effet de la posture oculaire ?

Avant d'aborder la partie expérimentale, nous avons essayé de préciser la nature de ce référentiel.

Dans un premier temps, nous rapporterons brièvement les données témoignant de sa réalité. Il peut exister une atteinte spécifique des activités déployées au sein de l'espace centré sur le corps. Ces données comportementales, fournies par les études neuropsychologiques, sont à rapprocher des données neurophysiologiques impliquant des structures tant corticales, que sous-corticales comme substrats possibles.

Dans un second temps, nous verrons que l'élaboration d'un tel référentiel implique des processus plurimodalitaires. Toutefois, les informations mises en jeu n'ont pas toutes le même statut. Certaines (vestibulaires, proprioceptives) assurent une fonction de structuration de la référence corporelle. En contrôlant la position relative des différents segments corporels, elles permettent l'élaboration d'un schéma dynamique du corps. D'autres (visuelles et auditives) permettent l'investigation de l'organisation spatiale de l'environnement sur la base de cette référence. Les informations cutanées paraissent assumer les deux fonctions.

Enfin, l'ensemble des données actuellement disponibles tend à privilégier le rôle de certains ajustements posturaux dans l'organisation du référentiel égo-centré. Au nombre de ceux-ci, nous envisagerons les effets de manipulations de la posture oculaire et de la posture céphalique.

## 1 Réalité du référentiel égocentré

L'existence d'un espace d'action dont le référentiel est constitué par le corps lui-même n'est pas une pure construction de l'esprit. Des données tant neuropsychologiques que neurophysiologiques, dont certaines ont déjà été évoquées, confirment la réalité de ce référentiel somato-centré. Nous en citerons quelques autres qui nous semblent significatives.

### 1.1 Données neuropsychologiques

Certaines données cliniques peuvent être avancées à l'appui d'une distinction de différents espaces (Ladavas et Moscovitch, 1984), susceptibles eux-mêmes d'être subdivisés en sous-espaces d'action différents (Grüsser, 1982).

Ainsi, en étudiant 97 patients atteints de lésions cérébrales droites, Bisiach et al. (1986) ont observé que les phénomènes d'hémi-négligence ne se traduisaient pas par des déficits équivalents dans chacun des référentiels égocentré et exocentré. Ils ont enregistré un nombre beaucoup plus important de troubles lorsque les sujets se trouvaient confrontés à une tâche impliquant le référentiel exocentré, sans que soit systématiquement associée une atteinte de l'activité dans le référentiel somatocentré. Ce résultat est d'ailleurs à rapprocher des observations de Bisiach et Vallar (1988) et de celles de Ogden (1987) : les perturbations des activités déployées au sein de l'espace exocentré sont beaucoup plus fréquemment rencontrées en cas de lésions de l'hémisphère droit plutôt que du gauche.

Un autre élément distingue la nosographie des déficits dans chacun des types de référentiels. Les activités d'orientation dans l'espace égocentré sont systématiquement perturbées en cas de troubles moteurs, somato-sensoriels et visuels. Ce n'est pas le cas pour les activités dans l'espace exocentré (Bisiach et al., 1986).

Alors que la population sélectionnée par Bisiach et al. (1986) se caractérise par une lésion unilatérale de l'hémisphère cérébral droit, les 76 blessés de guerre étudiés par Semmes et al. (1963) présentent des lésions réparties sur chacun des hémisphères. Ils ont eu à réaliser deux types de tâches de pointage les unes impliquant le référentiel exocentré, les autres le référentiel somatocentré. Les résultats n'ont pas mis en évidence de perturbations plus graves d'un type d'activité plutôt que de l'autre. Les auteurs en ont conclu que, si l'orientation au sein de chaque référentiel exige des processus sans doute indépendants, elle doit aussi mettre en jeu des processus communs.

Un autre point de divergence existe avec les auteurs précédents. Bisiach *et al.* (1986) n'ont pas observé de relation entre le site lésé et le déficit dans un référentiel donné. Les conclusions de Semmes *et al.* (1963) sont plus nuancées. En effet, certains sites lésés (lésions antérieures de l'hémisphère cérébral gauche) touchent également les différentes activités spatiales effectuées par les sujets, comme le supposent Bisiach *et al.* (1986). Par contre, d'autres lésions semblent toucher spécifiquement les activités au sein d'un seul référentiel. Alors que les lésions postérieures (pariétal) de l'hémisphère cérébral droit perturbent les activités dans le référentiel exocentré, les lésions antérieures (frontal), notamment de l'hémisphère cérébral gauche, touchent le référentiel égocentré.

Les données obtenues en clinique humaine sont donc loin d'être claires. Dans une revue de questions récente, Denes (1989) met d'ailleurs en garde contre une tendance abusive de la neuropsychologie actuelle à interpréter les perturbations du schéma corporel comme premières. D'autres déficits peuvent en effet conduire à de telles désorientations spatiales. Aux problèmes méthodologiques posés par la conception de tâches spécifiques de tel ou tel référentiel, s'ajoute celui de la plasticité du système nerveux qui permet de pallier à certains déficits anatomo-fonctionnels.

De plus, la recherche des corrélats anatomo-fonctionnels n'est pas chose aisée. Les lésions sont fréquemment diffuses. Même si elles se trouvent limitées à un seul hémisphère, il est rare de pouvoir impliquer spécifiquement une structure comme l'autorisent plus aisément les expérimentations animales. En outre, la dichotomie hémisphère cérébral droit-hémisphère cérébral gauche, vu son peu de précision, est d'un intérêt limité dès lors que se pose le problème des corrélats neurophysiologiques.

## 1.2 Données neurophysiologiques

Selon Kalaska *et al.* (1988), "un aspect primordial du fonctionnement du cerveau a trait à la production de diverses représentations spatiales et à l'échange d'informations entre elles. Chacune de ces représentations neuronales fournit un cadre de coordonnées spatiales dont les axes sont basés sur certains types d'informations".

Le cerveau gère donc différents cadres de référence. L'un des problèmes est de savoir si chaque référentiel implique des structures spécifiques.

En d'autres termes, les déficits comportementaux observés dans un référentiel donné peuvent-ils être attribués à l'atteinte d'une structure cérébrale particulière ? Ainsi que nous venons de le voir, Semmes *et al.*

(1963) se sont demandés si les syndromes de désorientation dans les référentiels somatocentré et exocentré correspondent à l'altération d'un même processus ou si, au contraire, il faut envisager la perturbation de différents systèmes anatomo-fonctionnels.

Différents travaux ont développé l'hypothèse de structures de traitement distinctes pour chacun des référentiels. Bisiach et al. (1986) font même remarquer qu'au sein de ces structures, les neurones ont des caractéristiques fonctionnelles distinctes :

*"The wealth of data contributed by studies of single-cell activity in cortical and subcortical structures [...] has shown that "space representation" is a collective term for a series of specialized activities carried out by different areas of the brain and, within each area, by neurons having different functional characteristics."*

C'est au rôle de certaines structures sous-corticales et corticales dans la gestion de ces différents cadres de référence que nous allons maintenant nous intéresser.

### 1.2.1 Structures sous-corticales

Quel que soit le type de référentiel mis en jeu, le phénomène de localisation spatiale implique, dans la plupart des cas, un ajustement postural, comme la réaction d'orientation (Pavlov, 1910; Sokolov, 1963). Il semble donc légitime de supposer l'intervention, au niveau sous-cortical, des structures qui régissent ce type d'activités motrice. Tel semble être le cas du néostriatum pour les phénomènes de localisation égocentrée.

Borst et al. (1970) ont étudié l'effet, chez le rat, de lésions de la partie antérieure du noyau caudé sur le conditionnement de réponses alternées. Ils ont observé que l'apprentissage d'un labyrinthe est perturbé s'il implique une alternance droite-gauche. Si une telle alternance n'est pas requise, l'apprentissage n'est pas altéré. Cook et Kesner (1988) ont eux aussi étudié l'effet de telles lésions. Après intervention, chaque animal est confronté à deux tâches distinctes, l'une impliquant un repérage égocentré, l'autre un repérage extracorporel. La lésion expérimentale n'altère la performance des animaux qu'au cours du premier type de tâche.

Potegal (1982, cité par Cook et Kesner, 1988) travaillant aussi sur le rat a observé qu'en cas de lésion du noyau caudé, les animaux ont du mal à atteindre une cible dont la position est fixée en fonction du point de départ de l'animal. Ces résultats sont à rapprocher des observations du même auteur (1971) chez des patients atteints de la maladie de

Huntington et donc porteurs de lésions de la même structure. Ceux-ci éprouvent une difficulté à localiser correctement une cible qu'ils ont vue auparavant si on modifie leur posture.

Brouwers et al. (1984) ont enregistré, chez des patients atteints de la même maladie, des déficits au cours de tâches impliquant un référentiel égocentré, alors que l'orientation dans l'espace extra-personnel n'était pas perturbée. Il est intéressant de noter que des patients atteints de la maladie d'Alzheimer présentent un pattern de réponses inverse, ce qui tendrait à confirmer l'existence de substrats neurophysiologiques distincts pour chacun de ces référentiels; la nosographie de chacune de ces maladies est en effet bien distincte.

L'hippocampe interviendrait, lui, dans la localisation des informations référencées dans l'espace exocentré (O'Keefe et Nadel, 1978 cités par Stein, 1989) :

*"Cette idée vient du fait que ces cellules (hippocampiques) déchargent chaque fois que l'animal passe par un endroit précis d'une arène dans laquelle il se déplace librement indépendamment de la direction et de la vitesse de son déplacement."*

(Berthoz, 1991)

Parmi les autres structures sous-corticales intervenant dans l'intégration des informations spatiales, les collicules supérieurs ont un statut bien particulier. Ils assument en effet des fonctions très diverses. Ils interviennent dans le contrôle de la motricité des yeux, de la tête, voire du tronc (Kaas et Huerta, 1988), dans l'intégration d'un message concernant la position du globe oculaire dans l'orbite (message issu des propriocepteurs oculaires ou des commandes oculomotrices, Peck, 1986), dans l'intégration de messages plurimodalitaires (Meredith et Stein, 1986a; Stein et al., 1989). De plus, leur activité est régulée par des paramètres spatiaux (Meredith et Stein, 1986b) et temporels (Meredith et al., 1987).

Ventre et al. (1984) ont étudié, chez le chat, l'effet de lésions colliculaires unilatérales. Aux perturbations des mouvements oculaires compensatoires d'origine vestibulaire, enregistrées aussi en cas de lésions pariétales, s'ajoute une altération du comportement visuo-moteur. Pour ces auteurs, les effets observés ne peuvent s'expliquer sur la seule base d'une perturbation des informations d'origine vestibulaire. Il est nécessaire d'impliquer des mécanismes hiérarchiquement plus élevés, notamment ceux qui concernent l'édification d'un référentiel égocentré.

### 1.2.2 Structures corticales

#### \* Cortex frontal et pariétal

Les observations de Semmes et al. (1963) sur l'implication des cortex pariétal et frontal ont été retrouvées par Butters et Soeldner (1972). Chez des patients présentant une lésion pariétale droite, les déficits s'avèrent plus importants au cours de tâches requérant une gestion de l'espace exocentré, alors qu'une lésion frontale gauche, perturbe de façon beaucoup plus nette les activités dans l'espace somato-centré.

Pohl (1973, cité par Paillard, 1980) aboutit à des conclusions analogues chez le singe, en effectuant des lésions restreintes soit au cortex frontal, soit au pariétal. Les animaux ont auparavant été soumis à des apprentissages impliquant l'un ou l'autre des référentiels. Après lésions frontales, la performance au test impliquant le référentiel somatocentré est sélectivement altérée, alors que les lésions pariétales touchent les activités dans l'espace exocentré.

Mouncastle (1975) conclut lui aussi à un rôle déterminant du cortex pariétal postérieur dans la gestion de l'espace extra-corporel. Enregistrant l'activité de neurones au niveau de l'aire 7, au cours de mouvements de pointage chez le singe, il observe que la réponse de ce type cellulaire n'est pas modifiée si l'on change la position de l'animal par rapport à la cible (bien que l'activité d'extension du bras soit différente). Par contre, si on déplace la cible par rapport au singe, le neurone ne répond plus.

Les études chez l'animal, notamment celles de Rizzolatti et al. (1985) chez le singe, montrent qu'une analyse plus fine est possible et que chacune de ces aires corticales ne constitue pas une entité fonctionnelle homogène dans la gestion de l'espace.

Au niveau frontal, une lésion localisée de l'aire 6 entraîne une négligence non seulement de la moitié contralatérale du corps (espace somatocentré), mais aussi des événements survenant dans l'espace péri-personnel contralatéral; ces auteurs définissent ainsi une zone "located immediately around the body". Des déficits dans un espace plus distant du corps ("far personal space") sont observés en cas d'atteinte des champs oculomoteurs frontaux (aire 8). Ils se caractérisent essentiellement par une perturbation des mouvements d'exploration visuelle sans que la sphère somesthésique soit, à priori, touchée.

Les activités au sein de l'espace péripersonnel sont aussi perturbées en cas de lésions au niveau d'une zone bien précise du cortex pariétal postérieur, l'aire 7b. Les projections de cette dernière sur le frontal, au niveau de l'aire 6, permettent de mieux comprendre un tel

résultat. Selon Rizzolatti et al. (1985), le lobule pariétal inférieur (aires 7a et 7b) serait donc subdivisé en régions distinctes qui contrôleraient différents secteurs de l'espace.

Il faut noter que les travaux de Rizzolatti et al. n'ont pas pour objectif direct l'étude d'une dichotomie "référentiel somatocentré-référentiel exocentré". Les tâches qu'ils utilisent ne permettent pas d'inférences précises sur la stratégie de l'animal pour localiser les cibles dans un référentiel donné. Les résultats n'en gardent pas moins leur intérêt en démontrant une gestion "composite" de l'espace par le système nerveux : au sein d'un même référentiel, il est possible de distinguer différentes régions qui impliquent des zones corticales distinctes. Nous avons déjà présenté cette systématisation de Rizzolatti concernant le référentiel égocentré (cf première partie, paragraphe 2.1.3).

#### \* Cortex pariétal postérieur

Le rôle du cortex pariétal postérieur, que nous avons évoqué à la fois pour le référentiel extracorporel avec Mountcastle et al. (1975) mais aussi le référentiel somatocentré avec Rizzolatti et al. (1985), est difficile à cerner.

Stein (1989) a essayé de faire le bilan des connaissances acquises sur les connexions de cette région corticale. Elle reçoit des afférences visuelles, auditives, somesthésiques, motrices en provenance des yeux, du cou, des membres mais aussi motivationnelles issues du système limbique via le gyrus cingulaire. Les connexions avec les structures impliquées sont, pour la plupart, bidirectionnelles.

Compte-tenu de la diversité des informations intégrées, il est aisé de comprendre la richesse non seulement des tableaux cliniques rapportées en cas de lésions de cette zone chez l'homme, mais aussi des résultats des expérimentations animales. Selon Stein (1989), on peut regrouper l'ensemble des symptômes en trois catégories, qui correspondent toutes à une perturbation de la représentation de l'espace; ces symptômes se caractérisent en effet par des déficits de l'attention dirigée tant vers le corps propre du patient que vers les objets de l'environnement.

La première concerne les fonctions somatomotrices du lobule pariétal supérieur (aires 5 et 7 chez l'homme, aire 5 chez le singe). Les lésions de cette zone conduisent à des perturbations de deux types : les unes de la sphère cutanée, les autres de l'image du corps.

Dans le domaine tactile, on observe une incapacité des sujets à s'orienter vers une stimulation cutanée; si l'attention est "forcée" par quelque procédure que ce soit, vers la zone impliquée, le sujet perçoit

alors l'événement cutané. Un autre trouble est l'agnosie tactile, impossibilité de reconnaître un objet par le seul toucher.

En ce qui concerne l'image du corps, il peut y avoir soit une asomatognosie (hémignégligence d'un côté du corps, fréquemment observée à gauche en cas de lésions du pariétal postérieur droit), soit une amorphosynthèse, incapacité à intégrer chacune des sensations de position des différentes parties du corps (Denny-Brown et Banker, 1954). Ce symptôme est sans doute celui qui nous intéresse le plus. Il démontre que le maintien d'une image correcte du corps, ou morphosynthèse, ne peut se faire sans l'intégration du versant efférent (ensemble des commandes motrices toniques ou phasiques permettant le maintien d'une posture et les activités motrices dynamiques) et du versant afférent (ensemble des informations cutanées et proprioceptives en provenance des différentes parties du corps).

Cette perturbation du schéma corporel s'accompagne d'une atteinte des représentations spatiales égocentrées. Ce déficit peut revêtir différentes formes, qui témoignent toutes d'une hémignégligence contralatérale. Dans le domaine visuel, on observe une négligence des objets situés dans l'hémi-champ gauche, mais aussi de la partie gauche des objets, en cas de lésion du pariétal droit. Un phénomène analogue est observé dans le domaine tactile avec une absence d'exploration de la partie gauche des objets. De même, dans le domaine auditif, peuvent apparaître des défauts de localisation de stimulus latéralisés.

Le rôle du cortex pariétal postérieur dans les phénomènes de localisation se conçoit aisément si l'on tient compte des afférences de la voie rétino-colliculaire via le pulvinar et des connexions en provenance de l'aire 17. Il est intéressant de noter l'existence de projections du système d'identification (cortex occipital, cortex inféro-temporal) sur le cortex pariétal postérieur via le gyrus cingulaire, où elles convergent avec les afférences en provenance du système limbique.

La seconde catégorie de symptômes a trait aux fonctions visuo-motrices du lobe pariétal inférieur (notamment de l'aire 7a chez le singe, équivalent du gyrus supramarginal ou aire 40 chez l'homme). On observe notamment des apraxies visuelles, atteintes du contrôle oculomoteur volontaire sans que les mouvements oculaires réflexes et spontanés soient touchés (implication des FEF et des collicules supérieurs).

Enfin la troisième catégorie de symptômes résulte d'un défaut d'interaction entre les deux lobes pariétaux supérieur (somatomoteur) et inférieur (visuomoteur). Ils se traduisent par une altération des relations du corps avec l'extérieur et donc par une désorientation spatiale.

Malgré cette apparente diversité des observations, Stein (1989) considère qu'il n'est pas illusoire de voir dans le cortex pariétal postérieur une entité anatomique et fonctionnelle. Elle interviendrait,

non pas dans la planification et le guidage du mouvement, mais dans la gestion du référentiel spatial dans lequel le mouvement se situe.

#### \* Carte pariétale

Les informations sensorielles sont gérées par les aires primaires selon des cartes spécifiques (rétinotopie, somatotopie, crâniotopie...) avant d'être intégrées en une représentation unique de l'espace. Selon Stein (1989), il existerait au niveau du cortex pariétal postérieur une représentation stable, égocentrée et permanente de l'espace. Cette représentation ferait l'objet d'une mise à jour systématique en fonction des signaux de position des yeux, de la tête, du corps entier. Une autre caractéristique de cette représentation est l'absence de correspondance topographique stricte entre une zone de l'espace et une zone corticale. La représentation de l'espace serait en fait une propriété émergeant du fonctionnement de l'ensemble du cortex pariétal postérieur.

Les déficits d'orientation de l'attention traduisent une perturbation globale des capacités de gestion de l'espace. Contrairement aux lésions des cortex primaires, les lésions pariétales postérieures ne s'accompagnent jamais de l'apparition de scotomes localisés.

L'hypothèse d'une modification des représentations nerveuses de l'espace, en fonction des activités posturales, n'est pas une spécificité du cortex pariétal postérieur. Au niveau colliculaire, nous verrons que les cartes sensorielles et motrices sont aussi supposées évoluer avec les mouvements des yeux et de la tête (Roucoux et Crommelinck, 1987; Munoz et al., 1991).

Même si l'existence de supports différents pour chacun des référentiels mis en jeu n'est pas toujours clairement établie, les arguments comportementaux et neurophysiologiques ne laissent aucun doute quant à la réalité d'un référentiel centré sur le corps.

Il est certain que la gestion de l'espace ne peut être assurée par une structure unique. Elle doit faire l'objet d'une intégration fine tant au niveau cortical que sous-cortical. La plupart des structures que nous avons évoquées sont ou des structures motrices, ou des structures d'intégration sensorimotrice. Elles témoignent de l'importance de la motricité, notamment des ajustements posturaux, dans l'élaboration du référentiel égocentré.

## 2 Elaboration du référentiel égo-centré

### 2.1 Informations pertinentes

Quelles sont les informations qui concourent à l'élaboration de ce référentiel égo-centré ? Ont-elles toutes la même importance et le même statut ?

La définition, que nous avons déjà donnée, de ce référentiel spatial fournit un premier élément de réponse. Elle rejoint celle de Roll et Roll (1988) :

*"... body reference [...] results from the subject's knowledge of the respective positions of the mobile skeleton parts - namely eyes, head, trunk and lower limbs- which are closely linked and, depending on the postural and environmental constraints, engaged to a greater or lesser extent in the associated control of movement and stance."*

L'implication d'un système, quel qu'il soit, dans le contrôle des mouvements et de la posture est difficilement concevable sans une participation de différents canaux sensoriels (pour une revue voir les articles de Lackner, 1985; Lackner et Levine, 1979; Young, 1985). La gestion spatiale des informations au sein de l'espace égo-centré ne peut être que plurimodalitaire.

Toutefois, si l'orientation au sein de cet espace s'effectue sur la base d'une référence posturale, alors les informations issues de différentes modalités n'ont pas la même fonction.

Les indices visuels et auditifs permettent une mise en relation de l'environnement externe avec cette référence corporelle et, ultimement, une localisation des objets de l'environnement sur la base de cette référence.

Les indices proprioceptifs et vestibulaires jouent un rôle fondamental en assurant la structuration d'un schéma dynamique du corps. Cette configuration corporelle est la référence à partir de laquelle vont s'organiser toutes les activités déployées au sein du référentiel égo-centré.

Quant aux indices cutanés, ils apparaissent avoir une fonction particulière de structuration mais aussi de mise en relation.

Nous allons brièvement envisager la spécificité de chacune des sources d'informations. Il ne faut cependant pas oublier, qu'en parallèle avec cette appréhension plurimodalitaire, le système nerveux aurait des indices d'autre nature. Ainsi, des données récentes (Mittelstaedt, 1986

cité par Berthoz, 1991) prouveraient l'existence d'une estimation interne de l'axe longitudinal du corps : "le vecteur idiotropique".

#### *\* Informations visuelles et auditives*

Dans le cadre du référentiel égocentré, les informations visuelles et auditives assurent un repérage de l'environnement externe sur la base de la référence corporelle.

Mais quelle est la signification des ajustements posturaux induits par la seule modification de l'environnement visuel ? Qu'en est-il de cette "fonction proprioceptive" accordée par certains à la vision ? Nous avons vu que le déplacement d'une scène visuelle est capable d'induire des ajustements posturaux spécifiques voire une illusion de déplacement de tout ou partie du corps (cf première partie, paragraphe 1.2.3).

Toutefois, les informations visuelles n'ont pas, dans ce cas, la même fonction structurante que les informations proprioceptives ou vestibulaires. En effet, la vision permet au sujet de se rendre compte d'une éventuelle modification des relations entre son corps et l'environnement. Dans certains cas, si la configuration posturale n'est plus adaptée, il y a soit réajustement postural, soit réinterprétation de la situation de façon à aboutir à une représentation interne cohérente (illusion de mouvement).

Les informations visuelles sont donc capables d'induire une modification réelle ou illusoire de la configuration du corps à un instant donné. Mais, comme en témoigne l'apparition d'une activité motrice involontaire, cohérente avec l'illusion de mouvement, la vision ne fait qu'interagir avec les différentes sources d'informations qui structurent la référence corporelle.

Nous avons déjà amplement évoqué ces interactions de la vision avec d'autres modalités. Le guidage visuomoteur est un autre exemple éloquent d'une coopération, sinon nécessaire, tout au moins favorable entre modalités sensorielles distinctes pour la maîtrise de certains gestes et donc du schéma corporel.

#### *\* Informations vestibulaires*

Ainsi que nous le verrons plus loin avec le problème de la coordination oeil-tête, le système vestibulaire a un rôle déterminant dans la gestion des informations spatiales et dans la structuration de la référence corporelle.

Graybiel et Hupp (1946) ont mis en évidence, suite à une stimulation anormale du système vestibulaire, un phénomène analogue à celui que

l'on observe en cas de déplacement d'une scène visuelle, ou de vibration mécanique de certains muscles : un sujet immobile a la sensation d'une rotation de son corps et l'illusion d'un mouvement de même direction et vitesse d'une cible visuelle fixe. Comme dans le cas de l'illusion d'origine proprioceptive, un environnement visuel semble faire disparaître le phénomène, et il y a dissociation de l'amplitude et de la vitesse du déplacement perçu (l'amplitude évaluée par le sujet est moindre que ce que donnerait réellement la vitesse estimée par le même sujet).

Une telle observation s'explique aisément si l'on tient compte des fonctions du système vestibulaire. Ce système est avant tout un détecteur d'accélération angulaire (par les canaux semi-circulaires) et linéaire, notamment l'accélération de la gravité (par les otolithes). Il agit en synergie avec le système visuel qui renseigne sur la vitesse de déplacement.

L'activité de ce système dans la structuration de la référence égocentrée est cependant encore assez mal connue. Des données récentes (Berthoz, 1991) l'impliqueraient dans l'intégration d'un signal de vitesse grâce à un mécanisme de filtrage. De plus, le traitement cortical des informations vestibulaires permettrait le calcul des trajectoires de certains mouvements vers des cibles mémorisées.

Il est donc évident que, si l'élaboration du référentiel égocentré procède de mécanismes plurimodaux, les différentes sources d'informations n'ont pas la même fonction.

Ainsi que nous l'avons évoqué, la structuration de la référence corporelle est essentiellement le fait des indices vestibulaires et moteurs. Les premiers ont été évoqués à cause de leur importance dans certaines situations. Mais l'immobilité de la tête que nous imposons à nos sujets permet, sinon d'en éliminer, tout au moins d'en limiter les effets.

Dans les paragraphes qui suivent, nous aborderons d'abord le rôle structurant de la motricité active. Puis, nous évoquerons le cas particulier des informations cutanées dans la gestion du référentiel égocentré. En étant à l'interface entre le corps et l'environnement, elles en assurent la mise en relation. Les informations cutanées peuvent aussi jouer un rôle crucial dans l'organisation d'une référence adéquate en cas de désorientation spatiale. Enfin, nous envisagerons l'intervention de la sphère proprioceptive dans le codage de l'activité posturale et donc dans l'élaboration du référentiel égocentré.

## 2.2 Efférences motrices

Le rôle structurant de la motricité active a été largement confirmé par les études sur le jeune animal en développement. Les travaux de Held et Hein (1963) démontrent une inadaptation dans ses activités de placement ou d'exploration du jeune chaton qui a été privé d'un tel contrôle. Le déficit se traduit par une incapacité à gérer de façon cohérente les informations spatiales auxquelles l'animal est confronté.

L'élaboration du référentiel égocentré repose donc aussi sur l'exercice d'une activité motrice (Paillard, 1971). Celle-ci va intervenir à deux niveaux. Le premier concerne l'organisation de la référence égocentrée. Si, comme nous l'avons précisé, cette référence se définit comme la position relative des différents segments corporels, son adaptation aux conditions ambiantes exige des réajustements constants. Or, le passage d'une configuration posturale à l'autre implique une activité motrice dynamique, contrôlée par le sujet.

Cette indispensable adaptation de l'activité posturale aux conditions ambiantes a pour effet, non seulement une stabilisation anti-gravitaire mais aussi le développement de relations privilégiées avec l'environnement. C'est le deuxième niveau, dont le contrôle va être en partie assuré par la motricité. Les relations vont se traduire par des activités d'exploration et de préhension dans un espace centré sur le corps.

De plus, cette activité motrice, qu'elle soit statique et s'exprime dans le maintien d'une posture, ou dynamique et implique des changements d'attitude, va exercer un contrôle sur les afférences. Ce contrôle de la transmission dans les voies sensorielles et motrices est déterminante dans l'appréhension de l'espace, dans la mesure où il intervient, par exemple, au cours de tout mouvement y compris les mouvements d'exploration.

Parmi l'ensemble des informations susceptibles d'intervenir dans l'élaboration du référentiel égocentré, il en est une dont le statut est encore source de controverses. Les efférences motrices sont en effet supposées être à l'origine d'un sens de la position. Proposée à l'origine par Helmholtz, cette hypothèse s'est concrétisée par la recherche d'une information concomitante de l'ordre moteur et susceptible de modifier voire d'annuler toute activité afférente. Nous envisagerons, dans le cas de la motricité oculaire, quels peuvent être les effets d'une telle activité qu'elle ait pour nom décharge corollaire ou copie d'efférence.

## 2.3 Informations cutanées

### 2.3.1 Schéma superficiel cutané

Nous avons déjà évoqué le statut original des informations cutanées. Situées à l'interface entre le corps et son environnement, au niveau de "l'enveloppe corporelle", elles sont appelées à avoir un rôle différent des informations visuelles, proprioceptives, ou vestibulaires. Ainsi, Head et Holmes (1911/1912, cités par Denes, 1989) définissent un "schéma superficiel" comme le processus conscient de localisation du lieu de stimulation à la surface du corps. Ce "schéma superficiel" serait à distinguer d'un "schéma postural" responsable de la gestion des changements de posture. Ces auteurs ont d'ailleurs rapporté le cas d'un patient incapable de situer la position de sa propre main mais pointant correctement vers une zone de cette même main stimulée tactilement.

Cette distinction d'un "schéma superficiel" cutané et d'un "schéma postural" essentiellement proprioceptif est à rapprocher des hypothèses concernant le référentiel égocentré. L'élaboration de ce dernier résulterait de l'intégration de différentes cartes, spécifiques de chacune des modalités mises en jeu.

### 2.3.2 Expériences de désorientation spatiale

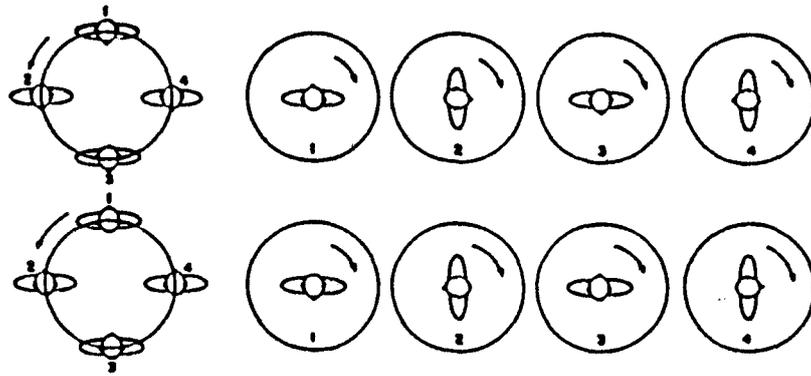
L'importance des informations somesthésiques, notamment tactiles, dans l'évaluation de l'orientation du corps a été mise en évidence par Lackner (1985) au cours d'expériences de désorientation spatiale.

En plaçant ses sujets dans des situations telles qu'ils se trouvaient incapables de se situer dans l'espace, il a observé qu'une simple stimulation portée à la surface d'une zone quelconque du corps suffit à fournir un cadre de références spatiales dans lequel les sujets s'orientent.

#### 2.3.2.1 Mise en évidence

Ces observations, recueillies de façon incidente au cours de l'étude des otolithes, ont ensuite été éprouvées durant les phases d'apesanteur de vols paraboliques.

La technique consiste à faire tourner sur lui-même un sujet en position allongée (technique du Z-A.R.R. : "Z-Axis Recumbent Rotation", littéralement "rotation en position couchée selon l'axe Z", cf Figure A). Les auteurs voulaient tester l'hypothèse selon laquelle, une fois la vitesse de rotation stabilisée (plus de réponse des canaux semi circulaires qui sont des récepteurs à l'accélération), le sens de



Sensation de mouvement orbital induite par  
une rotation du sujet sur lui-même

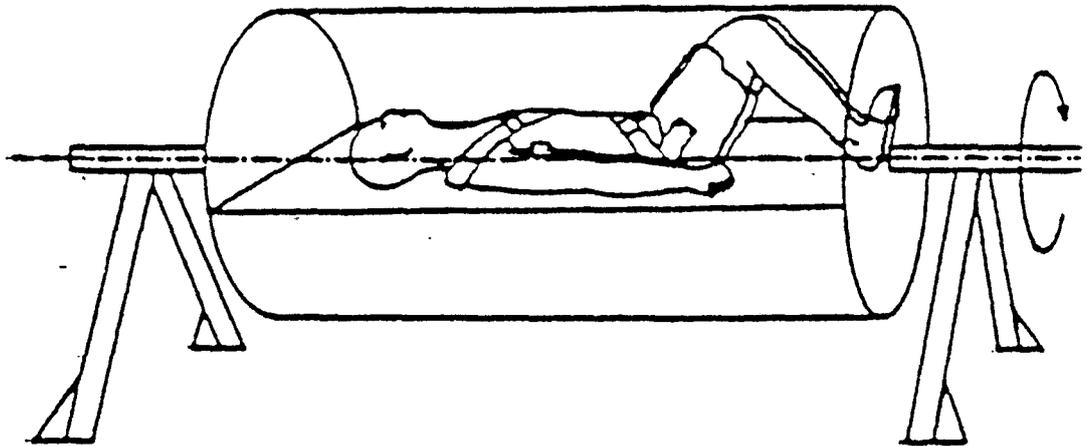


FIGURE A : dispositif utilisé par Lackner (1985)

l'orientation et le pattern des mouvements oculaires résulteraient de l'activité des seuls otolithes.

Or, si pour de faibles vitesses de rotation (inférieures à 60°/s) les sujets évaluent correctement le sens du mouvement, pour des vitesses plus élevées leur réponse est erronée. De plus, pour ces vitesses, le toucher et la pression exercées à la surface du corps apparaissent plus importants dans l'appréciation de l'orientation du corps que les stimulations vestibulaires.

A partir d'une vitesse stabilisée de l'ordre de 10 à 12 rotations par minute, le sujet n'a plus qu'une sensation de mouvement orbital. La rotation selon l'axe du corps disparaît et les sujets rapportent l'impression d'être toujours orientés dans la même direction, soit vers le haut, soit vers le bas (cf Figure A).

Cette sensation est en fait dépendante des stimulations exercées à la surface du corps par le dispositif de contention. Ainsi, en modifiant les pressions exercées par celui-ci, il est possible d'induire différentes illusions d'orientation. Une pression sur la plante des pieds donne au sujet l'impression d'être debout, une pression sur le sommet du crâne, l'impression d'être la tête en bas.

L'élément le plus intéressant est la perte de tout sens d'orientation qui survient lorsque, en cours de rotation, on demande au sujet de modifier le pattern de stimulations cutanées exercées par le dispositif de contention à la surface de son corps. Ainsi, la sensation d'une orientation donnée ne sera pas immédiatement remplacée par une autre. Il va apparaître une phase transitoire au cours de laquelle le sujet sera incapable de se situer dans l'espace.

C'est précisément cette phase de désorientation spatiale que Lackner et Graybiel (1979) ont étudié au cours des phases de microgravité des vols paraboliques.

#### 2.3.2.2 Désorientation spatiale

Si effectivement, l'illusion d'une rotation parabolique rapportée par les sujets est dépendante des stimulations cutanées et de pression exercées par le dispositif de contention, il devrait être possible, en les éliminant, d'annuler cette illusion.

C'est ce qu'ont observé Lackner et Graybiel (1979) au cours de vols paraboliques. Cette technique, outre les périodes d'hyper- et d'hypo-gravité, permet d'annuler pendant de courtes phases, l'influence de la gravité. Dans cette situation où toute sensation pondérale est absente, le dispositif de contention n'exerce plus d'effets sur le sujet.

Il en résulte une disparition de la sensation de mouvement orbital classiquement observée. Ce phénomène s'accompagne d'une perte du sens de

l'orientation; seule est gardée une image cohérente du corps c'est à dire de la position relative des différents segments corporels.

Si, on demande alors au sujet d'exercer une pression soutenue, avec une partie quelconque du corps, sur le dispositif de contention, il récupère une sensation d'orientation qui est fonction de la partie du corps stimulée. Comme en état de gravité normale où sont enregistrées des illusions de mouvements orbitaux, la mobilisation de la voûte plantaire induit une sensation de station debout, une pression exercée au sommet du crâne donne au sujet l'illusion d'être la tête en bas.

Dès que le champ de gravité est rétabli, les sujets récupèrent une sensation de mouvement orbital.

Ces observations démontrent donc, dans des conditions extrêmes où toute référence spatiale est abolie, la possibilité d'une structuration du référentiel égocentré sur la seule base d'indices cutanés. Même si elle est en désaccord avec les véritables conditions ambiantes, les sujets vont alors réorganiser l'ensemble de l'espace en fonction de cette nouvelle référence corporelle.

Il faut toutefois souligner que, parfois, les informations cutanées se combinent avec les efférences motrices et les afférences proprioceptives pour permettre un nouveau cadre spatial. Ainsi lors d'un appui maintenu de la voûte plantaire contre le dispositif de contention, les sujets mobilisent tout ou partie de la musculature des membres inférieurs. Ils modifient ainsi l'activité afférente non seulement cutanée mais aussi proprioceptive suite à l'ordre moteur.

Dans des conditions différentes, Lackner et Levine (1979) ont confirmé le rôle structurant des informations cutanées. Les illusions de mouvement, de l'ensemble du corps ou d'un segment corporel, induits par vibration mécanique des muscles peuvent être modifiées par les indices tactiles en provenance de "l'enveloppe corporelle". Au cours de l'illusion de rotation du corps induite par la vibration d'un muscle postural comme le soléaire, le point de rotation sera localisé en des endroits différents en fonction des pressions exercées par le dispositif de contention (basculement du corps vers l'avant au niveau des chevilles, ou au niveau des hanches...).

En synergie avec les informations cutanées afférentes issues de "l'enveloppe corporelle", les afférences proprioceptives, issues des récepteurs musculaires, tendineux et articulaires, semblent donc aussi jouer un rôle dans la structuration du référentiel égocentré. Les expériences de vibration musculaire constituent un modèle expérimental de choix pour tester cette hypothèse.

## 2.4 Informations proprioceptives

Si, comme nous l'avons évoqué, les commandes motrices sont supposées être à l'origine d'un sens de la position, d'autres hypothèses, développées notamment par Sherrington, mettent l'accent sur le versant afférent. Les informations proprioceptives joueraient, selon ce modèle, un rôle crucial dans le codage de l'activité posturale.

Les informations proprioceptives ont la particularité de pouvoir lever l'ambiguïté concernant la position et l'éventuel déplacement du corps dans l'espace. Si un sujet immobile est entouré par une scène visuelle en déplacement à vitesse constante, la sensation peut être ou bien un mouvement de la scène visuelle autour du corps immobile (référence exocentrée), ou bien un mouvement propre du corps dans l'espace (référence exocentrée, Berthoz, 1991).

Les informations d'origine vestibulaire sont, dans ce cas précis, inefficaces pour lever l'ambiguïté. Seuls les indices proprioceptifs, en synergie avec les efférences motrices et les afférences cutanées seront à même de fournir un cadre cohérent de références spatiales et de situer le corps dans cet espace.

Ces dernières années, des arguments décisifs, en faveur d'une contribution prépondérante de la proprioception musculaire au contrôle de l'activité posturale, ont été accumulés grâce à la technique de vibration des muscles et des tendons.

### 2.4.1 Historique et principe

Les premières expériences de vibration mécanique d'un muscle ou de ses tendons ont été réalisées afin de démontrer le rôle des informations proprioceptives dans le contrôle de la motricité et de l'activité posturale.

En effet, l'existence d'un sens de la position a donné lieu à deux courants explicatifs auxquels nous avons déjà fait allusion. Le premier accorde un rôle majeur aux commandes motrices. Cette théorie de "l'outflow" suppose que toute activité efférente s'accompagne d'une "sensation d'innervation". Si, depuis sa formulation initiale par Helmholtz (1867), elle a reçu des confirmations tant expérimentales que cliniques, elle ne permet cependant pas d'expliquer toutes les observations.

En réaction à cette hypothèse, Sherrington (1900 cité par Matthews, 1982) met l'accent sur les afférences musculaires. Pour lui, le sens de la position concerne non seulement la posture, les mouvements actifs, la résistance aux déplacements, mais aussi des mouvements

passifs. Comment expliquer dans ce dernier cas l'existence d'une sensation en l'absence d'ordre moteur ?

Jusque vers 1970, les récepteurs articulaires étaient supposés les seuls capables de fournir une sensation de position et de mouvement. Les étirements des tendons au cours d'interventions chirurgicales chez l'homme, ne permettaient pas toujours de conclure de façon univoque à l'existence d'une sensation musculaire. Les effets observés pouvaient, dans certains cas, être localisés au niveau de l'incision ou du tendon sans nécessairement impliquer la masse musculaire.

Une technique moins invasive a permis de multiplier les investigations expérimentales. La vibration mécanique du tendon ou du muscle lui-même induit une volée afférente proprioceptive analogue à celle qui accompagne l'étirement du muscle. Elle active de façon préférentielle les terminaisons primaires des fuseaux neuromusculaires.

Une étude systématique des réponses de différentes fibres a été réalisée par Roll et Vedel (1982), Roll et al. (1989). Au-delà d'une certaine valeur de la fréquence de vibration, une chute du taux d'activité se manifeste par une réponse soit sub-harmonique, soit au hasard. Les fibres se différencient essentiellement sur les valeurs seuils et la gamme de fréquence de vibration auxquelles elles répondent.

En ce qui concerne les fibres Ib, 30% des fibres étudiées par les auteurs n'ont pas répondu. Pour les autres, on observe une réponse optimale jusqu'à 10 Hz et plus d'activité au-delà de 50 Hz. C'est au-delà de 60 Hz que les fibres de type II ne fournissent plus de réponse.

Toutes les fibres Ia étudiées présentent une réponse optimale (fréquence de réponse en harmonie avec la fréquence de vibration) entre 80 et 100 Hz, parfois plus. Au-delà de 180 à 200Hz, elles ne répondent plus. Elles s'avèrent être les plus réceptives à une vibration mécanique percutanée du tendon.

Il ne faut donc pas oublier que si cette technique peut être utilisée pour induire une importante activité afférente Ia, elle s'accompagne aussi du recrutement d'autres terminaisons, voire de récepteurs cutanés.

Les réponses des fibres sont donc proportionnelles, dans certaines limites, à la fréquence de vibration. Les effets comportementaux de cette technique évoluent aussi avec la fréquence ainsi que l'amplitude du stimulus vibratoire (Biguer et al., 1988). Cet élément est un argument de plus confirmant que la technique permet d'évoquer artificiellement des messages nerveux proprioceptifs comparables à ceux liés à la réalisation d'un mouvement réel (Matthews, 1982 ; Roll et Roll, 1987).

Ainsi, l'étude des conséquences comportementales a fourni des éléments décisifs sur le rôle de la proprioception musculaire quant au

sens de la position. Bonnet et al. (1973) en vibrant le tendon d'Achille, Goodwin et al. (1972) en vibrant le biceps et le triceps brachial, Eklund (1972) en vibrant le quadriceps sont parmi les premiers à mettre en évidence que les afférences proprioceptives suffisent, en l'absence de toute commande motrice volontaire, à fournir une indication sur la position du membre dont l'un des muscles est stimulé. Que le déplacement soit réel sous l'influence du TVR (Tonic Vibration Reflex, activité réflexe de contraction du muscle vibré) ou illusoire (illusion d'étirement du muscle vibré si l'on empêche l'expression normale du TVR), les sujets sont capables d'indiquer la position du membre dont l'un des muscles est stimulé.

Par la suite, cette technique a été largement utilisée pour analyser le rôle de ces informations proprioceptives dans la structuration du référentiel corporel. En recrutant tel groupe musculaire sans intervention des commandes volontaires, elle permet de préciser sa participation, voire celle du segment corporel dont il contrôle la mobilité, dans la répartition de l'activité tonique ou dans les ajustements posturaux. Avant d'aborder le rôle spécifique de l'oculomotricité, nous rappellerons brièvement les résultats obtenus au moyen de cette technique.

#### 2.4.2 Résultats expérimentaux

Les illusions de mouvement, faisant suite à un blocage de l'expression normale du TVR, ont été très tôt rapportées. L'étude systématique de leurs répercussions comportementales est plus récente.

Tous les travaux mettent en évidence une importance des informations proprioceptives dans la structuration du référentiel égocentré qui se traduit par une réorganisation du schéma corporel en l'absence de tout mouvement. Le phénomène s'installe en quelques secondes : le sujet réinterprète la sensation qu'il a de la position relative de ses différents segments corporels, de façon à la rendre cohérente avec les informations proprioceptives. Dans certaines situations, il en résulte une sensation de position aberrante.

Craske (1977) a induit de telles positions anatomiquement impossibles chez ses sujets. Exploitant la plus grande sensibilité à la vibration du muscle en extension, il a systématiquement placé, de façon passive, le poignet de ses sujets en extension maximale, tandis que le muscle extenseur de l'articulation était "vibré". Les sujets ont alors décrit leur main dans une position dépassant les limites de l'amplitude du mouvement articulaire. Le même phénomène a été enregistré pour le coude, en cas de vibration du biceps et du triceps en extension maximale. Dans tous les cas, la sensation se traduit par un inconfort du sujet qui

essaie d'interpréter la situation de façon cohérente. Il en résulte des sensations, non douloureuses (sic), de bras sur le point de se briser, d'articulations retournées, de membres dans des positions impossibles. Il semble que le sens de position combine des informations d'origine à la fois articulaire et musculaire. Les limites de la position ressentie sont distinctes des limites liées aux contraintes purement articulaires. Dans de telles situations, les informations proprioceptives prédominent pour structurer le référentiel postural.

L'influence des conditions posturales a été étudiée de façon systématique par Lackner (1988). Il mentionne que les caractéristiques, notamment la direction de l'illusion de mouvement induite par la vibration mécanique d'un groupe musculaire, sont dépendantes des contraintes posturales. Ainsi, une vibration bilatérale des tendons d'Achille induira une sensation de basculement vers l'avant en cas de maintien au niveau des épaules, de relèvement vers l'arrière en cas de fixation de la tête qui se trouve alors être le centre de rotation de l'illusion. Ces observations rejoignent celles effectuées par le même auteur avec la technique du "Z-Axis Recumbant Rotation".

En effet, outre l'état de contraction ou de relaxation musculaires (Craske, 1977), d'autres stimulations somesthésiques, notamment cutanées sont déterminantes dans l'intégration d'une représentation spatiale cohérente du corps. L'analyse des conditions posturales nécessite donc de tenir compte, non seulement, des informations proprioceptives (musculaires, tendineuses, articulaires), mais aussi des informations cutanées dans la mesure où ce sont elles qui établissent le contact ultime avec le support postural mais aussi entre les différentes parties mobiles du corps.

En vibrant soit le biceps, soit le triceps, Lackner (1988) a obtenu des interprétations aberrantes du référentiel postural, analogues à celles rapportées par Craske (1977), sans que cette fois un sentiment d'inconfort y soit associé. Du nez qui s'étire (lorsque le sujet y pose la main et que le biceps est vibré), à la main qui pénètre dans le crâne (si, dans la même situation, on vibre le triceps), en passant par une extension du cou ou du torse, les sujets essaient de réorganiser de la façon la plus cohérente possible un image de leur corps en fonction des informations proprioceptives.

Dans les expériences de Craske (1977), comme dans celles de Lackner (1988), les effets proprioceptifs l'emportent donc sur une représentation plausible du schéma corporel. Cette plasticité de la représentation du référentiel postural pose le problème de son codage neuronique, notamment de l'existence de certaines cartes corticales mais aussi sous-corticales reflétant son organisation spatiale.

Outre les conditions posturales (il faut aussi tenir compte du système vestibulaire), d'autres indices jouent un rôle déterminant dans les phénomènes observés.

La manipulation des paramètres de stimulation peut conduire à des sensations distinctes. Ainsi, amplitude et fréquence de vibration modifient non seulement l'amplitude de l'illusion de mouvement, mais aussi sa vitesse (Biguer et al., 1988; Clark et al., 1979; Matthews, 1982; Roll et al., 1989; Roll et Roll, 1987a; Roll et Vedel, 1982). La durée de la stimulation est à l'origine d'un phénomène étonnant. A partir d'une certaine valeur, il y a sensation de mouvement sans illusion de déplacement du segment dont un des muscles est vibré (Biguer et al., 1988; Jones, 1988; Lackner, 1978, 1985, 1988; Matthews, 1982; McCloskey, 1973).

La vision du membre stimulé ou la présence d'un environnement visuel structuré peut modifier, atténuer voire faire totalement disparaître les illusions kinesthésiques obtenues par vibration (Lackner et Taublieb, 1984). Des répercussions sur l'activité oculomotrice ont été systématiquement observées lorsque le sujet est dans l'obscurité totale; la fixation de l'avant-bras, en cas de vibration du biceps, s'accompagne de mouvements oculaires dans le sens du mouvement ressenti (Lackner et Levine, 1979; Levine et Lackner, 1979).

Cette interactivité d'origine proprioceptive entre le bras et les yeux (illusion oculobrachiale, Lackner et Levine, 1978) illustre l'importance de chacun des segments corporels, yeux, tête, membres dans l'élaboration d'une référence égocentrée. Aussi, après une approche globale de ce problème au cours de laquelle nous avons envisagé l'ensemble des informations en jeu, nous aborderons le problème spécifique de l'oculomotricité.

Souvent sous-estimée, la fonction posturale de la sphère oculomotrice, dont l'importance est capitale, fait aujourd'hui l'objet d'un intérêt renouvelé.

### 3 Cas de la posture oculaire

Les données expérimentales, obtenues chez le sujet sain mais aussi chez des patients atteints de troubles oculomoteurs confirment le rôle prépondérant de la posture oculaire dans la structuration du référentiel égocentré.

La contribution des informations efférentes aussi bien qu'afférentes ne semble pas devoir être remise en cause, mais leur influence respective est loin d'être élucidée. Ainsi, elles interviendraient toutes deux dans l'élaboration d'un signal de position de l'oeil dans l'orbite. En effet, bien que Brindley et Merton (1960) aient conclu

à l'absence d'une sensation consciente de position des yeux, un tel signal extrarétinien (n'impliquant aucune information visuelle) est cependant pris en compte par le système nerveux.

Les données qui suivent illustrent cette réorganisation des informations spatiales chez des sujets dont la motricité ou la proprioception oculaires sont perturbées.

### 3.1 Commande oculomotrice

Chacun peut se rendre compte d'une instabilité du monde externe en cas de déviation passive du globe oculaire. Cette observation de Helmholtz (1867) illustre l'importance de la commande motrice. En son absence, le système nerveux interprète le déplacement de la projection de l'environnement sur la rétine comme un déplacement réel de l'environnement. La perturbation de l'appréciation des relations spatiales apparaît liée à l'absence d'une copie de l'ordre moteur. Cette copie d'efférence (Von Holst 1954) permettrait, entre autres, de distinguer mouvement actif et mouvement passif. Sa fonction est de supprimer les effets perceptifs induits spécifiquement par la commande motrice afin de garder intacts les messages issus de la périphérie :

*"It functions specifically to cancel reafferent signals; it may or may not influence perception. An efference copy does not simply suppress afferent transmission; its function is to preserve exafference while canceling the contraction-evoked reafference."* (McCloskey, 1981).

Dans le cas des mouvements oculaires, elle inhibe l'illusion de déplacement de l'environnement.

La notion de copie d'efférence, qui est selon McCloskey (1981) "a special type of internal command collateral", est à distinguer de celle de décharge corollaire. A la différence de la copie d'efférence qui préserve les exafférences, la décharge corollaire est censée modifier les messages issus de la périphérie :

*"the term corollary discharges should be reserved for those internal consequences of motor commands that affect sensations, either by central modification of the processing of sensory signals generated peripherally or by their own independant actions. When corollary discharges act in their own right independently of incoming sensory signals, to evoke sensations, the sensations are "sensations of innervation"."*

(McCloskey, 1981)

Ces termes sont toutefois souvent utilisés de façon interchangeable (cf l'introduction de l'article de Stark et Bridgeman, 1983).

D'autres effets de la commande motrice sur l'activité perceptive ont été rapportés. Nous ne retiendrons que ceux qui témoignent d'une modification des référentiels spatiaux. Brindley et Merton (1960) ont utilisé un blocage mécanique des yeux d'un sujet qui avait pour consigne de dévier le regard. Dans ces conditions, celui-ci a observé un déplacement des objets externes dans la direction de la tentative de mouvement. Cette illusion de déplacement du champ visuel a aussi été rapportée lors d'une tentative de mobilisation des globes oculaires partiellement paralysés (Brindley et al., 1976).

Une curarisation submaximale de l'ensemble des muscles du sujet, a d'ailleurs été utilisée par Martin et al. (1982) afin d'évaluer l'importance des informations d'origine extrarétinienne concernant la position des yeux. Ces auteurs ont observé une erreur systématique, pouvant aller jusqu'à plus de 20 degrés, dans l'appréciation des plans sagittal et horizontal du regard. L'erreur dépend de l'angle de déviation de l'oeil par rapport à la tête sans que la position de la tête par rapport au corps ait d'influence marquée. Ainsi, bien que l'évaluation tant de la verticale que de l'horizontale implique des informations sur la position des yeux par rapport à la tête et de la tête par rapport au corps, la paralysie partielle semble n'avoir perturbé que le sens de la position de l'oeil dans l'orbite.

Ces expériences confirment l'importance de l'information efférente pour le signal de position des yeux. Toutefois, l'intervention des afférences proprioceptives ne peut être totalement exclue, le curare agissant aussi sur l'innervation des fibres fusimotrices.

### 3.2 Proprioception oculaire

L'étude de la proprioception oculaire a donné lieu à des résultats parfois contradictoires.

Brindley et Merton (1960) ont effectué différentes observations qui les ont conduits à conclure à une absence du sens de la position au niveau de l'oeil ("the eye has no position sense"). Ainsi, le sujet n'a conscience ni de la direction, ni même de la déviation passive de l'un de ses yeux qui est masqué. De plus la déviation d'un oeil n'induit aucun mouvement réflexe de l'autre, résultat retrouvé par Gauthier et al. (1990b). Enfin, même la mobilisation passive simultanée de chaque globe oculaire, dans la même direction, ne fournit le moindre indice au sujet de la manoeuvre en cours. Skavenski (1972, cité par Roll et Roll, 1987) a, au contraire, souligné l'importance des afférences issues des fuseaux neuro-musculaires et des tendons dans la perception consciente de la position oculaire.

Quoi qu'il en soit, les afférences proprioceptives semblent en partie expliquer le rôle de la posture oculaire dans la gestion des informations spatiales et plus spécifiquement dans la structuration du référentiel égocentré.

Ainsi, en manipulant la proprioception oculaire Gauthier et al. (1990a, 1990b) ont observé un effet sur la localisation d'une cible visuelle dans l'obscurité. Travaillant en vision monoculaire, les sujets ont leur oeil masqué passivement dévié (cet oeil est muni d'une lentille de contact dont la position est contrôlée par l'expérimentateur). Tête fixée dans le plan médian, ils exécutent deux tâches dans l'obscurité totale.

La première consiste en un pointage manuel vers une cible excentrée pendant que l'oeil masqué est passivement dévié de 30 degrés soit vers la droite, soit vers la gauche. Les auteurs enregistrent une erreur systématique de pointage dans le sens de la déviation oculaire.

Au cours de la seconde tâche, les sujets doivent estimer, soit verbalement, soit par un pointage manuel, le moment auquel une cible mobile, partant d'un point périphérique, franchit le plan sagittal. Le recours à un deuxième système de réponse a pour but d'évaluer si le phénomène observé au cours de la première tâche n'est pas lié à un effet des commandes oculomotrices sur la motricité de la main. Dans les mêmes conditions de mobilisation passive que précédemment, les sujets localisent le plan médian comme déplacé dans le sens de la déviation de l'oeil mobilisé. Les résultats ne sont pas liés au système de réponse adopté.

Selon les auteurs, ces erreurs systématiques résulteraient d'une modification des informations proprioceptives extraoculaires. Ce résultat est d'autant plus intéressant qu'il montre que la fixation d'un oeil dans une direction donnée a un effet sur l'évaluation de la position d'un indice essentiel dans la structuration du référentiel égocentré, le plan médian. Cette observation est à rapprocher de celle de Jeannerod et Biguer (1989). Ces auteurs ont observé que, lors de la fixation d'une cible visuelle située à gauche ou à droite du plan sagittal, les pointages indiquant la position de la référence égocentrique étaient systématiquement déviés, cette fois, du côté opposé à la cible.

Si dans chacune des expériences de Jeannerod et Biguer (1989) et de Gauthier et al. (1990b), les sujets doivent repérer le plan médian par un pointage manuel dans l'obscurité, les conditions expérimentales, notamment oculomotrices sont loin d'être identiques. Gauthier et al. (1990b) imposent une déviation passive à l'un des yeux qui est masqué, la tâche étant réalisée en vision monoculaire. Ils induisent donc, pour l'oeil dévié, une discordance entre les commandes oculomotrices et les messages afférents; alors que le sujet contrôle avec un oeil le déplacement de la cible, on impose artificiellement une déviation à l'autre oeil (à moins d'être atteint d'un strabisme prononcé de 30 degrés, cette

situation ne semble pas reproduire les conditions oculomotrices courantes). Jeannerod et Biguer (1989) étudient eux aussi l'effet d'une déviation, mais cette fois binoculaire et volontaire. Faut-il voir dans cette différence l'origine de résultats quasi opposés ? D'autres éléments sont susceptibles d'intervenir, mais ceux que nous venons de rapporter sont sans doute déterminants.

Le fait essentiel que nous retiendrons est la réorganisation du référentiel égocentré suite à une fixation de la posture oculaire vers une région précise de l'espace.

Dans les situations que nous avons jusqu'ici mentionnées, il n'est pas possible d'établir la part relative des efférences et afférences dans le phénomène observé. Gauthier et al. (1990b) concluent que les deux types de messages interviennent :

*"... the estimate of the rotation of the eyes in the orbit [...] does not come wholly from outflow monitoring, but partly from it and partly from proprioceptors."*

Roll et Roll (1987a, 1987b, 1988), Roll et al. (1989) ont eux aussi effectué une démonstration du rôle essentiel de la proprioception oculaire dans la structuration du référentiel égocentré. Il ont ainsi étudié les répercussions posturales d'une vibration des muscles extra-oculaires dans différentes situations. Exploitant la richesse en fuseaux neuromusculaires de la musculature extrinsèque de l'oeil, ils ont appliqué des vibrations d'environ 70 Hz et de 0,1 à 0,2 mm d'amplitude pendant une durée de 5 secondes à la périphérie des yeux fermés de leurs sujets, le but étant d'aboutir à une stimulation élective de l'un des muscles.

Lorsque le sujet se tient debout, yeux fermés, on observe un déplacement du corps qui correspond en fait à une augmentation de l'amplitude des oscillations permettant le maintien de l'équilibre. Les caractéristiques de ce déplacement sont évaluées grâce à une plateforme de force, munie de jauges de contrainte, sur laquelle se trouve le sujet. La direction du déplacement dépend du groupe musculaire vibré. Ainsi, la vibration des deux droits supérieurs induira un déplacement vers l'avant, celle des deux droits inférieurs, un déplacement vers l'arrière. Le recrutement de chacune des paires de muscles homonymes latéraux induira aussi des effets opposés : latéral droit et médian gauche, pour un déplacement vers la gauche et vice-versa. L'amplitude du déplacement est, quant à elle, proportionnelle à la fréquence de vibration.

Le même phénomène est observé par vibration des muscles du cou et de ceux de la cheville. Ainsi une vibration du sterno-cléido-mastoïdien ou du soléaire se traduit par un déplacement du corps vers l'arrière

comme pour le droit inférieur, le déplacement vers l'avant induit par une stimulation du droit supérieur étant retrouvé dans le cas du splénius ou du tibial antérieur. Il est intéressant de noter que la covibration des groupes musculaires a un effet plus important que la vibration de chaque muscle pris isolément, mais les résultats ne mettent pas en évidence l'existence d'une dominance d'un groupe musculaire sur l'autre.

Chez un sujet maintenu immobile et fixant monoculairement une cible visuelle, au travers d'une fente (ce qui exclut tout mouvement oculaire), la vibration d'un muscle extrinsèque de l'oeil masqué induit une illusion de mouvement de la cible visuelle. La direction de l'illusion dépend du muscle impliqué. Le même phénomène est, là encore, obtenu en cas de vibration des muscles de la cheville ou du cou (Roll et al., 1989).

L'une des données les plus intéressantes obtenues par ces auteurs est un effet de la vibration des muscles extraoculaires sur la motricité non seulement de la tête mais aussi du tronc. Ils enregistrent en effet des illusions de rotation céphalique, en cas de vibration des muscles extraoculaires, chez les sujets assis dont la tête est libre et le tronc maintenu. Cette illusion, qui apparaît avec une latence de une à deux secondes, se traduit par une sensation de mouvement assez lent, de quelques degrés par seconde, qui cesse dès que la vibration est stoppée. Comme précédemment, la direction de l'illusion dépend du groupe musculaire vibré. Si la vibration est maintenue, on voit apparaître des mouvements lents, involontaires, de même sens que l'illusion kinesthésique.

La même technique utilisée chez un sujet dont la tête est maintenue et le tronc libre conduit à des illusions de mouvement analogues mais restreintes au tronc.

L'ensemble des données confirme donc le rôle de la motricité et de la proprioception oculaires dans la régulation de l'activité posturale. Cette participation à la structuration du référentiel égocentré intervient en synergie avec celle des autres segments corporels.

Ainsi une activation proprioceptive de la sphère oculomotrice a des répercussions sur la motricité de l'ensemble du corps. La vibration des muscles extraoculaires induit une modification du tonus objectivée par des illusions kinesthésiques de déplacement soit du corps entier lorsque le sujet est debout, soit d'un segment corporel, le tronc ou la tête, en fonction des conditions posturales.

Ces observations comportementales concordent avec les données neurophysiologiques qui mettent en évidence une activation des voies

descendantes, notamment vestibulospinales et réticulospinales, lors des mouvements oculaires. Que ces effets soient d'origine efférente et mettent en jeu une copie du programme moteur en cours, ou qu'ils soient dus à des messages afférents, proprioceptifs en l'occurrence, ils se traduisent par une modification de l'activité segmentaire de la moelle épinière. Tant au niveau cervical, avec les répercussions sur la musculature du cou notamment, qu'au niveau lombaire, avec les conséquences sur l'activité des membres inférieurs, l'activité des interneurons et des motoneurons se trouve modulé par les informations en provenance de la sphère oculomotrice.

Cette évocation des mécanismes neurophysiologiques mis en jeu sera développée ultérieurement. Mais il faut souligner dès maintenant cette cohérence des données comportementales et neurophysiologiques.

Les observations de Roll et al. (1989) mettent l'accent sur un autre aspect important des ajustements posturaux : ce sont les relations privilégiées qu'entretiennent la motricité céphalique et la motricité oculaire, relations qu'il nous faut envisager brièvement dans la mesure où ces deux composantes posturales participent à la structuration du référentiel égocentré.

#### **4 Rôle de la posture céphalique**

L'orientation du regard illustre la synergie entre motricité oculaire et céphalique. En effet, la focalisation vers une cible visuelle implique, non seulement une mobilisation des yeux par rapport à la tête, mais aussi une mobilisation de la tête par rapport au reste du corps en fonction du but à atteindre.

Ainsi, nous verrons que, tout comme la posture oculaire, la posture céphalique joue un rôle majeur dans la structuration du référentiel égocentré.

Cette interactivité oeil-tête, dont témoigne les observations comportementales, repose sur l'existence de structures communes de contrôle comme le système vestibulaire ou les collicules supérieurs. De plus, un couplage tonique entre les yeux et la tête a été mis en évidence aussi bien chez l'homme que chez différents animaux comme le chat et les primates non-humains.

##### **4.1 Effets posturaux d'origine céphalique**

Nous venons d'évoquer certains effets induits par les afférences proprioceptives issues des muscles du cou. Rappelons, au sujet des influences posturales d'origine céphalique, qu'en vibrant les muscles du

cou chez un sujet debout, Roll et al. (1989) provoquent des illusions de déplacement du corps, et que le déplacement affecte la cible visuelle si on maintient le sujet immobile.

Lund (1978) avait déjà mentionné l'existence d'une sensation puis d'un mouvement réel du corps au cours de la vibration des muscles du cou.

En fait, les phénomènes observés sont étroitement dépendants des conditions posturales et, de façon générale, des conditions expérimentales comme la présence ou non d'un environnement visuel structuré. De façon surprenante, il est rarement rapporté des illusions restreintes à la motricité de la tête en cas de vibration des muscles du cou.

Lackner et Levine (1979) en font mention au terme d'une étude systématique des effets proprioceptifs de différents muscles. Ils ont placé dix sujets debout, la tête maintenue immobile, dans quatre situations expérimentales distinctes combinant obscurité totale et champ visuel structuré avec présence ou non d'une cible visuelle située à un mètre du sujet, à hauteur du regard, dans le plan sagittal.

Les muscles trapèze, splénius de la tête et du cou, et sterno-cléidomastoïdien ont été tour à tour vibrés. Des illusions de modifications posturales ne sont observées que dans l'obscurité. La vibration unilatérale de l'un de ces muscles induit une sensation soit d'inclinaison en diagonale, soit de rotation de la tête sur le tronc dans une direction opposée à l'effet normal de la contraction du muscle vibré. Une stimulation bilatérale des mêmes muscles est, quant à elle, à l'origine d'une sensation de flexion de la tête. Il faut noter qu'à la différence de la plupart des autres muscles étudiés par les auteurs (gastrocnémien, soléaire, quadriceps, fessiers), la composante posturale, à savoir une modification de la position de la tête, domine sur la sensation de mouvement. Il en est de même lorsque, dans ces situations, le sujet doit fixer une cible visuelle : il rapporte une modification de la position de la cible contemporaine de la sensation de changement de la posture céphalique.

Biguer et al. (1986, 1987, 1988) ont également étudié les répercussions visuelles d'une vibration des muscles du cou. L'illusion de mouvement d'une cible visuelle, que le sujet fixe dans l'obscurité, s'accompagne d'une erreur d'une part de pointage vers la position apparente de la cible, d'autre part dans l'appréciation du plan médian de référence (qui se trouve déplacé vers le côté ipsilatéral aux muscles vibrés). La présence d'un champ visuel structuré atténue et va jusqu'à faire disparaître le phénomène. A la différence des observations de Lackner et Levine (1979), les auteurs n'ont pas enregistré de mouvements des yeux, ni d'illusion de déplacement de la tête, que cette dernière soit fixée ou que les sujets aient pour consigne de la tenir immobile.

Tous ces effets sont proportionnels à l'amplitude du stimulus vibratoire. Il en est de même pour la vitesse de l'illusion de mouvement sans déplacement de la cible visuelle (phénomène qui apparaît lorsqu'on maintient la stimulation, McCloskey, 1973; Lackner, 1988). Au niveau du membre supérieur, les effets observés évoluent aussi avec l'amplitude (Clark *et al.*, 1979) et la fréquence de la vibration (Roll et Vedel, 1982; Roll *et al.*, 1986).

Le recrutement des propriocepteurs extraoculaires et cervicaux induit donc des effets quasi identiques que l'on peut résumer en quatre observations principales :

la première concerne l'illusion de mouvement d'une cible visuelle fixée dans l'obscurité. Observée par Lackner et Levine (1979), Biguer *et al.* (1986, 1987, 1988) dans le cas de la vibration des muscles du cou, Roll *et al.* (1989) l'ont aussi enregistrée pour les muscles extraoculaires

- la seconde a trait à l'illusion de déplacement du corps vers l'avant. Roll *et al.* (1989) ont induit cette sensation chez un sujet debout, non maintenu et dont les yeux sont fermés en vibrant les droits supérieurs. Le recrutement des muscles du cou conduit aux mêmes résultats (Lund, 1978; Rossi *et al.*, 1985)

- la troisième décrit l'illusion de mouvement de la tête qui n'a été observée, dans le cas des muscles du cou, que par Lackner et Levine (1979). Roll l'observe avec une vibration des muscles extraoculaires, quand on maintient le tronc du sujet

- la quatrième fait état d'un déplacement du plan médian de référence. Ce déplacement, objectivé par une tâche de pointage, s'effectue dans une direction opposée à celle de la fixation latérale de la posture oculaire (Jeannerod et Biguer, 1989), mais dans la direction de déviation passive d'un oeil masqué (Gauthier *et al.*, 1990a, 1990b). De même, dans le cas de la vibration des muscles du cou (Biguer *et al.*, 1988), le plan se trouve dévié vers le côté ipsilatéral aux muscles vibrés.

La manipulation des afférences proprioceptives cervicales et extraoculaires conduit systématiquement à une modification de l'activité posturale dont les caractéristiques (amplitude, direction...) sont spécifiques du groupe musculaire étudié. Ainsi, même lorsque la technique ne fait que "mimer" un étirement du muscle comme dans le cas de la vibration mécanique, l'illusion de mouvement qui en résulte correspond toujours à une activité d'ajustement cohérente avec un recrutement réel de ce même muscle.

Les illusions induites dans d'autres modalités, comme la vision, illustrent aussi cette nécessité d'une cohérence avec les informations proprioceptives. La sensation de déplacement d'une cible visuelle fixée dans l'obscurité, malgré une image rétinienne stable, témoigne d'une restructuration du référentiel égocentré sur la seule base des afférences musculaires. La stabilité de l'image rétinienne, malgré la sensation de mouvement d'un segment corporel (oeil, tête...) est interprétée comme un déplacement de la cible dans la direction du mouvement ressenti.

Le déplacement du plan médian de référence égocentré témoigne aussi de cette réorganisation du référentiel spatial somatocentré. Si elles mettent en évidence une participation des afférences proprioceptives, les observations de Gauthier et al. (1990a, 1990b) et de Jeannerod et Biguer (1989) ne permettent pas d'exclure une intervention des afférences motrices oculaires.

La similitude des effets observés et cette synergie d'action entre la motricité de la tête et des yeux peuvent en partie s'expliquer par l'existence de structures communes de contrôle.

#### 4.2 Données neurophysiologiques

Les champs oculomoteurs frontaux (Guitton et Mandl, 1978a, 1978b; Van Der Steen et al., 1986), le cervelet (Hirai, 1988) et les collicules supérieurs (Roucoux et Crommelinck, 1988; Roucoux et al., 1980; Guitton, 1988; Guitton et Munoz, 1988; Guitton et al., 1980; Guitton et al., 1990) sont les structures les plus fréquemment citées pour évoquer la communauté de contrôle de la motricité de la tête et des yeux.

Le système vestibulaire est aussi impliqué dans la coordination des mouvements de la tête et des yeux. Ces mouvements peuvent se traduire sous la forme d'un nystagmus vestibulaire en cas de rotation passive de la tête dans l'obscurité. Cette activité compensatoire traduit en fait une absence d'inhibition du réflexe vestibulo-oculaire qui apparaît dans les conditions normales de vision (cf les articles de Schmid et Zambambieri, 1988a, 1988b). Dans les conditions normales, si l'on imprime à la tête des mouvements passifs brusques dans les plans vertical ou horizontal, on voit apparaître une déviation conjuguée des yeux du côté opposé au mouvement. Ces réflexes vestibulo-oculaires sont d'ailleurs utilisés en clinique pour leur excellente valeur pronostique; leur abolition témoigne dans la plupart des cas d'une atteinte de la jonction diencephalo-mésencéphalique (Thurston et al., 1987; Becker et al., 1977). D'autres problèmes sont liés à la dynamique temporelle qui lie mouvements oculaires et mouvements de la tête (cf l'article de Berthoz et Grantyn, 1986).

Mais, on peut supposer une activité, sinon nulle, tout au moins négligeable du système vestibulaire dans nos situations expérimentales. Nous avons en effet imposé une immobilité de la tête à nos sujets.

Il n'en demeure pas moins une interactivité entre les muscles du cou et les muscles extraoculaires qui a été mise en évidence aussi bien chez l'homme que chez l'animal.

Le réflexe cervico-oculaire se traduit par des mouvements réflexes des yeux, en cas de rotation passive du tronc chez un sujet dont la tête est immobilisée. Ces mouvements se font dans la direction de la rotation (Jürgens et Mergner, 1989; Peterson, 1988). Initialement mis en évidence chez le lapin et le nouveau-né, il persisterait chez l'adulte mais de façon beaucoup moins nette. Il reprend une valeur fonctionnelle importante, notamment dans la stabilisation du regard, en cas d'atteintes du système vestibulaire.

Mais l'aspect le plus intéressant, est l'existence d'un couplage tonique entre la musculature du cou et extraoculaire. En l'absence de tout mouvement de la tête, différents auteurs ont mis en évidence une variation de l'activité des muscles du cou en fonction de la position de l'oeil dans l'orbite. Nous envisagerons plus en détails ce couplage dans le cadre des effets segmentaires des ajustements posturaux, dont ceux de la posture oculaire (prochaine partie).

Les données que nous venons de présenter, tant comportementales que neurophysiologiques, nous amènent donc à envisager un effet possible de la posture céphalique, même si la tête est maintenue fixe, en cas de mobilisation de la posture oculaire.

### Position du problème

L'ensemble des données confirme donc l'importance des ajustements posturaux dans l'organisation d'un espace centré sur le corps. Ces ajustements, qui impliquent des informations vestibulaires, proprioceptives, cutanées, mais aussi les efférences motrices vont structurer la référence corporelle. C'est sur la base de ces informations que vont s'organiser toutes les activités au sein du référentiel somatocentré.

Les ajustements posturaux définissent, à un instant donné, la position relative des segments corporels. La mobilisation de l'un quelconque de ces segments est susceptible de modifier la configuration

de la référence égocentrée. Au nombre de ceux-ci, la posture oculaire intervient en synergie avec la posture céphalique de façon déterminante.

Si, comme nous le supposons, le bénéfice comportemental que nous avons enregistré est lié à un effet spécifique de la posture oculaire et témoigne d'une perception privilégiée des informations cutanées dans un référentiel égocentré, il devrait être possible de tester ces hypothèses en modifiant la référence posturale.

C'est ce que nous nous proposons de réaliser dans deux expériences distinctes.

La première, en induisant une modification de la localisation de la source cutanée dans l'espace exocentré, sans changer sa localisation dans le référentiel égocentré, permettra de confirmer ou non si, effectivement, la stimulation cutanée fait l'objet d'une intégration privilégiée dans le référentiel postural.

La seconde mettra en jeu une organisation différente de la référence corporelle. En impliquant, par exemple, la motricité céphalique, il sera possible d'évaluer dans quelle mesure elle interagit avec la posture oculaire dans la perception d'une stimulation cutanée latéralisée.

## EXPERIENCE IV : EFFETS D'UN DEPLACEMENT DU MEMBRE STIMULE

### IV.1 Hypothèses

Si la détection d'une stimulation cutanée latéralisée intervient de façon préférentielle dans le référentiel égocentré, modifier la localisation spatiale de l'indice cutané dans l'espace exocentré sans que sa situation dans le référentiel corporel soit changée ne doit pas interagir avec l'effet de la posture oculaire.

En d'autres termes, si le sujet place par exemple les pieds, non plus à 10° de part et d'autre du plan médian, mais à 20°, on devrait retrouver une meilleure détection de l'indice cutané uniquement pour le point de convergence spatiale (à 20°) entre posture oculaire et zone de stimulation cutanée.

### IV.2 Méthode

#### IV.2.1 Sujets

Sur 26 sujets volontaires et rémunérés ayant participé à l'expérience, 10 femmes et 10 hommes (19 à 26 ans, moyenne d'âge 22 ans) ont fourni des données exploitables. Cinq personnes ont été éliminées à cause d'erreurs de synchronisation de leurs appuis manuels, une sixième pour avoir commis trop d'erreurs au cours de la détection des incréments lumineux des diodes de fixation.

Les sujets ont répondu qu'ils utilisaient la main gauche ou les deux mains à seulement 8 % de l'ensemble des items du questionnaire de latéralité (cf. annexe I).

#### IV.2.2 Dispositif expérimental

(cf Figure IV.1)

Le dispositif expérimental est identique à celui de l'expérience précédente.

Le sujet est toujours assis, la tête maintenue en position fixe. Mais cette fois, ses pieds sont situés à 20° de part et d'autre du plan médian, à hauteur du siège, et non plus à 10°.

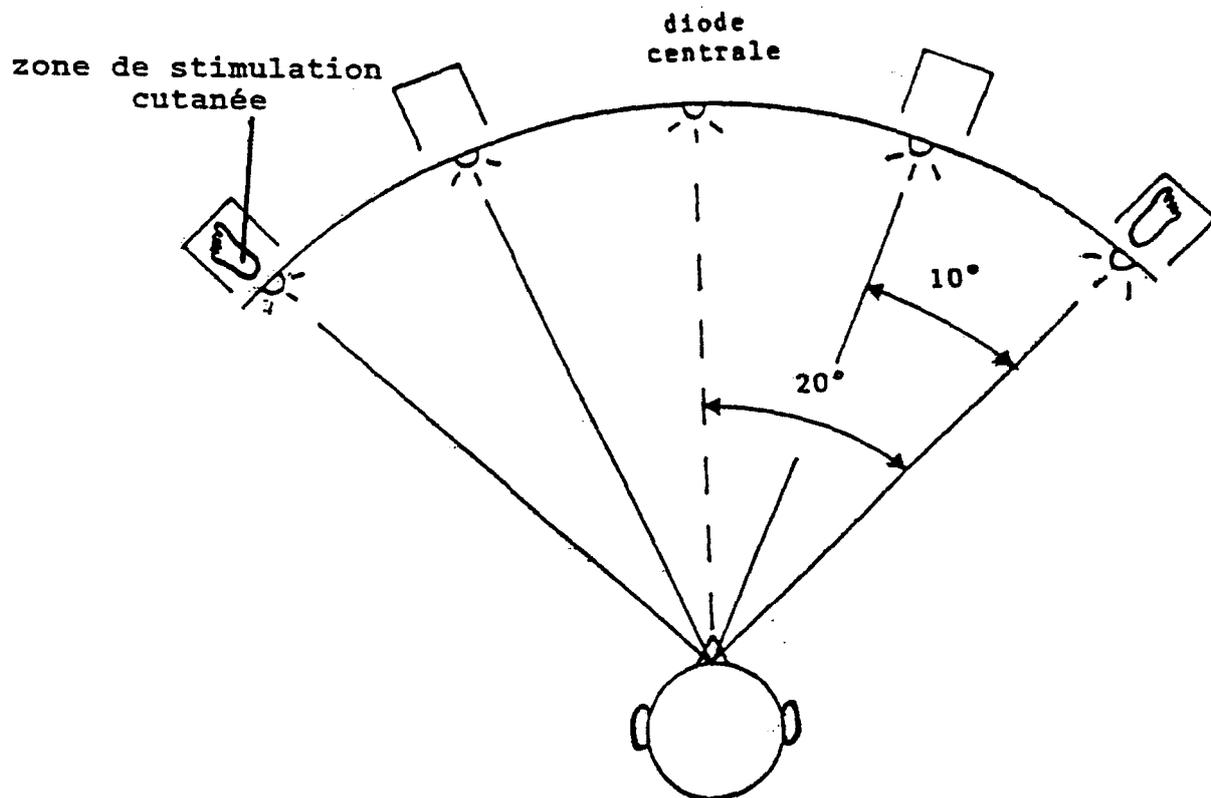


FIGURE IV.1 : dispositif expérimental vu de dessus

Les diodes périphériques sont numérotées de 1 à 4 de la gauche vers la droite :

- Diode 1 : diode 20° à gauche
- Diode 2 : diode 10° à gauche
- Diode 3 : diode 10° à droite
- Diode 4 : diode 20° à droite

Aussi, le réglage du dispositif en fonction de la taille des sujets, outre le respect d'une excentricité identique des diodes d'un sujet à l'autre, vise maintenant à placer chaque diode distale (située à 20°) sur une droite fictive allant de la glabella au pied ipsilatéral.

#### IV.2.3 Organisation temporelle de l'expérience

Les sujets ont toujours pour consigne de répondre par un temps de réaction bimanuel à une stimulation cutanée portée sur l'une ou l'autre des chevilles. Leur posture oculaire est orientée dans la direction de la zone stimulée ou dans d'autres directions de l'hémi-espace ipsi- ou contra-latéral grâce aux diodes de fixation.

L'expérience est organisée en deux séances distinctes de une à deux heures chacune.

Le but de la première est toujours le même : prendre contact avec le sujet et le familiariser avec les conditions de l'expérience (lecture de préconsignes, remplissage du questionnaire de latéralité, installation avec réglage du dispositif expérimental). Chaque sujet effectue le même entraînement, pendant lequel les essais sont donnés dans un ordre pseudo-aléatoire. Deux séries de 15 essais de cadence croissante sont suivies par une série de trente essais délivrés à un rythme identique à celui de la phase expérimentale.

Au début de la deuxième séance, une série d'une trentaine d'essais replace le sujet dans les conditions d'expérience. Puis il réalise 6 blocs d'essais séparés chacun par un intervalle de deux à trois minutes. Chaque bloc a la même composition que dans les expériences précédentes (cf Tableau II.a), et les trois types d'essais, cutanés, visuels et pièges, la même organisation temporelle (cf Figure II.3).

Les critères concernant les essais ratés et l'éventuelle élimination des sujets n'ont pas été modifiés (cf paragraphe II.2.6).

La moitié des sujets a effectué la tâche en situation d'obscurité, l'autre moitié en présence d'indices visuels (possibilité de vision de la zone stimulée).

### IV.3 Résultats et analyse

#### IV.3.1 Plan d'expérience et variables

Le plan d'expérience, résumé par l'ensemble des variables en jeu, est quasi identique à celui de l'expérience II.

En ce qui concerne les variables dépendantes, le protocole expérimental est toujours basé sur la mesure de temps de réaction pour les essais visuels et cutanés, et de fréquences d'erreurs pour les essais pièges.

Les variables indépendantes peuvent être résumées en :

\* deux facteurs de groupes :

- *Sujets*
- *Condition expérimentale* :
  - . Obscurité :  $v_1$
  - . Vision :  $v_2$

\* trois facteurs systématiques :

- *Posture oculaire* dont les 4 degrés correspondent chacun à l'une des 4 diodes périphériques rouges :
  - . Diode 1 (20° à gauche) : pogg
  - . Diode 2 (10° à gauche) : pog
  - . Diode 3 (10° à droite) : pod
  - . Diode 4 (20° à droite) : podd
- *Côté stimulé* :
  - . Cheville droite :  $c_1$
  - . Cheville gauche :  $c_2$
- *Main de réponse* :
  - . Main droite :  $m_1$
  - . Main gauche :  $m_2$
- *Sexe*

La répartition des sujets a été équilibrée sur les facteurs Sexe et Conditions expérimentales (cf Tableau IV.a).

#### IV.3.2 Plan d'analyse

L'analyse ne prend en compte que les TR aux signaux cutanés (variable dépendante principale).

Dans le cadre de l'analyse, les données ont été réorganisées de la même façon que pour les expériences précédentes. La variable, P, définie par la proximité de la Posture oculaire par rapport au côté stimulé, a 4 degrés : ii et i correspondent aux points de fixation ipsilatéraux au champ cutané stimulé, c et cc au champ contralatéral; i et c sont les

		CONDITION EXPERIMENTALE	
		V <sub>1</sub> (obscurité)	V <sub>2</sub> (vision)
SEXE	Hommes	5	5
	Femmes	5	5

TABLEAU IV.a : Répartition équilibrée des sujets sur les facteurs Sexe et Condition expérimentale

contrastes	différences entre les TR	écart type	F (1-16)	Seuil
ii/i	8,9	16,2	5,45	0,05
ii/c	9,9	14,2	8,62	0,01
ii/cc	11,8	16,1	9,25	0,01
ii/i,c,cc	10,2	13,1	10,45	0,01
ii/c,cc	1,9	11,5	11,87	0,01
i/c	1,0	10,8	0,13	/
i/cc	2,9	16,2	0,51	/
c/cc	1,9	15,3	0,24	/

TABLEAU IV.b : Différences entre les temps de réaction moyens et écart-types des effets individuels

points médians (cf le tableau II.c pour la correspondance avec les diodes).

Le point ii (point de fixation à 20° dans l'hémi-espace ipsilatéral) est maintenant le point de convergence entre direction du regard et zone cutanée stimulée.

L'analyse prend en compte les facteurs:

- Sujet : S20, facteur aléatoire
- Conditions expérimentales : V2 ( $v_1, v_2$ )
- Sexe : G2
- Bloc : B6 (les sujets effectuent un total de 6 blocs)
- Posture oculaire : P4 (ii, i, c, cc)
- Champ cutané stimulé : C2 ( $c_1, c_2$ )
- Main de réponse : M2 ( $m_1, m_2$ )

La formule du plan d'analyse est :  $S5 < V2 * G2 > * B6 * P4 * C2 * M2$ .

Deux plans dérivés par moyennage, toujours à cause des limitations techniques du programme Var3, ont dû être utilisées dans le cadre de l'analyse inférentielle :

-  $S5 < V2 * G2 > * P4 * C2 * M2$  obtenu par moyennage sur le facteur B6 permet notamment l'étude des effets des facteurs Posture Oculaire (P4), Main de réponse (M2), Côté stimulé (C2) et Condition expérimentale (V2).

-  $S5 < V2 * G2 > * B6 * P4$  permet d'analyser l'effet du facteur Bloc, par moyennage sur les facteurs Main de réponse (M2) et Côté stimulé (C2).

#### IV.3.3 Analyse descriptive

Sur l'ensemble de l'épreuve, le nombre d'erreurs reste toujours faible (4,9%). Selon le type d'essai, 2,8% ont été ratés pour les essais cutanés (1,6% en cas de stimulation droite, 1,2% en cas de stimulation gauche), 0,1% en cas d'essais pièges et 2% en cas d'essais visuels.

La figure IV.2 illustre les résultats globaux. Le TR (moyenné sur les points i, c et cc) est de 361,9 ms lorsque la direction des yeux n'est pas compatible avec de la source cutanée. Il descend à 351,7 ms lorsque le regard se trouve orienté vers le champ cutané cible (point ii). L'effet observé est de 10,2 ms (2,8% du TR moyen). Par rapport à sa variabilité, estimée par l'écart-type des effets individuels mettant en jeu le point ipsilatéral ii (Tableau IV.b), il représente 63% de la variabilité de l'effet ii/i, 72% pour ii/c et 86% de la variabilité

Figure IV.2 : Temps de réaction en fonction de la Posture Oculaire (PO)

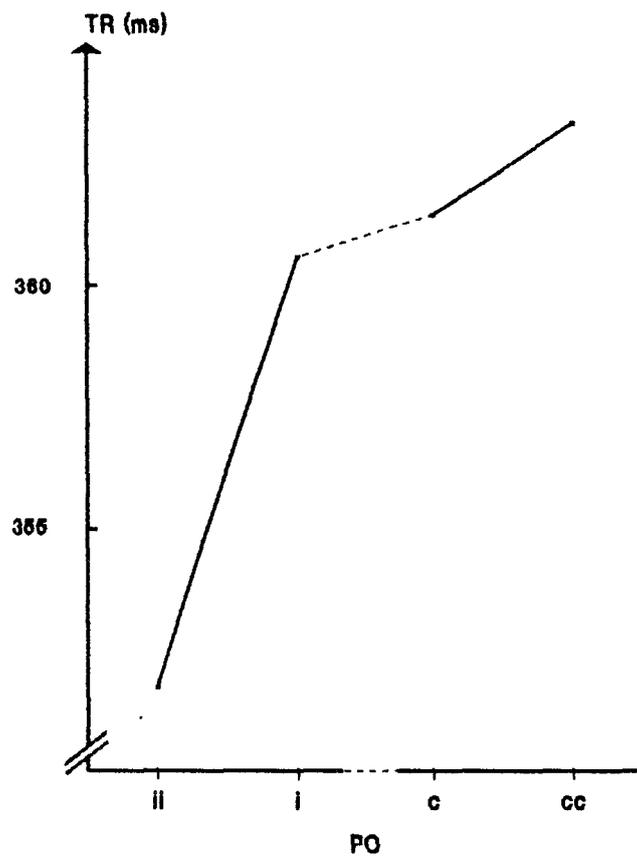
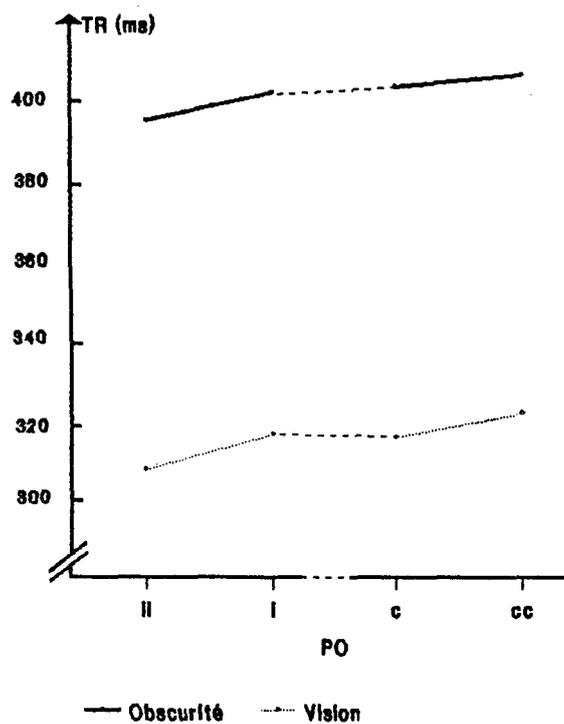


Figure IV.3: TR en fonction des facteurs Posture oculaire et Condition expérimentale



observée sur ii/cc. La stabilité interindividuelle de l'effet reste donc toujours très bonne, malgré sa faible amplitude.

#### IV.3.4 Analyse inférentielle

##### \* effet du facteur *Posture Oculaire*

L'effet du facteur *Posture oculaire* est une nouvelle fois retrouvé ( $F_{3/48} = 4,4$ ;  $p < .01$ ). L'orientation du regard par rapport à la zone stimulée influence le TR. Le contraste opposant le point ii aux autres points est significatif ( $F_{1/16} = 10,45$ ;  $p < .01$ ). De plus, la comparaison des points deux à deux n'est significative que pour les couples de points incluant le point de convergence spatiale (point ii), pas pour les autres (cf Tableau IV.b).

La composante linéaire testée sur les trois points i, c et cc n'est pas significative ( $F_{2/16} = 0,51$ ;  $p > .05$ ).

L'effet observé sur le facteur P peut donc être attribué au point ii.

Cet effet ne change ni avec le côté stimulé, ni avec la main de réponse. L'interaction du facteur P avec chacun de ces facteurs n'est pas significative au seuil .05.

##### \* effet des autres facteurs

Le facteur *Condition expérimentale*, V, n'est pas significatif ( $F_{1/16} = 4$  ; NS), bien que la différence entre les TR moyens de chacune des conditions soit de l'ordre de 100 ms (cf Figure IV.3). Son interaction avec le facteur P ( $F_{3/48} = 0,1$  ; NS) est aussi non significative. L'effet observé sur le facteur *posture oculaire* ne dépend donc pas des conditions expérimentales (absence ou présence d'indices visuels).

Le facteur *main de réponse* a un effet sur le temps de réaction moyen ( $F_{1/16} = 5,49$ ;  $p < .05$ ). Les sujets ont une performance meilleure lorsqu'ils répondent avec la main gauche que lorsqu'ils répondent avec la droite (cf Figure IV.4). Par contre, le côté stimulé apparaît sans importance ( $F_{1/16} = 0$ ).

La performance des sujets évolue avec le nombre de blocs (effet significatif de ce facteur,  $F_{5/80} = 2,85$ ;  $p < .05$ ). Le TR moyen diminue au fil de la passation (cf Figure IV.5). Mais, l'interaction entre les facteurs B6 et P4 est non significative. Malgré une diminution du temps de réaction moyen avec le nombre de blocs, l'effet de la *posture oculaire* n'est pas modifié. Le phénomène est donc stable avec le temps, et ne dépend pas d'un niveau de performance donné.

Figure IV.4: TR en fonction de la main de réponse

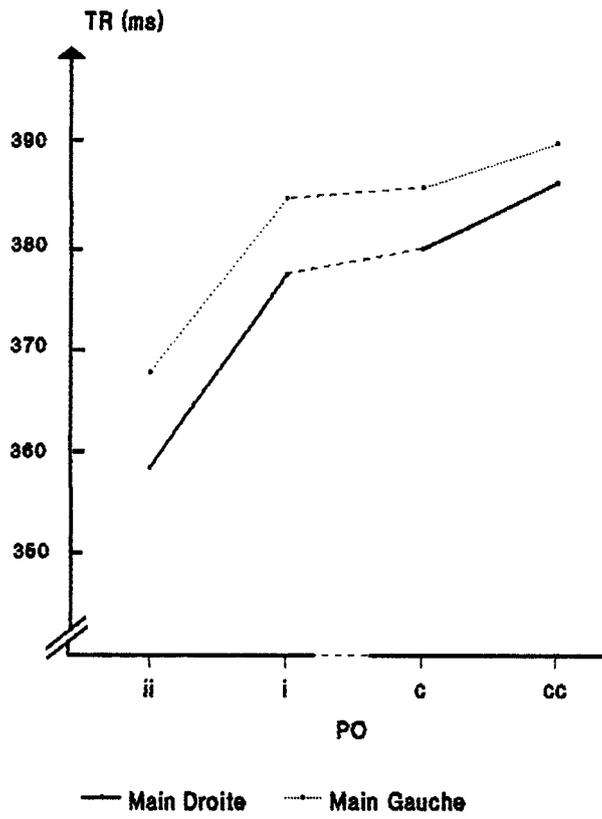
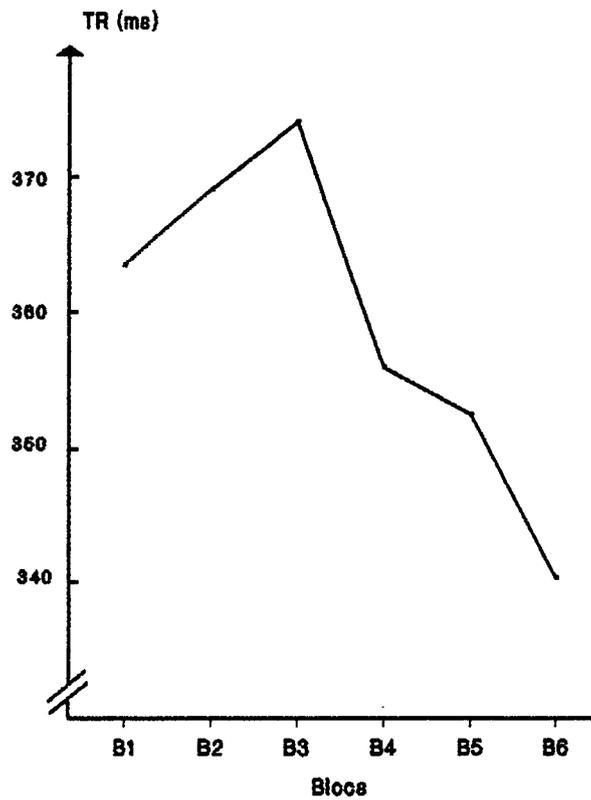


Figure IV.5: Temps de réaction en fonction des blocs de passation



#### IV.4 Discussion

L'effet spécifique de la posture oculaire a donc été retrouvé. Bien que le membre stimulé ait été déplacé, sans que la composante posturale liée aux mouvements des yeux soit directement affectée par cette nouvelle organisation du référentiel égocentré, la meilleure détection de l'indice cutané n'a été à nouveau constatée qu'en cas de convergence spatiale entre direction du regard et zone stimulée.

En outre, les résultats confirment l'absence d'effet des indices visuels.

Cette expérience illustre une nouvelle fois l'importance du référentiel postural dans la détection d'une stimulation cutanée latéralisée. Le bénéfice comportemental que nous avons enregistré ne semble pas dépendre d'une quelconque contingence environnementale. Dans les conditions étudiées, le référentiel exocentré est sans influence sur la perception de l'information cutanée.

La posture oculaire, en intervenant dans l'organisation du référentiel corporel est donc à l'origine d'une meilleure détection de la stimulation cutanée.

## EXPERIENCE V : ROLE DE LA POSTURE CEPHALIQUE

### V.1 Hypothèses

Si la posture oculaire a un tel effet sur l'organisation du référentiel égocentré et donc sur la détection d'une stimulation portée à la surface du corps, on peut se demander qu'elle va être l'influence d'une activité plus large comme le contrôle de la posture céphalique.

En effet, la direction du regard peut être définie comme la résultante de la position des yeux dans la tête et de la position de la tête dans l'espace. De plus, nous avons vu que les données comportementales et neurophysiologiques témoignent d'une synergie fonctionnelle étroite entre ces deux composantes posturales.

Si une absence totale d'effet est peu probable, deux hypothèses peuvent être émises.

La première ne peut éviter d'évoquer un effet global sur la performance. Dans le cas où la tête est orientée vers la zone de stimulation cutanée, on peut s'attendre à ce que le TR moyen, calculé sur chacun des 4 points de posture oculaire, diminue sans que pour autant l'effet de la direction du regard soit modifié. De même, puisque la tête se trouvait jusqu'ici en position sagittale, l'orienter vers l'hémiespace contralatéral au côté stimulé devrait augmenter le TR moyen. Si cette hypothèse est exacte, nous devrions donc enregistrer une différence significative entre les TR moyens de chacune de ces conditions de posture céphalique, tout en retrouvant un effet significatif de la posture oculaire.

La seconde hypothèse repose sur l'idée d'une interaction entre les deux composantes posturales : l'effet de la posture oculaire dépendrait de l'orientation de la tête. Dans ce cas, on peut s'attendre à ce que le bénéfice observé en cas de posture oculaire adéquate disparaisse lorsque la tête est orientée vers l'hémiespace contralatéral à la zone de stimulation cutanée. Le bénéfice devrait être retrouvé lorsque la tête et les yeux sont orientés vers la zone de stimulation cutanée. Mais dans cette situation, le profil des résultats devrait se distinguer de celui obtenu dans les expériences précédentes au cours desquelles la tête était fixée dans le plan sagittal.

## V.2 Méthode

### V.2.1 Sujets

Sur 36 sujets volontaires et rémunérés ayant participé à l'expérience, 12 femmes et 12 hommes (18 à 27 ans, moyenne d'âge 22 ans) ont fourni des données exploitables. 9 personnes ont été éliminées à cause d'erreurs de synchronisation de leurs appuis manuels, deux autres ont abandonné en cours d'expérience, un problème technique nous a conduits à éliminer le dernier sujet.

Les sujets ont répondu qu'ils utilisaient la main gauche ou les deux mains à seulement 6 % de l'ensemble des items du questionnaire de latéralité (cf annexe I).

### V.2.2 Dispositif expérimental

(cf Figure V.1)

Le dispositif expérimental est toujours le même.

Le sujet est assis, avec les pieds placés à 10° de part et d'autre du plan médian, à hauteur du siège, comme dans les expériences I, II et III.

Le réglage du dispositif, en fonction de la taille des sujets, respecte les mêmes contraintes que précédemment (excentricité identique des diodes d'un sujet à l'autre, diode proximale (située à 10°) alignée sur une droite fictive allant de la glabella au pied ipsilatéral).

Au cours de cette expérience, la tête des sujets est orientée vers l'une ou l'autre de leurs chevilles. Le dispositif que nous avons mis au point permet de repérer la position angulaire dans laquelle elle se trouve fixée à un moment donné. C'est un casque souple qui peut être ajusté au crâne des sujets et qui est fixé à un axe de rotation (cf Figure V.2).

### V.2.3 Organisation temporelle de l'expérience

Les sujets ont toujours pour consigne de répondre par un temps de réaction bimanuel à une stimulation cutanée portée sur l'une ou l'autre des chevilles. La posture de la tête est dirigée soit vers la zone stimulée (posture de tête ipsi), soit vers la cheville contralatérale (posture de tête contra). Leur posture oculaire est, elle, orientée dans la direction de la zone stimulée ou dans d'autres directions de l'hémispace ipsi- ou contra-latéral grâce aux quatre diodes de fixation.

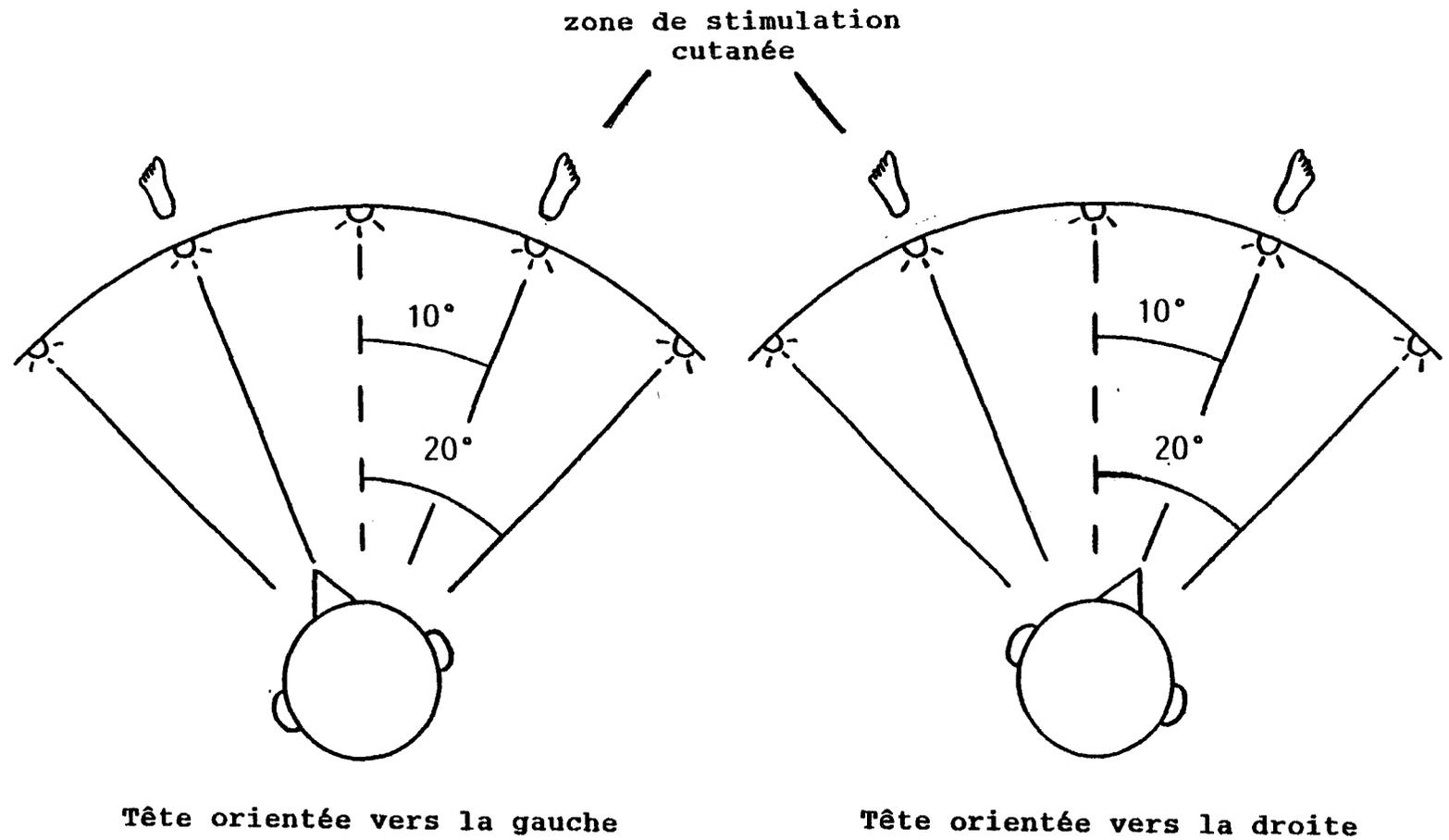
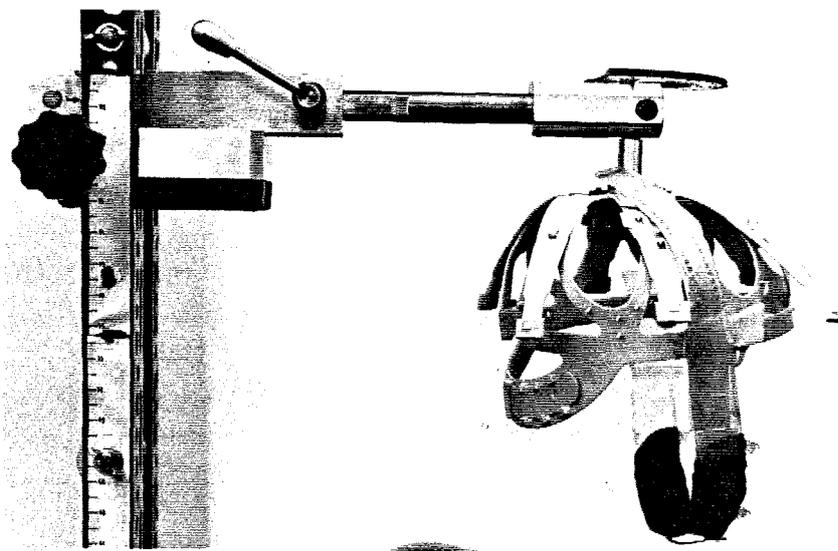
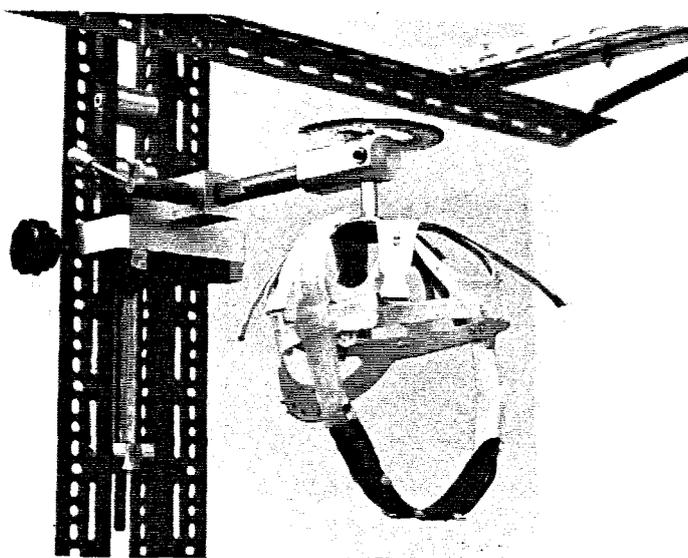


FIGURE V.1 : dispositif expérimental vu de dessus



Vue latérale



Vue 3/4 avant

FIGURE V.2 : Dispositif de contention permettant un repérage de la position angulaire de la tête

Le tableau V.a et la figure V.1 résument les différentes combinaisons des postures céphaliques et oculaires en fonction de la zone de stimulation cutanée.

L'expérience est organisée en deux séances distinctes de une à deux heures chacune (cf Tableau V.b).

Le but de la première est toujours le même : prendre contact avec le sujet et le familiariser avec les conditions de l'expérience.

Au cours de cette première séance, chaque sujet effectue le même entraînement : deux séries de 40 essais à cadence croissante (les 20 derniers essais de chaque série ont un tempo identique à celui de la phase expérimentale) et délivrés dans un ordre pseudo-aléatoire. Pour la moitié des sujets, la première série est effectuée avec la tête fixée en direction du pied droit, la deuxième avec la tête en direction du pied gauche. L'ordre est inversé pour l'autre moitié des sujets. Cet ordre respecte celui qui sera utilisé d'un bloc à l'autre au cours de la deuxième séance.

Au début de celle-ci, deux séries de 15 essais replacent le sujet dans les conditions d'expérience (essais de "mise en route", cf Tableau V.b). Chaque série est effectuée avec une posture de tête différente.

Puis le sujet réalise 6 blocs d'essais. D'un bloc à l'autre, l'orientation de la tête est modifiée. La succession des postures céphaliques (tête vers le pied droit, tête vers le pied gauche) est identique à celle de la première séance. Les blocs sont séparés par un intervalle de deux à trois minutes, au cours duquel un recalibrage de la position de la tête est systématiquement effectué avant de la dévier latéralement.

Chaque bloc présente la même composition que dans les expériences précédentes (cf Tableau II.a), les trois types d'essais, cutanés, visuels et pièges, la même organisation temporelle (cf Figure II.3).

Les critères concernant les essais ratés et l'éventuelle élimination des sujets n'ont pas été modifiés (cf paragraphe II.2.6).

Les sujets ont effectué la tâche en présence d'indices visuels. Comme dans les expériences précédentes, l'allumage d'une diode de fixation périphérique s'accompagne de l'éclairement de la zone située juste derrière permettant, dans les essais concernés, la vision de la zone stimulée.

cheville stimulée	orientation de la tête	posture céphalique	orientation des yeux	posture oculaire
gauche	Pied Gauche	<u>ipsi</u> (latérale)	diode 1 diode 2 diode 3 diode 4	<u>ii</u> <u>i</u> (psilatérale) <u>c</u> (ontralatérale) <u>cc</u>
droite	Pied Droit	<u>ipsi</u> (latérale)	diode 4 diode 3 diode 2 diode 1	<u>ii</u> <u>i</u> (psilatérale) <u>c</u> (ontralatérale) <u>cc</u>
droite	Pied Gauche	<u>contra</u> (latérale)	diode 4 diode 3 diode 2 diode 1	<u>ii</u> <u>i</u> (psilatérale) <u>c</u> (ontralatérale) <u>cc</u>
gauche	Pied Droit	<u>contra</u> (latérale)	diode 1 diode 2 diode 3 diode 4	<u>ii</u> <u>i</u> (psilatérale) <u>c</u> (ontralatérale) <u>cc</u>

TABLEAU V.a: Détermination des différentes postures céphaliques et oculaires en fonction de la zone de stimulation cutanée.  
(les diodes de fixation sont numérotées de 1 à 4 de la gauche vers la droite)  
(se rapporter à la figure V.1)

Ordre Séances		Tête vers la droite (T D) puis Tête vers la gauche (T G) (moitié des sujets)	Tête vers la gauche (T G) puis Tête vers la droite (T D) (moitié des sujets)
1° Séance (entraînement)		40 essais T D 40 essais T G	40 essais T G 40 essais T D
2° Séance  (phase expérimentale)	"mise en route"  Blocs	15 essais T D 15 essais T G  1° bloc T D 2° bloc T G 3° bloc T D 4° bloc T G 5° bloc T D 6° bloc T G	15 essais T G 15 essais T D  1° bloc T G 2° bloc T D 3° bloc T G 4° bloc T D 5° bloc T G 6° bloc T D

TABLEAU V.b : Organisation temporelle de l'expérience en fonction de l'ordre dans lequel la posture céphalique est manipulée

### V.3 Résultats et analyse

#### V.3.1 Plan d'expérience et variables

Le plan d'expérience a été résumé par l'ensemble des variables en jeu. En ce qui concerne les variables dépendantes, le protocole expérimental est toujours basé sur la mesure de temps de réaction pour les essais visuels et cutanés, et de fréquences d'erreurs pour les essais pièges.

Les variables indépendantes peuvent être résumées en :

\* deux facteurs de groupes :

- *Sujets*

- *Ordre de manipulation de la posture céphalique :*

. Ordre 1 : tête droite puis tête gauche

(la tête est orientée vers la droite pour les blocs 1, 3, 5 et vers la gauche pour les autres blocs)

. Ordre 2 : tête gauche puis tête droite

(la tête est orientée vers la gauche pour les blocs 1, 3, 5 et vers la droite pour les autres blocs)

(cf Tableau V.b)

\* trois facteurs systématiques :

- *Posture oculaire* dont les 4 degrés correspondent chacun à l'une des 4 diodes périphériques rouges :

. Diode distale gauche (diode 1) : pogg

. Diode proximale gauche (diode 2) : pog

. Diode proximale droite (diode 3) : pod

. Diode distale droite (diode 4) : podd

Les diodes sont numérotées de la gauche vers la droite (cf Figure V.1 et Tableau V.a).

- *Côté stimulé :*

. Cheville droite :  $c_1$

. Cheville gauche :  $c_2$

- *Main de réponse :*

. Main droite :  $m_1$

. Main gauche :  $m_2$

- *Sexe*

La répartition des sujets a été équilibrée en fonction du sexe et de l'ordre de manipulation de la posture céphalique (cf Tableau V.c).

		Ordre des postures céphaliques	
		Tête Droite puis Tête Gauche	Tête Gauche puis Tête Droite
SEXE	Hommes	6	6
	Femmes	6	6

TABLEAU V.c : Répartition équilibrée des sujets en fonction du sexe et de l'ordre de manipulation de la posture céphalique

		Posture Oculaire P4			
		ii	i	c	cc
côté stimulé (C2)	gauche	diode 1	diode 2	diode 3	diode 4
	droit	diode 4	diode 3	diode 2	diode 1

TABLEAU V.d : Définition des différents degrés du facteur Posture oculaire (P4) en fonction du facteur Côté stimulé (C2). Correspondance avec les diodes de fixation

		Posture céphalique T2	
		ipsi	contra
côté stimulé (C2)	Gauche	Tête vers la gauche	Tête vers la droite
	Droit	Tête vers la droite	Tête vers la gauche

TABLEAU V.e: Définition des différents degrés du facteur Posture céphalique (T2) en fonction du facteur Côté stimulé (C2). Correspondance avec l'orientation de la tête.

### V.3.2 Plan d'analyse

L'analyse ne prend en compte que les TR aux signaux cutanés (variable dépendante principale).

Dans le cadre de l'analyse, les données ont été réorganisées de la même façon que pour les expériences précédentes.

La variable,  $P$ , définie par la proximité de la Posture oculaire par rapport au côté stimulé, a 4 degrés :  $ii$  et  $i$  correspondent aux points de fixation ipsilatéraux au champ cutané stimulé,  $c$  et  $cc$  au champ contralatéral;  $i$  et  $c$  sont les points médians (cf le tableau V.d pour la correspondance avec les diodes de fixation).

Une nouvelle variable  $T$ , à deux degrés, a été définie en fonction de la position de la tête par rapport à la zone de stimulation cutanée (cf Tableau V.e) :

- $t_1$  : tête ipsi (orientée vers la cheville stimulée)
- $t_2$  : tête contra (orientée vers la cheville non stimulée).

Les différentes combinaisons possibles entre les facteurs  $P_4$  (Posture oculaire) et  $T_2$  (Posture céphalique) sont détaillées dans le tableau V.a.

L'analyse prend en compte les facteurs:

- Sujet :  $S_{24}$ , facteur aléatoire
- Sexe :  $G_2$
- Ordre :  $O_2$ 
  - .  $o_1$  : tête d'abord vers la droite
  - .  $o_2$  : tête d'abord vers la gauche
- Posture oculaire :  $P_4$  ( $ii, i, c, cc$ )
- Posture céphalique :  $T_2$  (ipsi, contra)
- Champ cutané stimulé :  $C_2$  ( $c_1, c_2$ )
- Main de réponse :  $M_2$  ( $m_1, m_2$ )
- Bloc :  $B_6$

Le facteur  $T_2$  est emboîté dans le facteur bloc ( $B_3 \langle T_2 \rangle$ ). En effet, le passage d'un bloc à l'autre induit un changement de posture céphalique, (cf paragraphe précédent).

En d'autres termes, les sujets effectuent un total de 6 blocs, chaque bloc étant en relation avec un seul des degrés du facteur  $T_2$ .

La formule du plan d'analyse est :  $S_6 \langle O_2 * G_2 \rangle * B_3 \langle T_2 \rangle * P_4 * C_2 * M_2$ .

Deux plans dérivés par moyennage ont dû être utilisés dans le cadre de l'analyse inférentielle :

- S6<O2\*G2>\*T2\*P4\*C2\*M2 obtenu par moyennage sur le facteur B6.

- S6<O2\*G2>\*B6\*P4 permet d'analyser l'effet du facteur Bloc, par moyennage sur les facteurs Main de réponse (M2) et Côté stimulé (C2). Les 6 blocs sont réintroduits dans le plan d'analyse en faisant abstraction du facteur T2.

### V.3.3 Analyse descriptive

Sur l'ensemble de l'épreuve, le nombre d'erreurs reste toujours faible (4,5%). Selon le type d'essai, 2,2% ont été ratés pour les essais cutanés (1,1% pour chaque côté de stimulation), 0,1% en cas d'essais pièges et 2,2% en cas d'essais visuels.

Le TR, moyenné sur chaque point de posture oculaire, est représenté sur la figure V.2. Le profil des résultats se distingue de celui obtenu jusqu'ici. Dans les expériences précédentes, seul le point de convergence entre direction du regard et zone stimulée se distinguait des autres : le TR n'était amélioré que pour ce point i. Dans le cas présent, outre le point i, le point cc apparaît aussi se différencier, mais à l'inverse par une importante augmentation du TR.

Les écarts sont du même ordre de grandeur que ceux observés jusqu'ici (cf Tableau V.f). La valeur la plus faible (1,8ms) est obtenue pour la comparaison des points ii et c, la plus importante (10ms) pour la comparaison i, cc.

La distinction des deux situations, posture céphalique ipsi et posture céphalique contra, permet de mieux comprendre ce nouveau profil des résultats globaux. Sur la figure V.3, on s'aperçoit que chacune des situations conduit à des performances différentes. Si la tête n'est pas orientée vers la zone de stimulation cutanée (posture céphalique contra), le TR ne semble pas varier avec la posture oculaire, ou sinon de façon négligeable. Le tableau V.g donne les différences calculées sur chaque couple de points. Elles oscillent entre 0,1 ms (comparaison ii/cc) et 3,9 ms (comparaison i/c). Par contre, dans le cas d'une posture céphalique ipsi, la performance varie de façon importante avec la position des yeux : les TR pour les points ii (345,0 ms) et c (344,9 ms) peuvent être considérés comme identiques, mais la différence entre les TR des deux autres points, i (335,9 ms) et cc (355,9 ms) est de 20 ms (cf Tableau V.g).

Descriptivement, les résultats tendent à confirmer un effet de la posture oculaire sur le TR. Mais cet effet apparaît dépendre de la position de la tête.

Figure V.2 : Temps de réaction en fonction de la Posture Oculaire (PO)

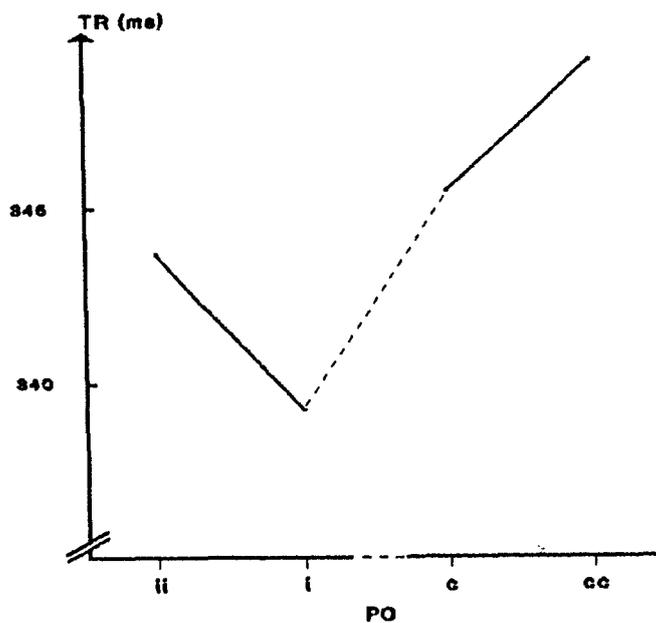
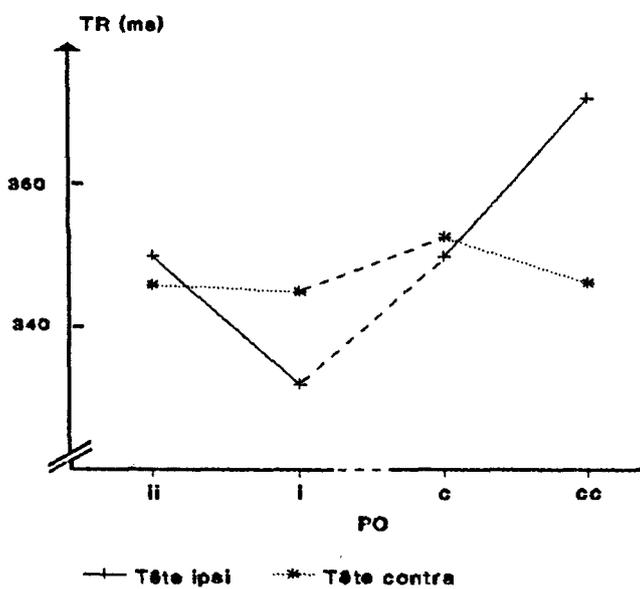


Figure V.3 : Temps de réaction en fonction de la posture oculaire (PO) et de la posture céphalique



contrastes	différences entre les TR	écart type	F (1-20)	Seuil
i/ii	4,5	11,3	4,17	/
i/c	6,3	13,0	5,69	0,05
i/cc	10,0	16,3	8,77	0,01
ii/c	1,8	15,1	0,35	/
ii/cc	5,5	14,5	3,94	/
c/cc	3,7	13,4	1,89	/

TABLEAU V.f : Différences entre les temps de réaction moyens et écart-types des effets individuels

posture céphalique	contrastes	différences entre les TR	écart type	F (1-20)	Seuil
Tête	i/ii	9,1	15,2	8,55	0,01
	i/c	9,0	18,1	5,95	0,01
	i/cc	20,0	22,3	17,01	0,001
ipsi	ii/c	0,1	21,4	0,00	/
	ii/cc	10,9	21,5	6,10	0,05
	c/cc	11,0	22,0	6,23	0,05
Tête	i/ii	0,5	14,2	0,03	/
	i/c	3,9	15,0	1,54	/
	i/cc	0,6	17,8	0,03	/
contra	ii/c	3,4	15,1	1,19	/
	ii/cc	0,1	14,9	0,00	/
	c/cc	3,3	14,0	1,26	/

TABLEAU V.g : Différences entre les temps de réaction moyens et écart-types des effets individuels en fonction de la posture céphalique.

### V.3.4 Analyse inférentielle

#### \* les facteurs posturaux et leur interaction

Le facteur Posture oculaire, P4, est significatif ( $F_{3/60} = 4,5$ ;  $p < .05$ ). L'orientation du regard par rapport à la zone stimulée influence donc bien le TR. Toutefois, l'effet est différent de celui observé dans les autres expériences, ce que nous avons déjà supposé descriptivement.

En effet, à l'exception de l'expérience III (pour laquelle le point ii a un statut particulier, cf Tableau III.d), dans toutes les autres expériences, la comparaison des points deux à deux n'est significative que pour les couples de points incluant le point de convergence spatiale, pas pour les autres. Or, dans le cas présent, il n'existe pas de différence significative entre les deux points de l'hémi-espace ipsilatéral, points i et ii.

Il en est de même pour les deux points contralatéraux c et cc (cf Tableau V.f). Ces résultats et un contraste significatif ( $F_{1/20} = 6,6$ ;  $p < .05$ ) opposant le TR moyenné sur les deux points ipsilatéraux au TR moyenné sur les deux points contralatéraux suggèrent une dichotomie ipsi-contra. Ce profil n'est cependant pas respecté puisque la comparaison du point ii aux points c et cc n'est pas significative. La comparaison des points deux à deux n'est significative que dans le cas où le point i est opposé à chacun des deux points contralatéraux.

Le facteur Posture céphalique, T2, n'est pas significatif ( $F_{1/20} = 0,9$ ;  $p > .05$ ). Le temps de réaction ne dépend donc pas de l'orientation de la tête.

Mais l'interaction entre les deux facteurs posturaux est significative ( $F_{3/60} = 6,4$ ;  $p < .001$ ).

Dans le cas où la tête est en position contra, la posture oculaire n'a aucun effet sur le TR; la restriction P/t<sub>2</sub> n'est pas significative ( $F_{3/60} = 0,7$ ;  $p > .05$ ). Aucune des comparaisons des points deux à deux n'est significative (cf Tableau V.g).

Par contre, dans le cas où la tête est en position ipsi, le TR varie avec la posture oculaire; la restriction P/t<sub>1</sub> est significative ( $F_{3/60} = 7,9$ ;  $p < .001$ ). Toutes les comparaisons des points deux à deux sont significatives sauf pour le couple ii,c (cf Tableau V.g). Le profil des résultats est donc analogue à celui des expériences précédentes, en ce que le temps de réaction est meilleur uniquement au point de convergence spatiale. Il s'en distingue par une dégradation de la performance au point cc.

L'effet de la posture oculaire sur le TR dépend donc bien des conditions de posture céphalique comme nous le laissait supposer l'analyse descriptive.

\* effet des autres facteurs

Aucun des autres facteurs O2 (ordre de posture céphalique), M2 (main de réponse), C2 (côté stimulé) n'a d'effet significatif. Leurs interactions respectives avec les facteurs posturaux (P4 et T2), elles non plus, ne sont pas significatives.

Le facteur bloc n'est pas significatif, ni son interaction avec le facteur P4. A la différence de ce qui avait été observé au cours des expériences précédentes le temps de réaction moyen ne diminue donc pas au fil de la passation.

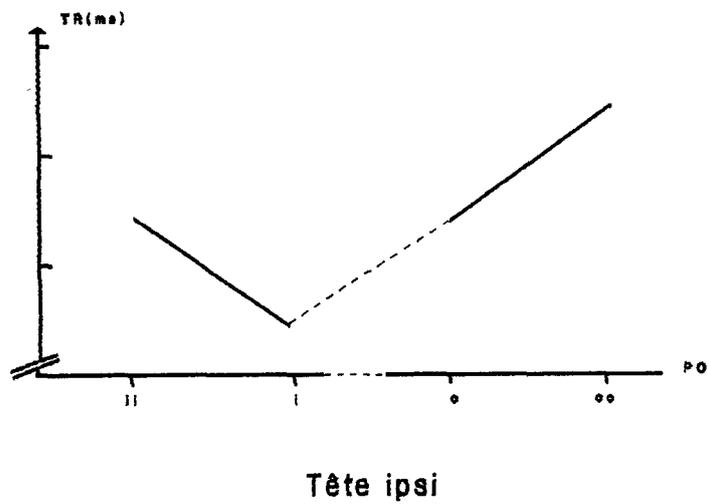
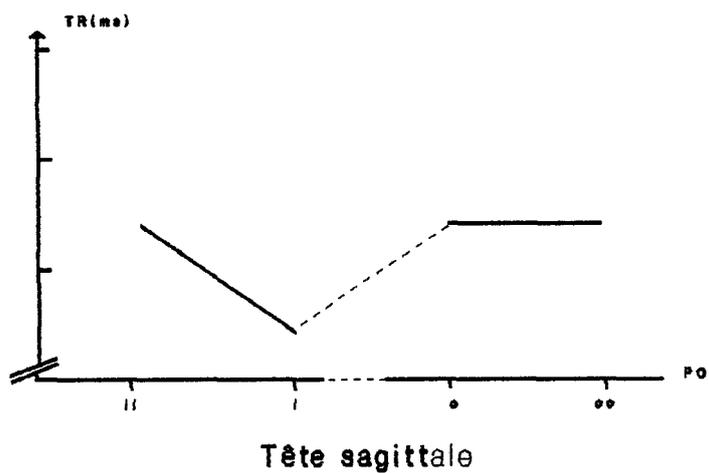
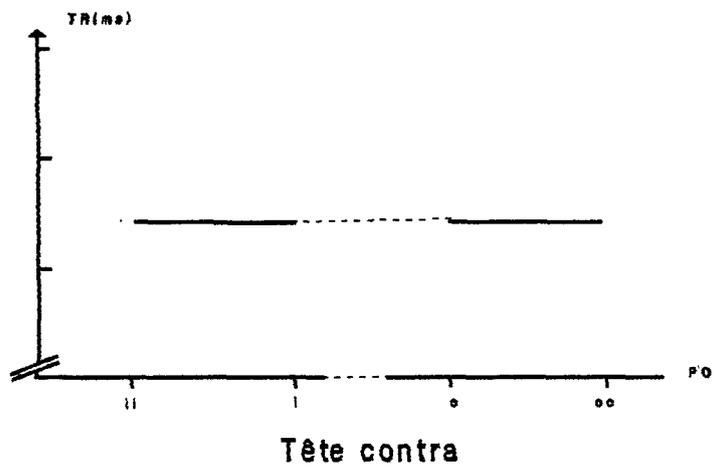
#### V.4 Discussion

Que le sujet ait la tête dirigée vers la zone de stimulation cutanée ou dans une autre direction de l'hémiespace contralatéral n'a pas d'effet sur la détection d'une stimulation cutanée latéralisée. Nous avons vu que la performance des sujets (moyennée sur les quatre points de posture oculaire) ne variait pas en fonction de la position de la tête. La première hypothèse d'un effet global ne peut donc être retenue.

Par contre, les deux composantes posturales entrent en interaction. L'effet de la direction du regard sur la détection d'une stimulation cutanée latéralisée, que nous avons mis en évidence dans les expériences précédentes, dépend des conditions de posture céphalique. L'interaction est confirmée par l'existence de trois profils distincts d'effet de la posture oculaire, résumés sur la figure V.4.

Dans le cas d'une position de tête dirigée vers l'hémiespace contralatéral à celui de la source cutanée (Tête contra), la posture oculaire est sans effet sur la performance des sujets. Le bénéfice comportemental n'est observé que lorsque la tête se trouve en position sagittale médiane ou orientée vers la zone de stimulation. Dans ces deux situations, les profils de résultats sont différents. Si la tête est en position sagittale, nous avons vu que la détection n'était améliorée qu'en cas de convergence entre direction du regard et zone stimulée (point i). Les trois autres points ii, c et cc ne se distinguent pas. Dans le cas d'une position de tête orientée vers la zone stimulée (Tête ipsi), on retrouve le même bénéfice comportemental pour le point i. La comparaison de l'amplitude des effets obtenus au cours des différentes expériences ne permet pas de conclure à une potentialisation de l'effet "posture oculaire" par la position de la tête. Mais cette fois, ce bénéfice s'accompagne d'une dégradation de la performance au point le plus excentré de l'hémiespace contralatéral (point cc). Cette dégradation de

Figure V.4 : évolution de l'effet de la posture oculaire en fonction de la posture céphalique



la performance ne peut être attribuée à une déviation de 30° des yeux, non utilisée dans les expériences précédentes, puisqu'elle n'est pas enregistrée en cas de "Tête contra".

L'ensemble des résultats confirme donc que l'effet de la posture oculaire sur la détection d'une stimulation cutanée latéralisée, tel que nous l'avons observé, est étroitement dépendant d'autres activités posturales au rang desquelles la posture céphalique.

- CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE -

Le traitement privilégié de la sphère cutanée au sein du référentiel égocentré est une nouvelle fois illustré par les résultats des expériences IV et V.

Dans nos conditions expérimentales, le référentiel exocentré apparaît sans influence. Ni les informations visuelles, essentielles dans l'organisation de cet espace, ni la modification de la position exocentrée de l'indice cutané ne change l'effet de la posture oculaire.

Ainsi que nous l'avions supposé, l'activité d'ajustement postural limitée aux seuls mouvements des yeux n'est pas la seule à intervenir dans le phénomène que nous avons enregistré. Toute réorganisation du référentiel égocentré est à même de modifier le bénéfice d'un positionnement des yeux, dès lors qu'elle interagit avec le contrôle de la direction du regard. Ainsi en est-il de la posture céphalique.

Ce résultat n'a en fait rien d'étonnant. Le référentiel égocentré est en effet structuré sur la base de ces activités posturales. Or, l'intégration de la position d'un membre dans l'espace ne se limite pas au traitement d'indices afférents et efférents concernant ce membre pris isolément, mais implique aussi des informations concernant la configuration spatiale du corps dans son ensemble (Lackner 1985; Lackner et Taublieb, 1984; Roll et Roll, 1987b).

Cette idée d'une interactivité des systèmes a largement été démontrée en ce qui concerne les mouvements des yeux. Si la posture oculaire a un effet sur la structuration du référentiel égocentré, réciproquement, les afférences d'origine musculaire peuvent être utilisées pour contrôler la direction du regard :

*"Spatial information related to retinal and oculomotor activity is affecting the spatial representation of arm position, at the same time, the latter is affecting the interpretation of visual direction"*

(Levine et Lackner, 1979, p 281)

*"Furthermore, we propose that the direction of gaze, i.e., the position of the eyes in space, might also be coded on the basis of proprioceptive signals originating from all the body segments involved in a given configuration."*

(Roll et Roll, 1988, p 155)

L'interaction entre la posture oculaire et la posture céphalique est, à cet égard, un exemple particulièrement net.

Son interprétation se conçoit aisément dès lors que l'on considère l'intervention de deux signaux de position, l'un oculaire, l'autre céphalique, ces signaux n'ayant pas la même importance fonctionnelle. Ainsi, les indices de position des yeux dans l'orbite seraient faibles, alors que ceux qui concernent le positionnement de la tête, notamment vis-à-vis du tronc, joueraient un rôle plus important dans l'encodage de la position spatiale d'une cible (Jeannerod et Biguer, 1987).

Il en résulte une organisation hiérarchique des différents systèmes de référence impliqués dans l'organisation du référentiel corporel, comme le rappelle Berthoz (1991) :

*"Une propriété remarquable de ces systèmes de référence est d'être hiérarchiquement organisés : ceci est démontré par l'expérience qui consiste à faire porter à un sujet des prismes qui déforment l'image visuelle et exigent une réorganisation de la calibration du mouvement (Hay, Brouchon, 1972) : si le sujet n'est entraîné à faire cette tâche qu'avec le poignet il ne pourra pas la faire avec le bras ou la tête. Toutefois s'il est entraîné à le faire avec la tête, il pourra ensuite le faire sans entraînement avec le poignet ou le bras. Ceci indique que la tête est au sommet de cette hiérarchie proximo-distale des systèmes de référence."*

En étant dominante d'un point de vue fonctionnel, la Posture de la tête va moduler l'effet de la Posture oculaire et déterminer le profil de la performance des sujets en fonction de la direction du regard.

## **TROISIEME PARTIE**

**APPROCHE NEUROPHYSIOLOGIQUE :  
EFFETS SEGMENTAIRES DE LA POSTURE OCULAIRE.  
-  
LE PROBLEME DE LA DISCRIMINATION**

## INTRODUCTION

L'effet de la posture oculaire que nous avons mis en évidence a été objectivé par un indice comportemental, le Temps de Réaction (TR) bimanuel. Cet indice global ne donne aucun renseignement sur le ou les différents niveaux de traitement impliqués. En d'autres termes, ne peut-on attribuer le bénéfice observé à un effet sur une étape donnée plutôt que sur une autre ?

Des récepteurs périphériques à la mise en jeu des effecteurs de la réponse motrice, le signal cutané est l'objet d'une intégration dans laquelle sont impliquées des structures sous-corticales et corticales spécifiques. Il serait étonnant de ne pas recueillir, à l'une quelconque de ces étapes de traitement, un signe d'une modulation de l'activité en cours par la posture oculaire. A fortiori, l'idée d'un effet localisé à un seul niveau nous semble peu probable. Il faut, nous semble-t-il, plutôt envisager un effet en cascade qui, à partir de la périphérie, va induire une activité, spécifique des conditions posturales.

Notre hypothèse est, qu'une fois l'ajustement postural adopté, après que la stimulation indice a été présentée, va se mettre en place tout un ensemble de mécanismes, préparatoires à l'intégration du signal de réponse cutané.

Il nous semble légitime de parler de période préparatoire dans la mesure où elle se définit comme une période qui précède non seulement la réalisation d'une activité motrice (TR) mais surtout l'intégration d'un signal sensoriel donné (et attendu, dans la mesure où notre situation expérimentale comporte un Signal Indice cutané).

*"A sensorimotor set is a set in which transmission parameters in various sensorimotor pathways have been adjusted to suit a particular task or context."*

(Prochazka 1989)

L'ajustement postural apparaît comme le facteur déterminant des effets de cette période préparatoire :

*"... the goal of a motor act (and the context in which it is to be performed) determines the magnitude of the sensory transmission parameters likely to produce the most appropriate response."*

*"... From all this it seems safe to conclude that anticipatory gain control of sensory transmission is indeed a fundamental strategy of motor systems."*

Prochazka (1989, p. 301)

Le but du travail qui suit a donc été de rechercher, dès le niveau segmentaire, un éventuel effet de la posture oculaire sur la voie afférente.

Les éléments bibliographiques dont nous disposons concourent à confirmer l'existence de tels effets. Nous verrons que leurs répercussions segmentaires mettent en jeu un ensemble de voies efférentes, à point de départ sous-cortical, impliquées dans les activités d'orientation des yeux, de la tête, voire du corps entier.

L'analyse de ces effets démontre que les cibles segmentaires de ces contrôles posturaux sont aussi sous la dépendance des afférences issues de la périphérie, notamment des informations cutanées en provenance des membres.

## 1 Effets segmentaires de la posture oculaire

### 1.1 Effets spinaux d'un ajustement postural

Les répercussions, au niveau spinal, d'un ajustement postural ont été analysées de façon très précise en ce qui concerne les mouvements de la tête. En fait, ainsi que le notent Peterson et Richmond (1988), ce n'est que très récemment que la motricité céphalique a été reconnue comme entité d'étude à part entière. Pendant longtemps, elle n'était abordée que de façon incidente dans le cadre de recherches centrées sur d'autres fonctions sensorielles ou motrices, et tout particulièrement le système vestibulaire. Si nous ne pouvons passer ce dernier sous silence, il n'y sera fait référence qu'au sujet des interactions qu'il entretient avec la musculature du cou largement impliquée elle aussi dans le positionnement de la tête. Toutes les situations expérimentales que nous avons étudiées jusqu'ici impliquaient une immobilité de la tête; on peut donc légitimement supposer une activité sinon nulle, tout au moins négligeable du système vestibulaire. Ce qui n'est pas le cas, ainsi que nous le verrons, pour le système musculaire.

#### 1.1.1 Réflexes toniques du cou

La mobilisation de la musculature du cou induit au niveau postural, dans certaines conditions, des effets connus sous le nom de "réflexes toniques du cou". Le pattern stéréotypé de réponse des membres qu'entraînent ces réflexes a été initialement mis en évidence par Magnus et Kleijn (1912) au cours de l'étude des effets des récepteurs cervicaux. D'abord observé chez l'animal, on en retrouve un équivalent tant chez le jeune enfant que chez l'adulte où il fait partie intégrante de la régulation posturale. Chez certains patients en état de mort cérébrale, la

flexion du cou peut d'ailleurs entraîner une activité plus ou moins complexe au niveau des membres (Turmel et al., 1991).

Essentiellement tonique, ce réflexe présente néanmoins une légère composante dynamique révélée par sa sensibilité à la vitesse du mouvement-stimulus (Wilson, 1988). En l'absence d'afférences vestibulaires (obtenue soit par labyrinthectomie, soit par fixation de la tête et mobilisation du cou), la rotation de la tête autour de l'axe spinal entraîne une extension des membres du côté vers lequel se trouve orienté le menton, une flexion des membres contralatéraux. En cas de dorsiflexion de la tête, on enregistre une extension des membres antérieurs et une flexion des membres postérieurs, en cas de ventriflexion de la tête, le pattern inverse. Il faut noter que les effets moteurs sont opposés à ceux du réflexe vestibulaire (mise en jeu des canaux semi-circulaires lors d'une rotation de la tête), propriété sur laquelle nous reviendrons par la suite.

L'ensemble des auteurs s'accordent sur une localisation, à proximité de la colonne vertébrale, des récepteurs à l'origine de cette activité réflexe. Par contre, la nature de ces derniers a longtemps été source de controverses. L'implication d'éventuels récepteurs articulaires n'a pu être confirmée (Wilson, 1988). Les derniers résultats (Chan et al., 1987; Kasper et al., 1988) concourent à privilégier le rôle des fuseaux neuromusculaires dont la densité est très importante au niveau des muscles périvertébraux, bien qu'aucun réflexe de type monosynaptique n'ait été jusqu'ici enregistré au niveau du cou (Abrahams et al., 1975). L'étude systématique de leurs projections montre en effet qu'ils font synapse avec des interneurons impliqués dans le réflexe tonique du cou (Brink et al., 1985); ils présentent, par ailleurs, la même dynamique fonctionnelle que ces interneurons.

### 1.1.2 Codage spinal : les interneurons

Ces interneurons interviennent dans le codage de la position de la tête, voire du tronc. Les premières études ont été réalisées au niveau de la moëlle cervicale (C<sub>3</sub>-C<sub>5</sub>) où Brink et al. (1985), Wilson et al. (1984) ont enregistré l'activité de ces cellules modulées par la rotation du cou. Ces neurones de type proprioceptifs sont effectivement impliqués dans le réflexe tonique du cou.

Au niveau lombaire (L<sub>3</sub>-L<sub>6</sub>), les mêmes auteurs, mais aussi Suzuki et al. (1985, 1986) ont mis en évidence, chez le chat, la présence d'interneurons présentant des caractéristiques analogues aux cellules enregistrées au niveau cervical, si ce n'est une susceptibilité plus importante aux influences supraspinales. Ce résultat est assez étonnant car l'étude de la réactivité des interneurons semble au contraire démon-

trer une atténuation progressive du contrôle supraspinal dans le sens crânio-caudal (Wenzel, 1977, 1978). Le rôle de ces boucles de régulation longues apparaît notamment chez l'animal spinal : si une telle préparation permet de révéler la composante segmentaire du réflexe, elle met aussi en évidence le fait que l'activité réflexe ne s'exprime avec une dynamique adaptée que sous leur contrôle (Brink et al., 1985; Wilson, 1988). Ces contrôles s'exerceraient notamment par les voies vestibulo-spinales et réticulospinales.

Ainsi, les interneurones lombaires sont soumis à deux types d'influences, soit vestibulaires (ayant pour origine probable les otolithes et/ou les canaux semi-circulaires), soit en provenance des récepteurs musculaires du cou. L'activité de ces neurones, en fonction des différentes combinaisons de mouvements tête-tronc, présente un maximum pour une direction privilégiée. L'analyse de ces "vecteurs de polarisation" ("polarization vectors") révèle une répartition très large sur 360° permettant un codage des mouvements sur toute leur amplitude. Cette notion d'activation maximale pour une direction privilégiée est d'ailleurs retrouvée au niveau musculaire. La réaction d'ajustement postural induite par le réflexe tonique du cou repose sur la mobilisation de l'ensemble de la musculature des membres. Ainsi, les motoneurones présentent une activité maximale en fonction d'une direction, activité qui résulterait, selon Wilson et al. (1986), de la somme des "vecteurs" des neurones prémoteurs, d'influences supraspinales mais aussi d'un feedback périphérique en provenance des membres. Wilson et al. (1986) ont mis en évidence une activation préférentielle des muscles des épaules et des membres antérieurs en fonction de la position relative de la tête et du tronc.

L'interaction entre les deux types d'afférences auxquelles sont soumis les interneurones lombaires (vestibulaires et récepteurs articulaires du cou) est toujours complémentaire. Au niveau d'un même neurone, bien que le gain vestibulaire (rapport entre la réponse neuronale (spikes/seconde) et l'amplitude (en degrés d'angle) du mouvement) soit toujours moindre, l'interaction donne des effets opposés qui tendent à s'annuler (Pompeiano, 1988). Les répercussions fonctionnelles de ce phénomène sur l'activité des membres (Lindsay et al., 1976; Manzoni et al., 1979a, 1979b, 1983; Wilson, 1988b; Wilson et Peterson, 1981) sont bien connues. La finalité en est une inhibition des effets réflexes, d'origine respectivement vestibulaire et nucale, s'exerçant sur les membres afin de libérer la motricité de la tête. Par contre, l'activité de plusieurs interneurones, chacun ne recevant qu'un type d'afférence, donne une activité résultante qui est la somme des effets individuels. Beaucoup de ces interneurones sont de nature proprioceptive, et ils feraient synapse sur les motoneurones des muscles des membres postérieurs (Wilson, 1988b; Yates et al., 1989). Ceci expliquerait les répercussions

motrices d'une mobilisation de la tête auxquelles nous venons de faire référence.

### 1.1.3 Influences périphériques

Les interneurons lombaires, dont l'activité est modulée par la rotation de la tête, jouent donc un rôle déterminant dans le codage postural. Le rôle de ces interneurons, proprioceptifs pour la plupart, est d'autant plus important qu'aux contrôles supraspinaux, qui régulent leur activité, se combinent des influences périphériques en provenance des membres inférieurs (Yates et al., 1988, 1989). Ces influences, principalement excitatrices, sont exercées par deux types d'afférences, musculaires ou cutanées. Un phénomène de convergence a aussi été observé entre les afférences de même nature des différents muscles d'un même membre.

Yates et al. (1989) font par ailleurs un parallèle intéressant entre leurs données et celles de Vasilenko et Kostyukov (1976) et d'Edgley et Jankowska (1987a, 1987b). Les premiers ont enregistré au niveau lombaire, en position ventromédiane comme Yates et al., l'activité d'interneurons proprioceptifs modulée par la stimulation des voies réticulospinales et vestibulospinales, mais aussi du membre postérieur ipsilatéral. Edgley et Jankowska (1987a, 1987b) ont eux aussi observé une modulation de l'activité des interneurons ventromédians de L4 par les afférences périphériques.

L'étude du réflexe tonique du cou permet donc de révéler, lors d'un ajustement postural, une modulation de l'activité des mêmes interneurons par des influences à la fois descendantes et d'origine périphérique. Si les préparations aigües chez l'animal autorisent une analyse très fine des phénomènes cellulaires, elles posent toutefois le problème de l'intégration de ce type d'activité au cours d'une activité motrice normale. Chez l'homme, les travaux se sont surtout orientés vers des tests de la réactivité des motoneurons aux changements posturaux.

### 1.1.4 Réactivité motoneuronale

Les techniques de stimulation, de lésions, d'anesthésie, d'enregistrement mettent donc en évidence le rôle des informations proprioceptives du cou dans le contrôle postural et dans l'activité réflexe des membres. Mais, ainsi que nous venons de le voir, les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents ne sont que partiellement élucidés. Le problème majeur est d'intégrer les deux types d'apport, comportemental et neurophysiologique, qui mettent bien souvent en jeu des

situations expérimentales différentes. De plus, les données sont recueillies ou sur l'animal en préparation aigüe, ou chez l'homme. La plupart du temps, la mise en parallèle des résultats expérimentaux se fait par rapprochement et les conclusions doivent toujours être réservées faute de confirmation directe.

Une technique qui permet, dans une certaine mesure, de répondre à ces objectifs est la vibration mécanique des muscles du cou. Nous avons vu qu'en activant de façon préférentielle les terminaisons primaires des fuseaux neuromusculaires (Roll et al., 1989; Roll et Vedel, 1982), elle permet de reproduire ce qui se passe au cours d'une activité motrice dynamique normale (Matthews, 1982; Roll, 1986; Roll et Roll, 1987). Le protocole a donc été utilisé pour analyser le rôle des afférences musculaires du cou d'un point de vue psychophysique et neurophysiologique chez l'homme.

Lund (1978) a été l'un des premiers à observer que la vibration des muscles du cou provoque, chez un sujet debout, pieds joints, une illusion de chute du corps vers l'avant, ainsi qu'un mouvement réel dès que la stimulation se prolonge au-delà de trois à cinq secondes. Si l'illusion, présente chez tous les sujets, est plus ou moins ample, l'ouverture des yeux la réduit systématiquement ainsi que tout effort pour essayer de lutter contre elle. L'implication des récepteurs musculaires est démontrée par la persistance de l'effet sous anesthésie cutanée, mais par sa disparition sous xylocaïne intramusculaire.

Ces résultats sont à rapprocher des travaux déjà mentionnés de Roll et Roll (1987, 1988), et de Roll et al. (1989), qui analysent les effets posturaux et kinesthésiques de la vibration des muscles du cou, en synergie avec la stimulation des muscles extraoculaires. La situation est analogue à celle de Lund (1978) : les sujets sont debout, yeux fermés. Ces auteurs ont montré que, comme au niveau extraoculaire, la direction de l'illusion de mouvement et du déplacement réel est étroitement dépendante du groupe musculaire vibré. Ainsi, pour une vibration du sterno-cléido-mastoïdien, ils observent un mouvement vers l'avant (comme pour le droit supérieur), pour une vibration du splénius, un mouvement vers l'arrière (comme pour le droit inférieur).

L'expression motrice de la manipulation des afférences proprioceptives met donc en jeu des événements segmentaires qui, ainsi que nous venons de le voir par la modulation de la réactivité des interneurons, apparaissent sous le contrôle direct des conditions posturales. En testant le niveau d'excitabilité des motoneurons par la technique du réflexe de Hoffmann, mais aussi en enregistrant l'activité électromyographique (EMG) spontanée des extenseurs des membres inférieurs (notamment

du soléaire), Rossi et al. (1985) ont mis en évidence que la vibration des muscles du cou induisait une activation des contrôles descendants supraspinaux. Cette activation se traduit par la mise en jeu d'influences excitatrices et inhibitrices sur les motoneurones des extenseurs des membres inférieurs. Ces auteurs ont travaillé avec 10 sujets debout, yeux fermés, les bras le long du corps. Les illusions de déplacement vers l'avant ont été retrouvées.

En faisant varier le délai séparant le début de la vibration, de la stimulation réflexogène, Rossi et al. (1985) ont mis en évidence l'existence d'un phénomène polyphasique : une inhibition précoce (vers 100 ms) est suivie de deux périodes de facilitation, la première très brève (vers 150-300 ms), la seconde persistante et croissante (vers 450-600 ms). Cette facilitation tardive est très dépendante des conditions expérimentales. Ainsi, elle est remplacée par une inhibition durable chez un sujet maintenu et serait en fait une réaction compensatoire au déplacement induit par la vibration des muscles.

Les activités motrices induites de façon réelle par le réflexe tonique du cou ou de façon illusoire par vibration musculaire sont de type dynamique. Leur finalité première est cependant le maintien d'une posture, donc d'une motricité de type statique.

Ainsi Manzoni et al. (1979a, 1979b) ont montré que les afférences proprioceptives en provenance du cou contrôlaient l'activité réflexe mais aussi l'activité posturale. Ils ont étudié, chez le chat, les répercussions d'une section des racines dorsales en C<sub>1</sub>-C<sub>3</sub>, qui supprime les afférences proprioceptives des muscles du cou. Une déviation de la tête de l'animal, contralatéralement à la lésion, est systématiquement observée; ce phénomène est lié à une répartition asymétrique du tonus musculaire. Mais cette asymétrie apparaît aussi au niveau des membres avec une hypertonie ipsilatérale (les membres sont en extension) et une hypotonie contralatérale des extenseurs (les membres sont fléchis).

Cette perturbation posturale s'accompagne d'un déficit de la réaction de placement des membres ipsilatéraux à la section. Si la réaction à point de départ cutané est totalement supprimée, par contre, la réaction à point de départ proprioceptif n'est que partiellement altérée.

L'influence des afférences du cou sur les motoneurones mettrait en jeu des faisceaux descendants propriospinaux et/ou supraspinaux. La persistance des troubles moteurs après décérébration rétro- ou pré-collulaire exclut l'intervention de mécanismes mésencéphaliques ou plus haut situés. Si les structures cérébelleuses semblent intervenir, la persistance d'une asymétrie posturale après destruction du vermis et du noyau fastigial laisse supposer des boucles de régulation proprioceptive

intraspinales, comme il en existe entre les niveaux cervical et lombaire (Wenzel, 1977; Wilson, 1988a, 1988b).

Les effets observés au niveau segmentaire sont en fait étroitement dépendants de la position de la tête par rapport aux trois axes de déplacements possibles (Nashner et Wolfson, 1974; Traccis et al. 1987). Une rotation latérale n'aura pas les mêmes effets si la tête est en ventriflexion ou en dorsiflexion. Wenzel et Thoden (1976), Wenzel et al. (1977) ont étudié l'influence de différentes positions du cou sur l'activité réflexe monosynaptique des extenseurs et des fléchisseurs des membres postérieurs du chat. Suite à une stimulation des troncs nerveux au creux poplité, l'activité afférente a été recueillie au niveau des racines ventrales. Afin d'éliminer toute influence d'origine vestibulaire, la tête de l'animal a été fixée et inclinée de 45 degrés vers l'avant, le corps pouvant être alors mobilisé soit en flexion latérale, soit en dorsi- et ventri-flexion, soit en rotation autour de l'axe du corps. Flexions latérales et rotations ont donné des résultats en accord avec le réflexe tonique du cou, à savoir une facilitation ipsilatérale et une inhibition contralatérale des extenseurs (le pattern étant inverse pour les fléchisseurs). Si la dorsiflexion a aussi des effets différents sur chaque groupe musculaire (inhibition des extenseurs, facilitation des fléchisseurs), par contre la ventriflexion conduit à une inhibition massive, qui peut aller jusqu'à 70% de l'activité de tous les réflexes monosynaptiques étudiés. Mais le résultat le plus original est que cet effet est proportionnel à l'importance de la déviation induite par l'ajustement postural.

La modulation de la réactivité des motoneurones spinaux en fonction de différentes excentricités de la tête a été étudiée chez l'homme par Traccis et al. (1987). Ces auteurs ont enregistré l'amplitude du réflexe de Hoffmann chez 8 sujets, yeux fermés, tête fixée et maintenus en position assise dans un fauteuil tournant. Un tel dispositif, impliquant un mouvement du corps par rapport à la tête, et non l'inverse, permet d'éliminer les influences vestibulaires. L'activité réflexe a été enregistrée avant puis après des déviations de 4, 8, 12 et 16 degrés de part et d'autre du plan médian.

L'amplitude du réflexe est modifiée proportionnellement à l'angle de déviation. Pour une déviation ipsilatérale à la jambe stimulée, on enregistre une facilitation, pour une déviation contralatérale, une inhibition. Ce pattern de réponse est analogue à celui observé par Manzoni et al. (1979) chez le chat.

Ces résultats montrent donc qu'une activité d'ajustement postural, tonique par définition, fait l'objet d'un codage segmentaire. Ce codage met en jeu des faisceaux descendants (vestibulospinal, réticulospinal, tectospinal) sous contrôle supraspinal. Toutefois, la persistance d'une modulation de l'activité segmentaire, chez des préparations ayant subi une section haute de la moëlle, révèle l'existence de circuits intraspinaux importants. La traduction motrice implique les motoneurons dont le niveau de réactivité, comme en témoigne l'enregistrement des réflexes monosynaptiques, se trouve modifié par la posture en cours. Les interneurons, qui interviennent dans l'intégration segmentaire de l'activité d'ajustement postural, sont aussi soumis à un contrôle périphérique, exercé notamment par les informations cutanées et proprioceptives en provenance des membres.

Si nous avons mis l'accent sur les informations proprioceptives en provenance des muscles du cou, c'est que ces derniers ont une dynamique fonctionnelle en étroite interaction avec les mouvements oculaires. Les protocoles expérimentaux que nous avons jusqu'ici étudiés reposent tous sur une mobilisation de la tête ou des yeux. Or, comme nous allons le voir, la posture oculaire a des répercussions sur l'activité des muscles du cou.

## 1.2 Posture oculaire

### 1.2.1 Motricité oculaire et muscles du cou

#### 1.2.1.1 Aspects dynamiques

Easton (1971) a été l'un des premiers à démontrer les effets d'une mobilisation de la musculature extraoculaire sur le tonus du cou et des membres. Les effets de ces propriocepteurs étaient d'autant plus surprenants qu'aucun travail n'avait jusqu'alors prouvé leur implication ni dans le contrôle postural (Brindley et Merton, 1960; Cohen, 1961), ni dans des réflexes d'étirement. Chez des chats anesthésiés, Easton a observé une inhibition systématique de l'activité électromyographique non seulement des muscles du cou, mais aussi du biceps et du triceps des membres antérieurs après un étirement de chacun des muscles extraoculaires. La disparition de l'effet d'une stimulation de l'oblique inférieur, suite à une section de la troisième paire des nerfs crâniens, était un argument en faveur de l'intervention des afférences de type fusorial. Roucoux et al. (1982) ont par ailleurs enregistré une corrélation étroite entre l'activité des muscles du cou et les mouvements oculaires horizontaux.

Vidal et al. (1982) ont eux travaillé avec des chats vigiles dont la tête est fixée. Ils ont analysé l'activité de muscles profonds du cou pendant des mouvements oculaires spontanés, ou pendant le nystagmus vestibulaire. La réponse des muscles homonymes est complémentaire : activation en cas de mouvements oculaires ipsilatéraux au muscle enregistré, et inhibition du muscle homonyme contralatéral. L'accroissement d'activité est dû à la fois à une augmentation de la fréquence de décharge des unités motrices déjà actives, et à un recrutement progressif d'autres unités motrices. Cette modulation de l'activité musculaire est corrélée uniquement avec la composante horizontale du mouvement oculaire et semble due à la position de l'oeil dans l'orbite et non à la vitesse du mouvement.

Des résultats analogues ont été obtenus par Lestienne et al. (1984) sur le singe. En plaçant leurs animaux dans les mêmes conditions que les chats de Vidal (vigiles, tête fixée), ces auteurs ont analysé l'effet de mouvements oculaires spontanés, d'un nystagmus vestibulaire ou de poursuites oculaires d'une cible. Cette dernière procédure a permis de recueillir des données pendant les phases de saccade et de fixation. Le couplage entre l'activité des muscles du cou et la composante horizontale des mouvements des yeux, induits par stimulation vestibulaire, n'apparaît qu'à partir d'une certaine excentricité du regard. Par contre les deux autres procédures induisent systématiquement une activation musculaire en cas de déviation ipsilatérale des yeux et une inhibition en cas de déviation contralatérale, sans seuil d'excentricité. Les saccades oculaires, qui viennent se greffer sur les mouvements de poursuite, donnent le même pattern de réponse musculaire. La durée de la pause EMG contralatérale induite par la saccade est étroitement corrélée avec celle de la saccade, mais son apparition précède en général de quelques millisecondes (10 à 20 ms) le début de cette dernière.

Les fixations oculaires induisent, elles, l'apparition d'une activité tonique instable qui a tendance à s'atténuer sur une courte période de temps lorsque la fixation est maintenue.

#### 1.2.1.2 Aspects toniques

Les mouvements horizontaux des yeux induisent donc une inhibition des muscles contralatéraux du cou et une activation ipsilatérale. Le couplage fonctionnel a aussi été démontré sur le mode tonique avec l'analyse de l'effet d'une position plus ou moins excentrée des yeux.

Chez le chat, Roucoux et Crommelinck (1988) ont noté un pattern d'activité musculaire bien différent selon les conditions expérimentales : à une activité essentiellement phasique lorsque la tête est libre, fait place une activité tonique lorsque la tête est maintenue. Cette activité, enregistrée pour différents points de fixation dans les

plans verticaux et horizontaux, est proportionnelle à la déviation induite.

Les premières données quantitatives concernant la relation entre la position des yeux et les unités motrices des muscles du cou, chez l'homme, ont été rapportées par André-Deshays *et al.* (1988). Ces auteurs ont enregistré l'activité du splénius droit grâce à des électrodes intramusculaires. A la différence de l'électromyogramme de surface qui ne donne qu'un aperçu global de l'activité, cette technique permet, non seulement d'enregistrer l'activité d'unités motrices isolées, mais aussi d'analyser la réponse de muscles profonds comme le splénius. De plus, l'évaluation du niveau de tension globale du muscle est toujours conservée puisque Mariani *et al.* (1980) ont démontré que la valeur absolue de la force dépend à la fois du nombre et de la fréquence de décharge des unités motrices actives.

Dix sujets, dont la tête est immobilisée, fixent des diodes électroluminescentes disposées à un mètre, à hauteur des yeux, sur un arc de cercle. Ces cibles visuelles sont séparées par un angle de 5 degrés jusqu'à 45 degrés d'excentricité. Le protocole est conçu de façon à enregistrer le nombre de spikes pendant les 5 dernières secondes de la période de fixation (10 secondes) de chaque cible. Cette technique permet de valoriser la composante tonique au détriment de l'aspect phasique qui apparaît pour des changements rapides du regard quand la saccade est supérieure à 5 degrés. Les données ont été recueillies sur deux phases continues de présentation des cibles : une première qui, à partir du point origine (plan sagittal) conduit à des points de posture oculaire, ipsilatéraux au splénius droit, de plus en plus excentrés, suivie immédiatement d'une phase de retour progressif à l'origine avec poursuite des fixations contralatérales.

Dans ces conditions le seuil d'apparition de décharge des unités motrices est d'environ 5 degrés. Le résultat le plus intéressant est que cette activité est proportionnelle à l'excentricité de la posture oculaire. La fixation de cibles de plus en plus périphériques s'accompagne non seulement d'un accroissement de la fréquence de réponse des unités motrices déjà actives mais aussi du recrutement progressif d'autres unités. Toutefois, pour une même posture, l'activité se maintient à un niveau constant, illustrant ainsi l'aspect tonique du phénomène. Ce résultat diverge des observations de Lestienne *et al.* (1984) qui ont enregistré, chez le singe, une activité EMG peu stable en cas de fixation oculaire avec une chute progressive de la réponse tonique.

### 1.2.2 Motricité oculaire et tonus des membres

Les effets de la motricité oculaire sur l'activité posturale et notamment sur le tonus des membres inférieurs ne sont exploités en clinique que depuis peu de temps.

Le regain d'intérêt pour ces phénomènes mis en évidence dès le début du siècle (Bonnier, 1904 cité par Gagey, 1984) apparaît aussi dans les travaux fondamentaux comme ceux de Gauthier et al. (1990), Roll et al. (1989a, 1989b) essayant d'en préciser la neurophysiologie sous-jacente.

Différents tests ont été mis au point pour analyser l'effet des mouvements oculaires volontaires ou réflexes sur l'activité posturale (Gagey, 1987).

Au nombre de ceux-ci, deux sont particulièrement illustratifs. Le premier, la réaction oculo-posturale, se caractérise par une déviation contralatérale du corps lors de la rotation des yeux. Cette réaction compensatoire est classiquement observée chez un sujet debout, pieds joints, bras pendant le long du corps.

Un autre test, moins classiquement utilisé, est le "test des pieds", mis au point par Gagey et al. (1973). Ces auteurs ont observé une modification systématique du tonus des extenseurs des membres inférieurs au cours d'une déviation maintenue du regard, chez un sujet assis, jambes pendantes. L'asymétrie de tonus enregistrée se manifeste par un déplacement assez lent de l'un des pieds, qui atteint son maximum par petites saccades en huit à dix secondes. Le même phénomène est enregistré si des mouvements de la tête ipsi- ou contra-latéraux se conjuguent aux déviations du regard.

Ces auteurs ne rapportent aucune modification en cas de mobilisation de la tête seule, si les yeux restent fixés dans le plan médian.

### 1.3 Conclusion sur les aspects de couplage tonique

De l'ensemble de ces données il ressort que la maintien la tête immobile, par quelque procédé que ce soit (contention, consignes...), n'empêche pas l'apparition d'une activité phasique au niveau des muscles du cou. Cette activité est sous la dépendance étroite les mouvements oculaires, notamment de leur composante horizontale. La dynamique fonctionnelle est toujours la même, une déviation des yeux s'accompagne d'une activation des muscles cervicaux ipsilatéraux et d'une inhibition des muscles contralatéraux. Mais l'aspect le plus intéressant est la mise en évidence d'un couplage tonique entre l'oeil et le cou. Qu'il s'exprime sous la forme d'une bouffée EMG qui diminue pendant la fixation oculaire

chez le singe (Lestienne et al., 1984), ou sous la forme d'une réponse constante et stable des unités motrices actives pendant la maintien de la posture oculaire, réponse proportionnelle à l'excentricité de cette dernière chez l'homme (André-Deshays et al., 1988), ce couplage révèle l'importance d'une "synergie statique" entre les différents segments corporels. Cette synergie peut être considérée comme l'un des principes organisateurs du référentiel égocentré et apparaît comme fondamentale au cours des activités d'orientation et d'ajustement postural.

Bien que les mécanismes de découplage soient très développés chez l'homme et les primates, le couplage tonique qui sous-tend la synergie d'orientation chez les autres espèces persiste chez l'homme (André-Deshays et al., 1988). Les effets segmentaires rapportés pourraient mettre en jeu un contrôle descendant d'origine proprioceptive. L'implication, dans la modulation de la réactivité des motoneurones et des interneurones, d'une éventuelle copie d'efférence des commandes motrices (décharge corollaire) est une hypothèse qui doit aussi être envisagée.

## 2 Données neurophysiologiques

Quelle est l'origine de ce couplage entre motricité oculaire et motricité céphalique ? Quels sont les mécanismes susceptibles d'expliquer une telle interactivité mais aussi les effets sur la motricité des membres ? Quelles sont les voies descendantes, véhiculant un signal de position des yeux et/ou de la tête, qui moduleraient, au niveau segmentaire, la réactivité des motoneurones et des interneurones soumis par ailleurs à des influences cutanées et proprioceptives d'origine périphérique ?

A ces questions, les données disponibles n'apportent la plupart du temps qu'une ébauche de réponse. Quelques éléments semblent conforter l'hypothèse d'un effet descendant exercé par les ajustements posturaux, considérés dans leur aspect tonique, sur les messages afférents. Certes la connaissance des circuits sous-jacents fait défaut. Elle seule permettrait de comprendre comment une déviation des yeux et/ou de la tête est susceptible d'avoir les effets que nous venons de rapporter au niveau segmentaire.

Après avoir envisagé l'hypothèse d'un signal moteur commun contrôlant les déplacements de la tête et des yeux, nous verrons que la voie tectoréculospinale joue un rôle déterminant dans l'acheminement de ce message. Cette voie semble aussi impliquée dans le codage segmentaire des

activités d'ajustement postural et est susceptible d'interagir avec les messages, notamment cutanés et proprioceptifs, en provenance de la périphérie.

Enfin, nous verrons qu'à l'origine de cette voie les collicules supérieurs, tout en intégrant un signal de position des yeux, jouent un rôle capital dans la gestion de l'espace somesthésique.

## 2.1 Communauté de commandes motrices

L'hypothèse d'une communauté de commandes, contrôlant la motricité de la tête et des yeux, semble la plus fructueuse (Guitton et Munoz, 1988). Parmi les structures susceptibles d'être à l'origine d'un tel message, les collicules supérieurs ont un statut bien particulier.

L'enregistrement unitaire chronique, chez le singe, a permis de mettre en évidence une décharge colliculaire juste avant les saccades oculaires (Wurtz et Goldberg, 1971). Cette activité spécifique des cellules des couches intermédiaires et profondes présente un maximum, indépendant de la position de l'oeil dans l'orbite, mais qui est fonction de la direction et de l'amplitude de la saccade oculaire. Pour chacune de ces cellules, il est ainsi possible de définir un "champ moteur" ("movement field") dont la taille est fonction de l'amplitude du mouvement induisant l'activation maximale. Au niveau de la partie antérieure du collicule, les neurones déchargent avant les saccades de petite amplitude, au niveau de la partie postérieure avant les saccades de grande amplitude.

Cette organisation topographique se retrouve pour d'autres propriétés motrices. On sait, en effet, que la stimulation de ces structures est capable d'induire non seulement des mouvements des yeux, mais aussi des oreilles, des vibrisses, de la tête, voire du corps entier, mouvements dont les caractéristiques (conjugaison, direction...) dépendent du site de stimulation (Roucoux et Crommelinck, 1988). Guitton et al. (1980) distinguent chez le chat, dont la tête est immobilisée, trois zones principales.

La zone antérieure (2/3 antérieurs) couvre environ les 25 degrés au centre de la rétine. Sa stimulation, en un même point, induit des saccades toujours identiques quelle que soit la position de l'oeil dans l'orbite (codage rétinien). L'amplitude de la saccade dépend de l'endroit stimulé, mais aussi de la durée et de l'amplitude du train de stimulation; si la stimulation est maintenue, les saccades se succèdent en s'ajoutant les unes aux autres. Chaque mouvement oculaire s'accompagne d'une activation des muscles ipsilatéraux du cou, avec une latence d'autant plus brève que l'oeil se trouve au centre du champ oculomoteur et même dévié de quelques degrés vers le muscle. Cet élément est à

rapprocher du "seuil de position" de l'oeil à partir duquel, la même procédure, chez un chat dont la tête est libre, induit un mouvement de cette dernière (Roucoux et al., 1980).

La stimulation de la zone intermédiaire donne naissance, quant à elle, à des saccades dirigées vers une même zone du champ oculomoteur pour un point identique de stimulation, et ceci quelle que soit la position initiale de l'oeil. Ces "goal-directed" saccades ("craniotopic saccades") n'atteignent la zone-cible que si la stimulation a été suffisamment longue. Mais, une fois la cible atteinte, l'oeil s'immobilise que la stimulation soit maintenue ou non. Ces mouvements oculaires s'accompagnent d'une activité caractéristique des muscles du cou qui apparaît même si l'oeil est déjà en position et n'effectue aucun mouvement. L'EMG présente deux bouffées séparées par un silence : une première de courte latence (7 à 10 ms) très brève, une seconde, plus tardive (40 à 50 ms). Il faut noter que ce pattern d'activité ne dépend pas de la position initiale de l'oeil. Il en est de même pour les mouvements de la tête qui apparaissent chez l'animal non maintenu.

Quant à la dernière zone, la plus postérieure, elle est à l'origine de saccades systématiquement dirigées vers le centre du champ oculomoteur, chez l'animal dont la tête est immobilisée. Ces saccades s'accompagnent d'une activité de latence constante au niveau des muscles du cou. Dès lors que la tête est libre, sa mobilisation par la stimulation colliculaire, l'amène dans une position particulière de l'espace (l'excentricité est comprise entre 60 et 70 degrés). Ces mouvements se réalisent dans un référentiel corporel, le corps lui-même pouvant être impliqué.

Le rôle des collicules supérieurs dans le contrôle de la motricité conjuguée oeil-tête est donc très complexe (nous avons délibérément passé sous silence les interactions avec le système vestibulaire puisque nos sujets ont la tête immobilisée). D'un codage rétinien au niveau de la zone antérieure à un codage impliquant le corps entier au niveau de la zone postérieure, en passant par un codage crânien, une fois de plus la démonstration est faite que toute activité sensori-motrice ne prend valeur que dans un référentiel particulier. La distinction de ces différents espaces spécifiques d'action s'appuie sur des données neurophysiologiques qui valident le constat éventuellement fait au niveau comportemental.

Il faut néanmoins noter que les observations les plus nettes concernent le chat. Chez les primates, l'implication des collicules supérieurs dans les mouvements de la tête était jusqu'ici moins évidente (Sparks, 1986, Sparks et Hartwich-Young, 1989). Le phénomène semble lié à l'accroissement de taille du champ oculomoteur qui permet un balayage

plus important du champ visuel par les seuls mouvements oculaires (Grantyn et Berthoz, 1988). Ainsi, les mouvements de tête n'apparaîtraient que lorsque l'oeil se trouve dans une position périphérique extrême (Stryker et Schiller, 1975 cités par Roucoux et Crommelinck, 1988). Mais des données récentes prouvent que la stimulation de la partie postérieure des collicules supérieurs, chez le singe, induit des mouvements combinés de la tête et des yeux (Goldberg et Segraves, 1986, cités par Sparks et Hartwich-Young, 1989). De plus, le couplage tonique entre mouvements des yeux et activité des muscles du cou existe même pour des déviations limitées des yeux (Lestienne et al., 1984).

Le problème se pose dès lors de savoir si les efférences colliculaires ne seraient pas impliquées dans la modulation de la réactivité des motoneurones mais aussi des interneurones qui reçoivent des afférences notamment cutanées et proprioceptives en provenance des membres.

## 2.2 Cibles et voies des efférences tectales

### 2.2.1 Efférences tectales

Quelles sont les voies et les cibles des signaux d'origine colliculaire susceptibles d'être impliquées dans le contrôle de la motricité de la tête et des yeux avec leurs répercussions au niveau spinal ?

En fonction de leur origine, on distingue trois principaux contingents efférents d'origine colliculaire (Kaas et Huerta, 1988; Sparks, 1986). Le premier, issu des couches superficielles, projette notamment sur la formation réticulée mésencéphalique (noyau prétectal connecté aux noyaux oculomoteurs de la formation réticulée pontique), sur le pulvinar (inférieur à destination du cortex strié et de la partie postérieure du lobe temporal), sur le thalamus (noyau magno cellulaire dorso médian) ainsi que le corps genouillé latéral (portions ventrale et dorsale). Les deux autres contingents sont issus des couches profondes. Les projections ascendantes sont destinées essentiellement au diencephale et au mésencéphale (cf les revues de Sparks, 1986 et de Kaas et Huerta, 1988).

Quant aux projections descendantes qui exercent un contrôle direct des mouvements d'orientation de la tête et des yeux, deux contingents sont classiquement distingués chez les primates, l'un croisé, l'autre ipsilatéral.

Le faisceau ipsilatéral ("tectopontine-bulbar tract", Sparks, 1986; Sparks et Hartwich-Young, 1988) projette notamment sur les structures oculomotrices de la formation réticulée mésencéphalique (Sparks, 1986), sur la formation réticulée pontique et sur deux noyaux réticulaires, Nucleus Reticularis Tegmenti Pontis (NRTP) et Nucleus

Reticularis Pontis oralis (NRPO). Il projette aussi sur le noyau cuneatus qui véhicule les informations somesthésiques en provenance des membres supérieurs, du cou et de la tête.

Le faisceau croisé, ou tectospinal, projette lui aussi sur des structures à destination du cervelet comme le NRTP ainsi que le complexe olivaire inférieur. D'autres structures oculomotrices reçoivent des afférences en provenance du tectospinal, le noyau abducens, innervant le droit externe, et le NRPO à l'origine du faisceau réticulospinal. Si ce dernier est impliqué dans le contrôle des mouvements de la tête, d'autres cibles, jouant le même rôle, reçoivent des afférences du faisceau tectospinal : le noyau supraspinal à destination des cinq premiers segments cervicaux de la moëlle épinière (couches VI et VIII).

Il ressort donc que les efférences en provenance des couches profondes des collicules sont dirigées vers des structures du mésencéphale, du pont, du bulbe, contrôlant la motricité des yeux, de la tête voire du tronc. De plus, le NRPO apparaît comme un relais sur le faisceau tecto-réticulo-spinal, possible voie d'expression segmentaire de l'ensemble des événements qui accompagnent toute activité motrice. Les effets spinaux d'un ajustement postural, qu'il implique un mouvement de la tête ou la seule posture oculaire ne mettraient-ils pas en jeu, de façon privilégiée, l'ensemble de ces structures ? Il est fort probable qu'un effet segmentaire des ajustements posturaux, que nous mettons en jeu lors d'une mobilisation de la tête et/ou des yeux, implique de tels faisceaux descendants (Holstege, 1988).

### 2.2.2 Voie tecto-réticulo-spinale

Au niveau de la formation réticulée, on trouve trace d'un codage de l'activité d'ajustement postural. Chez le rat, Saling et Duda (1986) ont ainsi enregistré une modification sélective du pattern de réponse des neurones du pont et du bulbe en fonction de l'acte moteur en cours. Des phases typiques d'activation et d'inhibition apparaissent selon que l'animal est assis ou debout. Le résultat n'a à priori rien de surprenant si l'on ne retient que la dynamique du mouvement. Par contre il devient plus intéressant dès lors que les changements d'activité apparaissent spécifiquement liés à la composante posturale.

Une élégante démonstration du rôle du faisceau tecto-réticulo-spinal, au cours des activités posturales, a été faite par Peterson et al. (1971). Les neurones réticulospinaux sont en effet impliqués dans la modulation de la réactivité des motoneurones des muscles du cou et des membres, qu'induit une stimulation colliculaire. Chez le chat, la stimulation des collicules supérieurs permet d'enregistrer une modification de l'activité de ces neurones réticulospinaux (sous forme soit d'EPSP de

latence comprise entre 0,6 ms (connexion monosynaptique) et 2,4 ms, soit d'IPSP de latence moyenne égale à 5 ms), ces mêmes cellules pouvant être activées antidromiquement par stimulation cervicale ou lombaire. Les auteurs ont étudié spécifiquement la réponse de différentes structures du tronc cérébral notamment le nucleus reticularis pontis caudalis et le nucleus reticularis pontis oralis qui est à l'origine du faisceau réticulo-spinal.

De plus ces mêmes neurones réticulospinaux s'avèrent être sous le contrôle direct du cortex précrucié, dont la stimulation induit une activation monosynaptique. Ils sont aussi activés par des afférences périphériques telle qu'en produit une stimulation cutanée portée au niveau de la patte antérieure de l'animal.

La voie réticulospinale apparaît donc comme la voie privilégiée de transit des signaux d'origine colliculaire, jusqu'aux motoneurones et interneurones des différents niveaux de la moëlle (cervicale, thoracique et lombaire pour les muscles du cou, des membres antérieurs et des membres postérieurs). L'existence d'une voie tectospinale directe est d'ailleurs fortement remise en cause : *"it can be concluded that "purely" tectospinal neurons do not exist"* (Grantyn et Berthoz, 1988). Toute information d'origine tectale à destination segmentaire ferait donc relais au niveau d'autres structures du tronc cérébral.

Au niveau mésencéphalique, le noyau interstitiel de Cajal (NIC) exerce une inhibition tonique sur les structures pontobulbaires à l'origine d'une facilitation de l'activité des muscles du cou. Il en résulte un contrôle des mouvements verticaux et de torsion de la tête et des yeux. Le NIC reçoit des afférences tectales via des collatérales de la voie tectoréticulospinale et projette au niveau cervical mais aussi lombo-sacré de la moëlle épinière. La portion médiane de la formation réticulée mésencéphalique présente le même pattern de connexions et assurerait le même lien fonctionnel entre les efférences tectales et les structures prémotrices et motrices segmentaires.

N'accorder qu'un rôle de relais des efférences tectales à ces structures serait cependant faux car la plupart reçoivent des messages, en provenance notamment du cortex et du système vestibulaire, qui sont déterminantes dans l'activité du faisceau tectospinal et de ses effets au niveau segmentaire (Grantyn et Berthoz, 1988).

Ces données confirment l'importance des collicules supérieurs au cours des activités d'orientation impliquant les yeux, la tête voire le corps entier. Les efférences colliculaires sont intégrées au niveau du tronc cérébral avec d'autres ordres moteurs, corticaux et vestibulaires, par des structures qui sont à l'origine du faisceau réticulo-spinal.

Cette voie projette à différents niveaux de la moëlle épinière contrôlant ainsi l'activité des motoneurones et des interneurones.

Le codage segmentaire de ces activités d'ajustement postural est clairement démontré par leurs effets sur ces mêmes cellules de la voie finale commune et des réseaux intraspinaux. A différentes reprises nous avons évoqué une modulation possible du pattern de réponse de ces neurones par des influences périphériques, notamment cutanées et proprioceptives.

Nous aborderons ce dernier point en mettant l'accent sur un rôle possible des afférences périphériques aux différents relais de la voie efférente.

### 2.3 Afférences et convergences somesthésiques

Le codage de l'activité posturale, substrat indispensable à la structuration du référentiel égo-centré, repose sur l'intégration de deux catégories d'événements en constante synergie.

La première catégorie, sur laquelle nous avons jusqu'ici mis l'accent, concerne le versant efférent. Le maintien d'un certain arrangement des différents segments corporels ne peut se faire sans un flot continu d'ordres, issus des différentes structures motrices corticales et sous-corticales, à destination des effecteurs musculaires. Cette activité de type tonique fait l'objet, ainsi que nous l'avons vu, d'un codage aux différents niveaux de la voie efférente, depuis les structures d'origine jusqu'au niveau segmentaire.

L'autre composante concerne le versant afférent. Toutes les structures impliquées dans le contrôle de la posture sont continuellement renseignées sur la configuration actuelle du corps. Qu'elles soient cutanées ou proprioceptives, les informations issues de la périphérie, assurant cette fonction, sont capables de modifier la réactivité des structures effectrices directement ou indirectement par le biais d'interneurones.

On sait toutefois que les commandes motrices sont capables de moduler, filtrer ou sélectionner les informations cutanées et proprioceptives. La valorisation de tel ou tel message afférent dépendrait dès lors, entre autres, des conditions posturales.

Nous avons à plusieurs reprises évoqué cette possibilité d'une synergie entre posture et afférences.

Au niveau lombaire, des interneurones, de nature proprioceptive, voient leur activité régulée non seulement par la position de la tête, mais aussi par les afférences cutanées en provenance des membres inférieurs (Yates et al., 1988, 1989). Les neurones réticulospinaux, tout

en étant impliqués dans la modulation d'origine colliculaire de la réactivité motoneuronale des muscles du cou et des membres, sont sous contrôle périphérique. Une stimulation cutanée portée au niveau de la patte antérieure de l'animal modifie l'activité de ces neurones (Peterson et al., 1971).

D'autres structures contrôlant les ajustements posturaux, notamment la posture oculaire, intègrent par ailleurs des informations de type somesthésique.

Au niveau cortical, nous verrons que les aires pariétales gèrent à la fois l'espace somesthésique et un signal de position des yeux. Au niveau sous-cortical, les collicules supérieurs présentent des propriétés similaires : les couches profondes sont impliquées dans le codage de la posture oculaire mais aussi des informations cutanées.

### 2.3.1 Cortex pariétal

Le principal foyer de traitement cortical des informations somesthésiques est constitué par le cortex pariétal. L'importance de ce dernier dans le contrôle de la posture oculaire et les relations qu'il entretient avec les structures sous-corticales oculomotrices justifient que nous évoquions son hypothétique mais néanmoins très probable rôle dans le phénomène que nous observons.

#### 2.3.1.1 Cortex pariétal et somesthésie

L'intégration des afférences en provenance des récepteurs cutanés et proprioceptifs est réalisée au niveau de la partie antérieure du cortex pariétal. Schématiquement, on distingue deux zones chez l'homme, le cortex somesthésique SII (au niveau du sillon latéral) et le cortex somesthésique SI constitué pour certains des aires 3a, 3b, 1 et 2 identifiées chez les primates (Martin, 1985), restreint pour d'autres à l'aire 3b (Kaas et Pons, 1988). Chacune de ces aires est une entité fonctionnelle où le corps est représenté. Si cette représentation peut être localement considérée comme une somatotopie, par contre, globalement, elle en perd toutes les caractéristiques; des zones du corps en continuité se trouvent dissociées au niveau de la carte corticale, et leurs orientations les unes par rapport aux autres ne sont pas respectées. Les propriétés des cellules corticales, l'effet de lésions mais aussi les patterns de connexions ont permis de distinguer ces aires d'un point de vue fonctionnel. Elles entretiennent des relations avec le cortex pariétal postérieur; c'est notamment le cas des aires 1 et 2, aires d'intégration supérieure du cortex pariétal antérieur, recevant les informations de la périphérie soit directement, soit par l'intermédiaire de l'aire 3b.

A ce titre, l'aire 2 présente des similitudes fonctionnelles avec les aires 5 et 7 du cortex pariétal postérieur. Cette zone participe à la coordination des activités motrices en intégrant des informations concernant la position des membres et de leurs extrémités avec des informations de texture, processus essentiel pour la reconnaissance des formes et les mouvements fins, que les connexions importantes avec le cortex moteur contribuent à réguler. Le cortex pariétal postérieur est, lui, important "in guiding body and eye movements towards objects of interest" (Kaas et Pons, 1988). Les phénomènes de négligence dus à une atteinte de cette zone en sont une illustration exemplaire.

### 2.3.1.2 Cortex pariétal postérieur et posture oculaire

Deux aires, avec leurs subdivisions respectives en "a" et "b", sont classiquement distinguées dans le cortex pariétal postérieur du singe : 5 et 7 (les aires 7a et 7b étant les homologues des aires 39 et 40 identifiées chez l'homme). Dans la partie rostrale, qui correspond à l'aire 5, on trouve des neurones à dominance somesthésique, alors que caudalement l'activité est surtout visuelle voire visuomotrice. C'est en effet au niveau de l'aire 7a qu'on localise différents types de neurones impliqués dans le contrôle de la direction du regard. Outre les "light-sensitive neurons", activés par des stimuli présentés en périphérie du champ visuel, les cellules peuvent se subdiviser en trois catégories distinctes :

- les "visual tracking neurons" impliqués dans la poursuite d'une cible visuelle en mouvement
- les "visual saccadic neurons" activés avant et pendant une saccade oculaire
- les "visual fixation neurons" dont la décharge est contemporaine de la fixation, qu'il y ait ou non présence d'une cible visuelle.

Sakata et al. (1980) ont analysé les facteurs rétiniens et extra-rétiniens susceptibles de moduler l'activité de cette dernière catégorie de neurones. Ils ont ainsi montré que tous ces "visual fixation neurons" présentent une sélectivité spatiale indépendante des facteurs attentionnels et motivationnels. Cette sélectivité se traduit par un maximum d'activité qui est fonction de la direction ou de la distance de la cible fixée.

Le recueil unicellulaire a été réalisé chez le singe vigile, tête immobilisée, impliqué dans une tâche de fixation de cibles disposées dans un plan frontal selon deux directions, horizontale et verticale. Pour chacune d'elles, les auteurs ont observé une variation des réponses des neurones de fixation en fonction de l'angle de déviation du regard par rapport au centre, variation qui évolue jusqu'à un maximum. Il existe donc un optimum d'activité de chaque cellule pour une direction privilégiée de l'espace. Dans le cas où cette position est atteinte, il y a une

brusque augmentation de décharge puis maintien du niveau même après extinction de la cible visuelle.

Un phénomène analogue a été enregistré pour un éloignement donné de la cible par rapport aux yeux. Si la majorité de ces cellules répondent de façon optimale dans un espace péripersonnel (cibles à moins de 50 cm de l'animal), un nombre non négligeable répond si le foyer de fixation se trouve à plus d'un mètre; plus rares sont les neurones activés de façon préférentielle pour une distance intermédiaire.

Certaines cellules, qui présentent une sensibilité dans les trois dimensions de l'espace, combinent sélectivité à la direction et à la distance.

L'étude de l'effet respectif des facteurs rétiniens (liés à la posture oculaire) et extrarétiniens (liés à la présence de la cible visuelle et éventuellement d'un environnement structuré) a permis de révéler l'importance de la position des yeux. En effet, si la modification des facteurs extrarétiniens a un effet sur le pattern de réponse de certaines cellules (chute du niveau d'activité pour la plupart), par contre, plus de la moitié des unités enregistrées par les auteurs ne modifient pas ou très peu leur taux de décharge dans l'obscurité. Pour ces mêmes unités, l'obscurité totale induite par l'extinction temporaire de la cible visuelle (pendant une demi à une seconde) n'aura pas, non plus, d'effet significatif. Cette propriété est d'ailleurs retrouvée, en l'absence de toute cible visuelle, au cours de mouvements oculaires spontanés qui amènent le regard vers la région de l'espace induisant l'activité maximale.

L'analyse de l'activité des "Visual Fixation neurons" permet donc le recueil d'informations sur la position du globe oculaire dans l'orbite. Un problème se pose néanmoins quant au rôle de ces cellules. Se comportent-elles comme des neurones effecteurs à destination des structures oculomotrices, ou gèrent-elles un signal afférent en provenance de ces mêmes structures? Si elle ne permet pas de trancher de façon univoque en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses, l'étude des connexions du cortex pariétal, notamment avec les structures sous-corticales, fournit un premier élément de réponse.

### 2.3.1.3 Cortex pariétal et collicules supérieurs

Le cortex pariétal a en effet des connexions bidirectionnelles, soit directes, soit indirectes, avec les principales structures oculomotrices. Lynch et al. (1986) se sont, entre autres, intéressés aux projections corticales et ont défini "les champs oculomoteurs postérieurs" ("posterior eye fields, POF") englobant le lobule pariétal

inférieur (aires 7a (ou PG) et 7b (ou PF), Kaas et Pons, 1988), le cortex adjacent préstrié et temporal.

Outre le cortex préfrontal et les champs oculomoteurs frontaux (Frontal Eye Fields, FEF, ou aire 8), le cortex pariétal projette sur les couches intermédiaires et profondes des collicules supérieurs (Faugier-Grimaud et Ventre, 1989; Lynch et al., 1985) qui envoient des informations en retour via le pulvinar. Ces projections du cortex pariétal sur les collicules convergent avec celles qui sont issues des FEF. Les mouvements oculaires induits par stimulation du lobule pariétal inférieur mettraient en jeu cette voie pariéto-tectale étudiée par Lynch et al. (1985).

Ces auteurs ont mis en évidence un contingent pariéto-tectal issu du bord inférieur du sillon intrapariétal (aire POa). Toutefois, bien que de moindre importance quantitative, les efférences à destination colliculaire ont aussi pour origine le bord supérieur du sillon intrapariétal et l'aire 7a.

L'existence de telles connexions avec les couches profondes, à fonction motrice, des collicules supérieurs mais aussi avec les FEF, suggère un rôle oculomoteur direct des neurones pariétaux. Lynch et al. (1985) mettent en doute cette hypothèse. Si ce rôle éventuel n'a été, à notre connaissance, ni confirmé, ni infirmé, il ne peut être le seul retenu. Se posant le problème de la finalité fonctionnelle des "visual fixation" neurones de l'aire 7a, Sakata et al. (1980) considèrent que loin d'être une population homogène, ces cellules doivent certainement regrouper des unités à fonctions bien distinctes, les unes motrices, les autres perceptives voire sensorimotrices.

Quelle que soit leur spécificité, ces neurones, intégrant un signal de position du globe oculaire, doivent être constamment informés sur sa situation précise dans l'orbite. Comme nous l'avons déjà évoqué, il existe deux théories quant aux sources possibles d'un tel message. L'une issue des travaux de Helmholtz (1867, cité par Gauthier et al., 1990) met l'accent sur l'existence d'une copie de la commande motrice (copie d'efférence ou décharge corollaire, "outflow" théorie), l'autre inspirée par Sherrington (1918, cité par Gauthier et al., 1990) insiste sur le rôle des réafférences proprioceptives issues de la partie du corps mobilisée ("inflow" théorie).

Le problème de la convergence d'indices proprioceptifs et cutanés se pose, non seulement au niveau pariétal ainsi que nous venons de le voir, mais aussi au niveau des collicules qui, en étant à l'origine du faisceau tectoréiculospinal, semblent jouer un rôle déterminant dans la régulation posturale du transit sensoriel.

### 2.3.2 Collicules supérieurs

Si les couches profondes des collicules ont une fonction motrice, elles reçoivent aussi des afférences visuelles, somatiques et auditives. Nous nous intéresserons plus particulièrement aux afférences cutanées et proprioceptives susceptibles d'interagir au niveau de cette structure avec les efférences motrices.

#### 2.3.2.1 Proprioception et décharge corollaire

Nous avons vu qu'un signal de position des yeux est présent au niveau colliculaire. Peck (1986, 1989) a en effet enregistré chez le chat, dont la tête est immobilisée, des cellules dont l'activité est modifiée par la position de l'oeil. Ces neurones, localisés au niveau des couches intermédiaires et profondes des collicules supérieurs, ont été étudiés au cours d'une tâche de fixation visuelle, de mouvements oculaires spontanés, mais aussi en situation d'obscurité totale. Ils présentent une activité tonique, d'augmentation ou de suppression, qui dure tant que la fixation est maintenue. S'il n'y a pas de fixation, la réponse est plus faible voire absente, et sa latence plus variable.

Pour les cellules présentant une augmentation d'activité, celle-ci est quasi maximale quand la saccade atteint la cible. Elle chute juste avant la saccade de fin de fixation. Ces neurones peuvent être subdivisés en deux catégories distinctes. Les uns présentent un niveau de décharge qui n'est pas fonction de la position de l'oeil dans l'orbite et qui exige, pour être maximale, à la fois fixation et présence d'un stimulus visuel. Les autres maintiennent leur activité même après extinction de la cible dans la mesure où la fixation est maintenue. Il faut noter que certaines d'entre elles ont un maximum d'activité, même en l'absence de stimulus, au cours de mouvements spontanés qui amènent l'oeil dans la position préférentielle, phénomène aussi observé au niveau pariétal par Sakata et al. (1980).

Quant aux autres cellules, elles diminuent voire suppriment totalement toute activité pendant les phases de fixation. La reprise d'activité se fait soit juste avant, soit juste après la saccade de fin de fixation.

Trois hypothèses ont été émises sur l'origine de ce signal de position des yeux intégré au niveau colliculaire. La première suppose une copie d'efférence en provenance d'unités pontiques. La seconde privilégie les afférences proprioceptives en provenance des muscles extra-oculaires, voire des muscles du cou. Enfin la troisième propose une possible convergence des deux types de signaux.

L'existence d'un signal proprioceptif, en provenance des muscles extraoculaires, à destination des collicules supérieurs est encore controversée. Bien que de multiples publications en fassent état (Abrahams *et al.*, 1974; Abrahams et Rose, 1975; Donaldson et Long, 1980; Meredith et Stein, 1986), Nelson *et al.* (1986, 1989) l'ont récemment remise en cause. Ces auteurs font ainsi remarquer que l'activité des collicules supérieurs suite à une stimulation électrique, à un étirement des muscles extraoculaires, ou à une rotation passive de l'oeil est interprétée à tort comme ayant une origine proprioceptive extraoculaire. Ces résultats sont en effet obtenus dans des conditions bien particulières. Nelson *et al.* (1989) ont travaillé avec les mêmes techniques de stimulation sur des chats anesthésiés avec différents agents pharmacologiques (chloralose, Nembutal...).

Le chloralose apparaît comme une condition nécessaire pour observer une réponse. Mais les caractéristiques de cette dernière (durée, grande variabilité de latence, d'amplitude et de vitesse, pas de composante tonique si l'oeil est maintenu dans une position excentrée...) ne permettent pas d'envisager qu'elle code les mouvements oculaires, ou la position de l'oeil dans l'orbite. De plus, aucune organisation topographique des cellules en fonction d'un critère de réponse (seuil, vitesse, amplitude...) ne semble se dégager.

On observe, en outre, une perturbation de l'activité pour des stimuli d'autre nature (visuels, auditifs, somesthésiques). De même, la combinaison successive de deux stimuli de modalités différentes n'induit pas l'augmentation d'activité ordinairement observée. Ces phénomènes ne sont pas observés avec d'autres anesthésiques.

La zone efficace de stimulation n'est en fait pas réduite aux seuls muscles extraoculaires. Sous chloralose, ni l'anesthésie locale de ces derniers, ni la section de leurs nerfs n'empêchent l'apparition de la réponse. La présence des tissus périorbitaires ne doit pas être négligée car leur simple stimulation mécanique donne naissance à des réponses plus stables et de latence plus brève. Selon les auteurs, l'observation d'une telle activité serait due à une modification des réponses aux stimulations somesthésiques. Alors qu'elles sont classiquement localisées au niveau des couches profondes (Meredith et Stein, 1986), la présence de l'anesthésique les fait apparaître aussi bien dans les couches profondes que dans les couches superficielles.

Ces résultats remettent donc en cause l'origine proprioceptive extraoculaire du signal de position des yeux qui est intégré au niveau colliculaire. Une autre possibilité est liée à une copie de l'ordre moteur envoyé vers les structures effectrices. Cette copie d'efférence (ou décharge corollaire) permettrait notamment de comprendre comment les

collicules supérieurs gèrent une telle information concernant la position de l'oeil dans l'orbite.

L'existence d'une telle copie de l'ordre moteur, contemporaine du mouvement oculaire, a d'abord été mise en évidence au niveau de structures comme les FEF et le pulvinar. Bien que des interconnexions existent entre ces structures et les collicules supérieurs, aucune donnée ne permet, pour l'instant, de supposer qu'un tel message soit transmis vers le tectum.

Au niveau des couches intermédiaires et profondes des collicules, les cellules, classiquement impliquées dans la dynamique des saccades, déchargent avant les mouvements et ne peuvent de ce fait assurer ce rôle. Ainsi que le note Peck (1984), seules des unités déchargeant après le début du mouvement pourraient être impliquées dans une telle fonction. De tels neurones ont été décrits, par cet auteur, chez des chats vigiles exécutant des saccades et des fixations de cibles visuelles. En l'absence de mouvements vers la cible, les réponses deviennent aléatoires.

Les cellules se présentent sous la forme de groupements au niveau des couches profondes. Elles déchargent de 10 à 80 ms après le début de la saccade sans présenter de spécificité directionnelle. Le pattern de réponse est aussi observé dans l'obscurité. Selon Peck (1984), ces unités contrôleraient, entre autres, certaines cellules des couches superficielles dont l'activité est réduite pendant les mouvements oculaires. Cette "suppression saccadique" semble bien être d'origine corollaire puisque l'élimination de toute afférence proprioceptive extraoculaire n'a aucun effet sur l'apparition du phénomène.

Quelle qu'en soit l'origine, proprioception ou décharge corollaire, un signal de position des yeux est donc intégré au niveau des couches profondes des collicules supérieurs. C'est aussi sur elles que convergent les informations somesthésiques en provenance de l'ensemble du corps. Nous verrons qu'elles s'organisent en cartes qui sont supposées évoluer en fonction des activités motrices en cours.

#### 2.3.2.2 Afférences cutanées

Les afférences cutanées en provenance de l'ensemble du corps projettent sur les couches profondes des collicules supérieurs. On distingue un contingent ascendant en provenance du quadrant antérolatéral de la moelle (Stein et al., 1976) et un contingent descendant en provenance du cortex somesthésique. A la différence des afférences visuelles qui proviennent en partie des aires primaires, les afférences cutanées corticales ne semblent pas issues du cortex somesthésique SI.

Selon Stein et al. (1983), elles viendraient d'une zone située à la base du sillon central sous SII :

"...a substantial corticotectal [...] projection originates from deep within the cortex of the anterior ectosylvian sulcus (AES), an area that has recently been shown to contain a complete map of the contralateral body surface referred to as SIV."

L'organisation laminaire des collicules correspond en fait à une ségrégation modalitaire. Si les couches superficielles (stratum zonale et stratum griseum superficiale) présentent une spécificité visuelle (afférences des aires : 17, 18, 19) par contre les cellules des trois couches intermédiaires sont de type plurimodalitaire; elles répondent à des stimuli de deux voire trois modalités différentes (vision, audition, somesthésie). Au niveau des couches profondes (Stratum griseum profundum et album profundum), les cellules visuelles sont quasi absentes. Outre leurs fonctions motrices, les cellules de ce niveau reçoivent les afférences somesthésiques.

Une somatotopie grossière a pu être mise en évidence (Stein et al., 1976; Stein, 1984). Elle résulterait d'une convergence des afférences descendantes et ascendantes avec respect de leur organisation topographique respective. Ainsi la stimulation d'une zone donnée de S IV induit, dans les collicules supérieurs, l'activation d'un groupe cellulaire, dont le champ récepteur est formé par la même région du corps. Les neurones, espacés d'environ 150 µm, sont organisés en groupes séparés par des zones silencieuses d'un point de vue électrophysiologique. Une cellule peut avoir un champ récepteur limité à une seule zone corporelle ou étendu à deux zones adjacentes (épaule, membre antérieur). Dans certains cas, les champs récepteurs correspondent à des zones discontinues (face, membre antérieur). L'étendue du champ récepteur étant fonction de sa densité d'innervation, la représentation est distordue mais de façon plus accentuée que ce que l'on enregistre au niveau cortical. Ainsi, il existe une sur-représentation des membres antérieurs et de la face qui a les champs récepteurs les plus petits. Pour les autres parties du corps, notamment le cou, le tronc, les hanches et les membres postérieurs, la topographie semble moins précise et, plutôt que de larges champs récepteurs, Stein et al. (1976) ont préféré définir des "zones réceptrices".

Une tentative de localisation de ces différents éléments à la surface du collicule permet d'obtenir une somatotopie réservant la partie rostrale à la face, le quadrant postérolatéral aux membres antérieurs et le reste pour le tronc et les membres postérieurs. Cette représentation nous semble d'un intérêt limité d'un point de vue fonctionnel. Vu le rôle que jouent les collicules supérieurs dans les activités d'orientation, la

présence de cartes visuelle, auditive, somesthésique, pose le problème de leur interconnexion.

Chez le chat anesthésié, tête fixée dans le plan sagittal, Stein et al. (1975) ont mis en correspondance visuo- et somatotopie. Le centre du champ visuel apparaît alors occupé par la représentation de la face, alors que les membres antérieurs et de façon générale l'ensemble du corps correspondent à des zones du champ visuel de plus de 20 degrés d'excentricité.

Qu'en est-il de cette correspondance entre les différentes cartographies sensorielles et motrices au cours des mouvements des yeux, de la tête voire du corps entier ? Roucoux et Crommelinck (1987) estiment que loin d'être rigide, la correspondance doit permettre une certaine mobilité des cartes entre elles selon les conditions motrices en cours.

#### *Position du problème :*

L'ensemble des éléments que nous venons d'exposer démontre donc la possibilité d'une modulation de l'activité segmentaire par un ajustement postural.

Qu'elle ait un effet direct ou en synergie avec la musculature du cou, la posture oculaire semble capable de modifier la réactivité non seulement des motoneurones mais aussi d'interneurones spinaux soumis à l'influence d'afférences périphériques, notamment cutanées et proprioceptives.

Les influences descendantes d'origine posturale, véhiculées notamment par les voies tecto-réticulo-spinales et vestibulo-spinales, peuvent donc interagir au niveau des réseaux intraspinaux, avec les informations en provenance des membres, et modifier l'intégration des messages cutanés périphériques.

Si cette hypothèse est plausible, et si effectivement un tel phénomène sous-tend les effets que nous avons observés, il devrait être possible de mettre en évidence une modification de l'activité des interneurones véhiculant les messages périphériques, en fonction de la direction du regard.

Au cours des protocoles expérimentaux que nous avons jusqu'ici utilisés, nous avons observé que la convergence spatiale entre l'orientation de la posture oculaire et la position d'une stimulation cutanée induisait le temps de réaction à un signal cutané porté au même endroit. On peut faire l'hypothèse que les influences descendantes accompagnant la fixation de la posture oculaire peuvent valoriser, dès les premiers relais, le signal cutané de réponse.

Nous nous proposons de tester cette hypothèse en étudiant l'éventuelle modulation de la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann par les conditions posturales en cours.

Si la posture oculaire a effectivement un effet sur la réactivité des interneurons aux influences périphériques, il en résultera une facilitation de la réponse réflexe qui va varier avec l'orientation du regard.

## EXPERIENCE VI : EFFETS SEGMENTAIRES DE LA POSTURE OCULAIRE

### VI.1 Hypothèses

Si les influences posturales s'exerçant sur les motoneurones et les interneurones spinaux impliquent aussi la sphère oculomotrice, nous devrions pouvoir observer des modifications du réflexe de Hoffmann lui-même et de sa facilitation par un stimulus cutané préalable, en fonction de la direction du regard.

### VI.2 Méthodes

#### VI.2.1 Sujets

Sur 69 sujets volontaires et rémunérés ayant participé à l'expérience, 11 femmes et 11 hommes (17 à 28 ans, moyenne d'âge 21 ans) ont fourni des données exploitables. Neuf sujets ont abandonné en cours de séance, 2 sujets n'ont pas maîtrisé la tâche à effectuer, 9 ont été éliminés à cause de problèmes techniques liés notamment à l'impossibilité d'évoquer une réponse motrice d'amplitude maximale avec le neurostimulateur dont nous disposions (cf paragraphe VI.2.2.1). Enfin 20 sujets ont été éliminés à cause de problèmes de recueil de la réponse réflexe (cf paragraphe VI.2.4.3.2) et 7 autres à cause d'une trop grande variation au cours de l'expérience, incompatible avec les critères que nous nous sommes fixés (cf paragraphe VI.2.4.3.2).

Les sujets ont répondu qu'ils utilisaient la main gauche ou les deux mains à seulement 4 % de l'ensemble des items du questionnaire de latéralité (cf annexe I).

#### VI.2.2 Le réflexe H et sa facilitation cutanée

##### VI.2.2.1 Définition

###### \* *Le réflexe de Hoffmann*

Le réflexe de Hoffmann, ou réflexe H, est une activité réflexe d'extension du pied obtenue par recrutement des fibres Ia issues des fuseaux neuromusculaires du soléaire (chef profond du triceps sural). Cette réponse est de type monosynaptique avec une composante polysynaptique (Burke et al., 1984).

La technique consiste à stimuler électriquement, à travers la peau, un nerf mixte, la branche interne du nerf sciatique poplité.

A partir d'une intensité-seuil, la stimulation, portée au niveau du creux poplité, fait apparaître dans le muscle soléaire une réponse de latence brève, 30 ms, et de morphologie stable, la réponse H (cf Figure VI.1). En deçà du seuil, le nombre de fibres Ia recrutées est nul ou trop faible : l'incrément d'excitabilité apporté au noyau moteur est insuffisant et aucun motoneurone ne franchit son seuil de décharge. Au-delà, on assiste à la contraction des fibres du muscle soléaire. L'amplitude de cette contraction croît d'abord avec l'intensité de stimulation, passe par un maximum (Hmax) vers 1,3 fois le seuil puis décroît.

Lorsque l'intensité dépasse environ 1,2 fois le seuil, on excite, en plus des fibres proprioceptives, les axones des motoneurones qui innervent le soléaire. Il apparaît alors sur l'électromyogramme, une déflexion plus précoce : la réponse motrice directe ou réponse M. Pour des courants plus importants, la réponse M augmente, tandis que la réponse H diminue jusqu'à disparaître.

La réponse H témoigne donc du nombre d'unités motrices mises en jeu par la voie réflexogène Ia. Son amplitude est fonction du volume des afférences Ia, c'est-à-dire de l'intensité du choc et de l'état actuel d'excitabilité du noyau moteur. Cette technique permet d'étudier l'effet de facteurs expérimentaux sur le niveau de réactivité spinale, moyennant des variations contrôlées du niveau d'excitabilité.

*\* La facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann*

La réponse H est affectée par les afférences cutanées. La technique consiste à faire précéder le choc réflexogène d'une stimulation conditionnante de la peau ou d'un nerf cutané. Demairé (1980) a montré qu'une stimulation surale non nociceptive (2,5 fois le seuil perceptif) se traduit par une facilitation maximale du réflexe lorsqu'elle est délivrée entre 70 et 90 ms avant le test réflexe.

D'autre part, entre 15% et 85% de son amplitude maximale, la réponse H est influencée de façon stable par une stimulation surale de faible intensité. Ainsi, toute variable altérant cet effet facilitateur se révélera agir sur la transmission des afférences cutanées au niveau spinal. Dans le cas de notre étude, cette variable est la position des yeux.

La facilitation directe du réflexe H correspond au cas où la stimulation cutanée conditionnante est portée sur la cheville du membre ipsilatéral au réflexe; la facilitation est dite croisée lorsque la stimulation cutanée est portée sur le membre contralatéral.

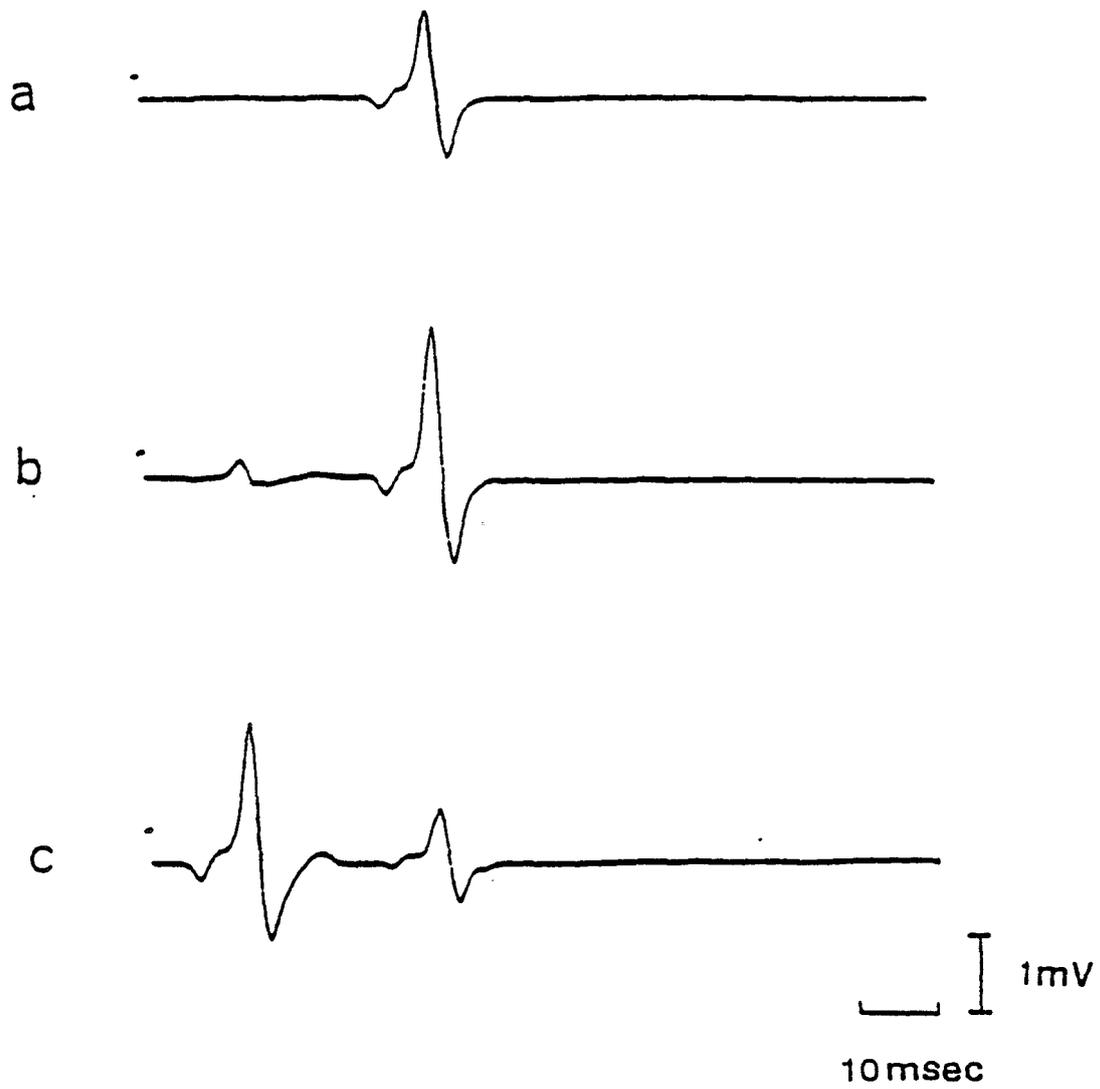


FIGURE VI.1 : Réponse réflexe (H) et réponse motrice directe (M) du soléaire.

Pour des intensités croissantes, on obtient d'abord la réponse H seule (a), puis la réponse M apparaît (b) et augmente tandis que la réponse H diminue (c).

L'amplitude de la facilitation cutanée du réflexe est égale à la différence entre l'amplitude du réflexe conditionné (HC) et l'amplitude du réflexe seul (H). Elle est exprimée en pourcentage de la réponse motrice maximale  $M_{max}$ .

#### VI.2.2.2 Variabilité : le problème du TR

Si on maintient constante l'intensité de stimulation et que l'on enregistre les réponses réflexes successives, on remarque qu'elles n'ont pas une amplitude stable. Aux sources de variations maîtrisées par l'expérimentateur se surimpose une variabilité plus ou moins importante, inhérente à l'indice réflexologique ou induite par l'activité des sujets. Il est utile de noter que ces fluctuations du réflexe H peuvent nous amener hors des limites de validité de la facilitation cutanée (entre 15 et 85% de  $H_{max}$ ), ce qui nécessite des critères stricts d'enregistrement sur lesquels nous reviendrons (cf paragraphe VI.2.5.1.2).

C'est le cas, notamment des tâches de temps de réaction utilisées jusqu'ici (Prochazka, 1989).

Il nous fallait donc éliminer cette source de variations non contrôlée, tout en plaçant le sujet dans une situation de traitement d'un indice cutané latéralisé.

Nous avons choisi une tâche de discrimination cutanée au cours de laquelle le sujet doit évaluer l'intensité d'une deuxième stimulation par rapport à une première qui sert de référence. Une telle situation permet d'éviter le recours à une réponse en TR, en exigeant une réponse différée mettant l'accent sur la précision.

#### VI.2.3 Discrimination cutanée

La conception de la tâche de discrimination s'est cependant heurtée à un problème technique : nous ne disposions pas d'un matériel permettant un pilotage automatique de chocs électriques d'amplitude variable. Seule pouvait être asservie la durée des salves de stimulation.

Or, dans une certaine gamme, des variations de durée peuvent être perçues par le sujet comme des variations d'intensité. Si les données sont bien établies dans les modalités visuelles et auditives (Buser et Imbert, 1987a, p. 46-52; 1987b, p. 83-85; Piéron, 1955, p. 336-412), par contre la modalité cutanée n'a pas fait l'objet d'études aussi systématiques, notamment en ce qui concerne le recours à une stimulation électrique. Aussi avons-nous analysé les effets d'une variation de la durée d'une salve de chocs électriques, portés à la surface de la peau, sur la sensation rapportée par le sujet.

### VI.2.3.1 Sujets et tâche

Huit sujets volontaires et rémunérés (19 à 22 ans, moyenne d'âge 20,5 ans), étudiants des Universités de Lille, ont participé à cette expérience.

Leur tâche consiste à évaluer l'intensité d'une deuxième stimulation (stimulation test) par rapport à une première qui sert de référence. Les réponses verbales ("plus" ou "moins") sont des réponses de choix forcé et doivent être les plus rapides possibles.

### VI.2.3.2 Technique et méthodes

#### \* *Dispositif expérimental*

Les sujets sont installés dans le même dispositif expérimental que celui utilisé dans les expériences III à V. Ils sont assis, les pieds sur des supports à hauteur du siège, à 10° de part et d'autre du plan médian, la tête immobilisée en position sagittale.

#### \* *Stimulation cutanée*

Les stimulations cutanées, de nature électrique sont portées comme dans les expériences précédentes sur le nerf sural au niveau de son passage rétro-malléolaire. La technique est identique : anode distale et cathode proximale sont fixées grâce à des collerettes adhésives, la peau ayant été au préalable dégraissée à l'éther-alcool. Le contact peau-électrode est amélioré par l'application de pâte conductrice.

La stimulation de référence est constituée par la salve de chocs utilisée jusqu'ici : 4 chocs électriques rectangulaires d'une milliseconde, séparés chacun de deux millisecondes (fréquence interne 333 Hz).

La gamme utilisée pour la stimulation test varie de un seul choc rectangulaire d'une milliseconde à une salve de dix chocs présentant la même structure que la stimulation de référence.

#### \* *Organisation temporelle*

Après recherche des seuils pour chacune des zones stimulées (droite et gauche) par la méthode des limites, les intensités de stimulation sont ajustées à environ deux fois le seuil perceptif pour la stimulation de référence.

Chaque essai dure trois secondes. Il est constitué par la présentation de la stimulation de référence suivie 750 ms après par la stimulation test. Le reste de l'essai constitue une période de réponse au terme de laquelle un nouvel essai débute. Le sujet doit donc avoir fourni sa réponse à la fin de cette période.

L'expérience est organisée en deux phases distinctes (cf Tableau VI.a).

Phases	nombre de chocs par salve de stimulation*	Ordre de stimulation	
		cheville droite (D) puis cheville gauche (G) (moitié des sujets)	cheville gauche (G) puis cheville droite (D) (moitié des sujets)
entraînement	1 à 10	3 séries de 10 salves à D	3 séries de 10 salves à G
	1 à 10	3 séries de 10 salves à G	3 séries de 10 salves à D
phase expérimentale	1 à 10	5 séries de 10 salves à D	5 séries de 10 salves à G
	2,2,3,3,5 5,6,6,7,8	10 séries de 10 salves à D	10 séries de 10 salves à G
	1 à 10	5 séries de 10 salves à G	5 séries de 10 salves à D
	2,2,3,3,5 5,6,6,7,8	10 séries de 10 salves à G	10 séries de 10 salves à D

TABLEAU VI.a : Organisation temporelle de l'expérience (\*les salves, qui se distinguent par le nombre de chocs, sont réparties au hasard au sein de chaque série).

Au cours d'une première phase d'entraînement, 6 séries (3 pour chacune des zones stimulées) de 10 salves de chocs sont présentées. Chaque série est constituée par une répartition au hasard des 10 salves possibles (d'un seul choc par salve à 10 chocs).

La phase expérimentale est, elle, organisée en deux groupes de séries pour chaque zone stimulée :

- un premier groupe est constitué de 5 séries de 10 salves de chocs présentant la même organisation que lors de la phase d'entraînement
- un second groupe est constitué de 10 séries de 10 salves chacune. Au sein de chacune de ces séries, nous avons effectué une répartition au hasard de deux salves de 2 chocs, deux salves de 3 chocs, deux salves de 5 chocs, deux salve de 6 chocs, une salve de 7 chocs et une salve de 8 chocs.

La moitié des sujets, autant d'hommes que de femmes, ont d'abord été stimulés sur la cheville gauche, puis sur la cheville droite. Cet ordre a été inversé pour l'autre moitié (cf Tableau VI.a).

### VI.2.3.3 Résultats

Seules les réponses au second groupe de séries de la phase expérimentale ont été analysées.

Les résultats sont représentés sur la figure VI.2. Il apparaît très nettement qu'ajouter ou retirer ne serait-ce qu'un choc d'une milliseconde à la stimulation test, par rapport à la stimulation de référence (salve de 4 chocs) modifie la réponse des sujets de façon significative. Pour la salve de 3 chocs, on obtient 68,8% de réponses "-" ( $t=14,8$ ,  $P<.001$ ), pour la salve de 5 chocs, 83,4% de réponses "+" ( $t=12,3$ ,  $P<.001$ ). Dès une différence de deux chocs, les réponses confirment dans plus de 90% des cas un effet de la durée de la stimulation sur la sensation rapportée par le sujet. Dans 93,4% des cas, les sujets signalent une intensité plus grande pour une salve de 5 chocs, une intensité plus faible, dans 92,2% des cas, pour une salve de 2 chocs.

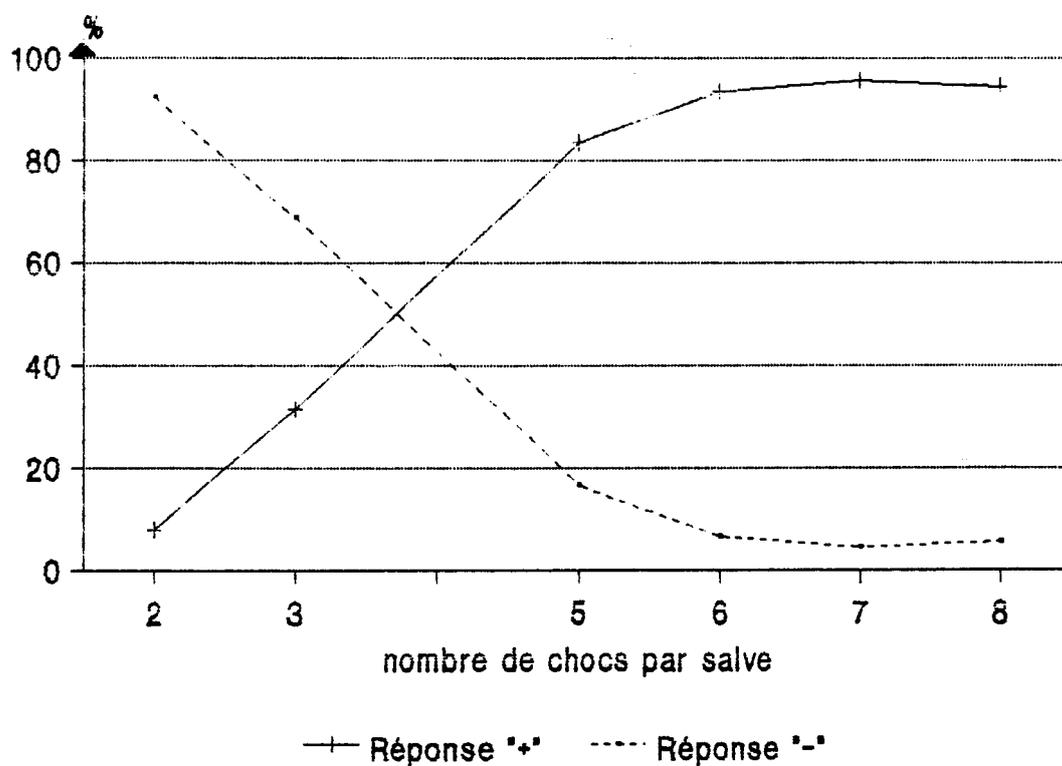
La technique s'avère donc fiable et permet d'induire des sensations qui se distinguent en intensité à partir d'une simple modification de la durée de la stimulation.

### VI.2.4 Technique

#### VI.2.4.1 La tâche

Les sujets (cf paragraphe VI.2.1) ont donc été placés dans une situation de discrimination cutanée, leur posture oculaire étant orientée vers la zone stimulée ou dans d'autres directions de l'hémiespace ipsi- ou contra-latéral. Le réflexe H précédé ou non d'une stimulation cutanée

Figure VI.2 : Pourcentages de chaque type de réponse en fonction du nombre de chocs par salve



conditionnante ipsilatérale (sural droit) ou contralatérale (sural gauche) a été enregistré sur le soléaire droit.

*\* Discrimination cutanée*

Au cours de la discrimination, les sujets doivent comparer deux stimulations cutanées appliquées successivement sur le même pied au même endroit.

La technique de stimulation est inchangée : stimulation du nerf sural droit ou gauche au niveau du bord externe du pied. La stimulation de référence est la salve de quatre chocs (durée totale de 10 ms, chocs de 1 ms, fréquence interne 333 Hz) utilisée jusqu'ici dans toutes les expériences

La deuxième stimulation, ou signal de réponse cutané, est d'intensité ou plus forte ou moins forte. Le nombre de chocs par salve est de 7 pour la stimulation plus forte, 2 pour la stimulation moins forte. Ces paramètres nous assurent une bonne performance discriminative, puisque nous avons enregistré plus de 90% de réponses correctes dans chacun des cas (cf paragraphe VI.2.3.3).

Le sujet dispose d'un jeu de presselles pour fournir sa réponse. Lorsque la seconde stimulation cutanée est plus forte que la stimulation de référence, il doit appuyer sur la presselle droite avec la main droite, lorsque elle est moins forte, il doit appuyer sur la presselle gauche avec la main gauche.

*\* Contrôle de la posture oculaire*

La posture oculaire a été contrôlée de la même façon : détection d'un incrément lumineux de faible intensité et de durée limitée au niveau de la diode de fixation. Le sujet a pour consigne d'appuyer en même temps sur les deux presselles au cas où il détecte un tel signal de réponse visuel.

Dans les deux situations, signal de réponse cutané, signal de réponse visuel, l'appui sur les presselles n'est pas effectué en temps de réaction mais est différé.

*\* Test réflexologique*

Dans le cas où il n'y a aucun signal de réponse, ni cutané, ni visuel, il se peut que le sujet soit soumis à un test réflexologique (Hoffman seal ou Hoffmann conditionné). Il n'a alors aucune réponse à fournir.

**VI.2.4.2 Dispositif expérimental**

L'expérience est pilotée par un ordinateur DIGITAL PDP 11/34 qui gère la distribution des différents stimulus, ainsi que l'enregistrement

des réflexes et des réponses manuelles du sujet. Elle se déroule dans une pièce obscure, isolée des bruits extérieurs, de manière à éliminer le plus possible les variables parasites visuelles ou auditives, susceptibles d'interférer avec la tâche.

Un nouveau poste expérimental a été construit selon les mêmes principes que les précédents. On retrouve :

- un dispositif de contention qui permet de maintenir la tête du sujet en position médiane lors de l'expérience
- un dispositif de réponse (deux poignées munies de presselles placées juste au dessus des cuisses, de part et d'autre du plan médian)
- un panneau incurvé portant, dans un même plan horizontal, cinq diodes électro-luminescentes situées chacune à une distance de 91 cm de la glabelle du sujet. Le panneau est toujours disposé de façon à ce que chacune des diodes rouges, situées à 10° de part et d'autre du plan médian, se trouve sur une droite fictive joignant la glabelle au pied ipsilatéral.

Le sujet est installé dans un fauteuil le plus confortablement possible. L'ensemble du dispositif est réglable en fonction de la taille des sujets et de manière à respecter certaines contraintes posturales nécessaires à l'enregistrement du H : l'angle entre la cuisse et la jambe est fixé à 120°, l'angle entre la jambe et le pied à environ 100°.

Ce dispositif se distingue des précédents par un mécanisme qui permet l'expression motrice de la réponse réflexe. Les pieds reposent à hauteur du siège sur des pédales réglables en fonction de la taille du sujet. Ces pédales sont situées de part et d'autre du plan médian. Elles sont mobiles sur un axe de rotation coïncidant avec la malléole externe et facilitant ainsi le déplacement du pied lors de la réponse réflexe.

#### VI.2.4.3 Activité réflexe

##### VI.2.4.3.1 Stimulations

###### \* *Stimulation réflexogène*

Le réflexe H est évoqué au moyen d'un choc rectangulaire unique d'une durée de 1 ms. La stimulation réflexogène est appliquée au creux poplité au moyen d'une électrode de type Simon (1962). L'anode, constituée d'une plaque de plomb gainée d'éponge synthétique, est posée sur le genou préalablement nettoyé. La cathode est constituée d'une bille de laiton d'1 cm de diamètre, entourée de coton et de gaze imbibés d'eau salée. Elle est montée sur un dispositif articulé facilitant la recherche du site optimum dans le creux poplité (Figure VI.3). L'utilisation de

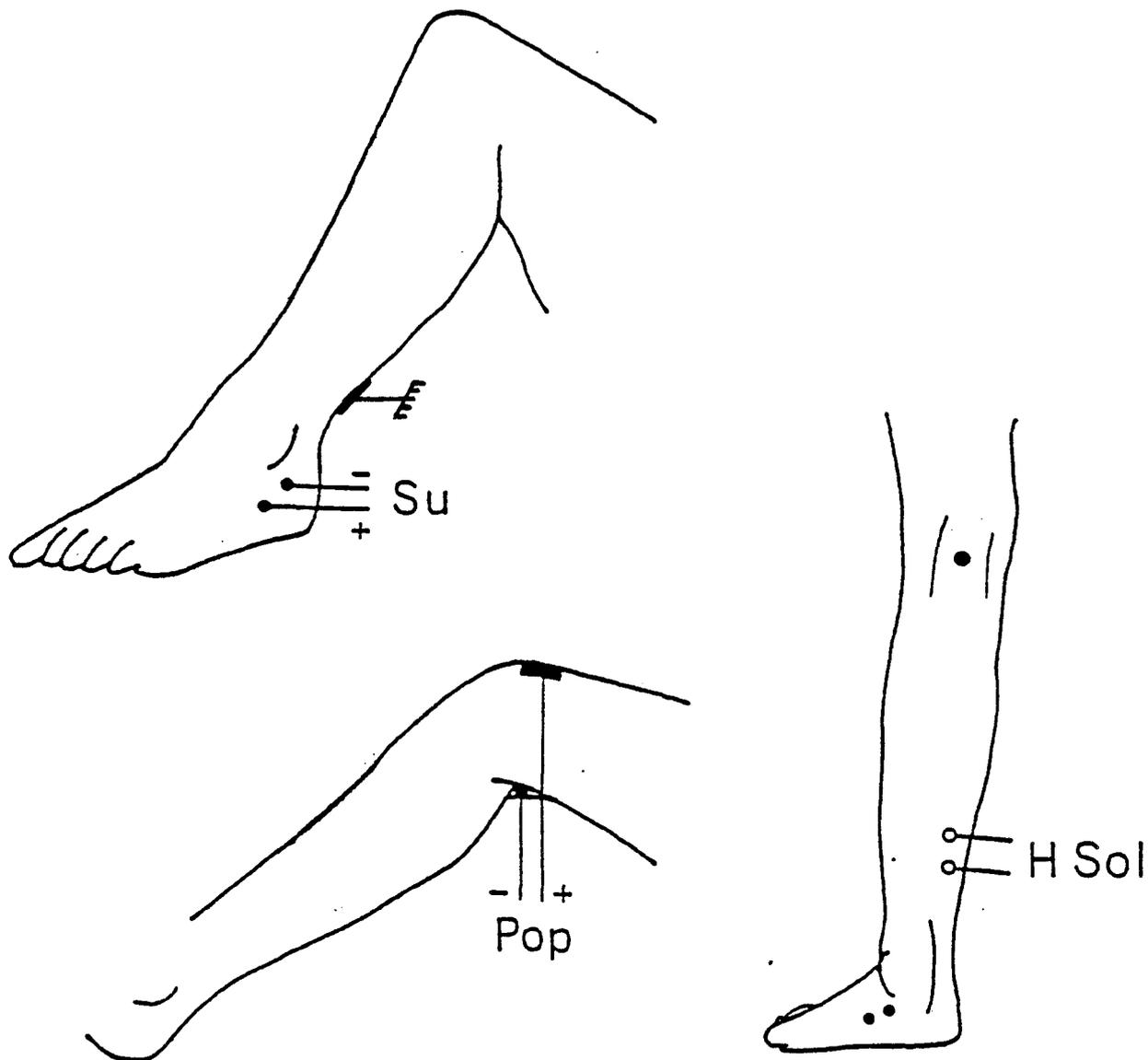


FIGURE VI.3 : Emplacement des électrodes

Réception

H Sol : réflexe de Hoffmann

Stimulation

Pop : nerf poplité interne

Su : territoire du nerf sural

Dans tous les cas, le contact entre la peau et l'électrode est amélioré par application de pâte conductrice.

pâte conductrice permet d'améliorer le contact entre la peau et les électrodes.

L'intensité de stimulation utilisée déclenche une réponse réflexe dont l'amplitude est d'environ 40% de la réponse maximale (H40). De cette manière, la réponse H enregistrée nous assure d'une facilitation cutanée possible du réflexe (voir paragraphe VI.2.2.1). La facilitation peut alors être utilisée comme indice d'éventuels effets inhibiteurs ou facilitateurs des variables manipulées.

Cette intensité est susceptible d'être réajustée en fonction de l'évolution de l'amplitude de la réponse réflexe au cours d'un bloc. Ce réajustement, destiné à ramener l'amplitude du réflexe autour de 40% de l'amplitude maximale du réflexe (Hmax), est effectué, si nécessaire, lors des pauses séparant les blocs d'essais qui constituent l'expérience. Si la médiane des réponses H non conditionné, enregistrées dans un même bloc, s'écarte de plus de 10% par rapport à la dernière mesure de H40, le réajustement est effectué.

#### \* *Stimulation cutanée conditionnante*

La facilitation cutanée du réflexe H est provoquée par une stimulation cutanée conditionnante précédant le test réflexe de 80 ms (cf paragraphe V.2.2.1). Cette stimulation cutanée est identique à celle utilisée comme stimulation de référence au cours de la tâche de discrimination cutanée et est délivrée au même endroit (cf Figure VI.3).

#### VI.2.4.3.2 Enregistrements

La réponse du muscle soléaire est recueillie grâce à deux électrodes creuses, de type BECKMAN, dont l'intérieur est rempli de pâte conductrice. Elles sont placées à 3 cm l'une de l'autre dans l'axe du tendon d'Achille. La plus proximale est placée à 3 cm environ au-dessous du point de jonction inférieur des muscles jumeaux. La surface de réception, préalablement rasée, est dégraissée à l'éther-alcool (Figure VI.3).

L'amplification est réalisée par un pré-amplificateur GRASS P551G (bande passante 1 à 10000 Hz). L'électromyogramme est visualisé pour contrôle, sur l'écran d'un oscilloscope TEKTRONIX D13.

La mesure de l'électromyogramme est effectuée sur l'amplitude crête à crête, pendant une fenêtre temporelle encadrant la réponse réflexe.

## VI.2.5 Organisation temporelle de l'expérience

### VI.2.5.1 Structure des essais

L'allumage de la diode centrale verte, pendant 2 secondes sépare chacun des essais (cf Figure VI.4). Chaque essai se subdivise en 2 périodes : une période test et une période de réponse.

#### 1. La période test (durée : 3500 ms)

Elle correspond à la période d'allumage de l'une des quatre diodes périphériques rouges dès que la diode centrale verte s'éteint. Le sujet a pour consigne de fixer la diode rouge qui vient de s'allumer.

Après un délai de 500 ms, une stimulation cutanée indice (SI) est délivrée sur l'une ou l'autre des chevilles. Elle constitue la stimulation cutanée de référence pour la tâche de discrimination. Une seconde et demie après la stimulation cutanée indice, plusieurs types d'évènements peuvent survenir, chacun définissant une catégorie d'essais :

\* Lors des essais cutanés (25% des cas), le sujet reçoit sur la même cheville, une seconde stimulation cutanée qu'il devra comparer à la première stimulation. Les essais cutanés- correspondent aux essais où la seconde stimulation cutanée est moins forte que la première (12,5% des cas), les essais cutanés+ aux essais où la seconde stimulation est plus forte (12,5% des cas).

\* Lors des essais visuels (18,75% des cas), le sujet ne reçoit pas de seconde stimulation cutanée, mais la diode rouge, qu'il est en train de fixer, émet un bref incrément lumineux de 50 ms.

\* Lors des essais réflexes (50% des cas), suite à la stimulation indice, le sujet reçoit :

- soit, après un délai de 80 ms, une stimulation réflexogène seule (essai Hoffmann H : 25% des cas).
- soit une seconde stimulation surale suivie 80 ms plus tard d'une stimulation réflexogène (essai Hoffmann conditionné HC : 25% des cas)

\* Lors des essais pièges (6,25% des cas), suite à la stimulation cutanée de référence, il ne se produit ni seconde stimulation cutanée, ni incrément lumineux, ni stimulation réflexogène. Ces essais sont introduits de manière à ce que le sujet, n'ayant point obtenu de



seconde stimulation cutanée ou réflexogène, ne puisse pas en déduire l'occurrence d'un incrément lumineux.

La fin de cette période test survient 1500 millisecondes après la présentation du signal de réponse qui caractérise le type d'essai.

## 2. La période de réponse (durée : 1500 ms)

Au cours de cette période, selon le type d'essai auquel il a été soumis, le sujet doit ou non fournir une réponse manuelle :

- essais cutanés, le sujet doit appuyer sur la presselle gauche si la seconde stimulation a été moins forte, sur la presselle droite si elle a été plus forte que la stimulation de référence.
- essais visuels, le sujet doit appuyer en même temps sur les deux presselles s'il a détecté un incrément lumineux
- essais Hoffmann, essais Hoffmann conditionné et essais pièges, le sujet n'a aucune réponse à fournir.

### VI.2.5.2 Séances

Chaque sujet participe à deux séances, l'une de familiarisation, l'autre expérimentale.

#### VI.2.5.1.1 Séance de familiarisation

La première séance dure environ environ 1 heure 30. Outre la familiarisation des sujets, elle a pour but d'évaluer s'il est possible d'enregistrer une réponse motrice maximale ainsi qu'une réponse réflexe facile à obtenir, sans composante motrice directe aux basses intensités de stimulation.

Si ces conditions sont remplies, on mesure le seuil de la réponse H et celui de la réponse M, les réponses H maximale (Hmax) et M maximale (Mmax) et l'on fixe l'intensité de stimulation de façon à obtenir 40% de Hmax.

En dernier lieu, après présentation des consignes et des différents types d'essais, chaque sujet effectue un bloc d'apprentissage, au cours duquel les essais sont donnés dans un ordre pseudo-aléatoire.

#### VI.2.5.1.2 Séance expérimentale

Après un rappel des consignes, le sujet effectue 20 essais d'entraînement. Il réalise ensuite une série de 6 blocs d'essais, séparés chacun par une pause de 3 à 5 minutes. Cette séance expérimentale dure environ 2 heures 30.

*\* Organisation des blocs*

L'expérience comprend donc 6 blocs dont l'organisation est voisine de celle retenue dans les expériences précédentes. Ils sont constitués de 76 essais répartis en une "amorce" (4 essais), un "noyau" (64 essais) et une "queue" (8 essais) qui gardent la même fonction (cf paragraphe II.2.6). Le "noyau" est constitué des essais expérimentaux proprement dits (Tableau VI.b). Seuls ceux-ci seront pris en compte lors de l'analyse. La répartition équilibrée, sur la posture oculaire et le côté stimulé, des essais réflexes (H et HC : 32) et des essais cutanés (- et + :16) peut être réalisée au sein d'un seul bloc. Pour les essais visuels (12) et pièges (4), elle exige deux blocs consécutifs. Les "noyaux" des blocs pairs (2,4,6) contiennent respectivement la même séquence d'essais que les "noyaux" des blocs impairs (1,3,5), mais dans l'ordre inverse.

*\* Critères d'erreurs et essais annulés*

Seuls les essais du "corps" sont vérifiés en temps réel et peuvent faire l'objet d'une annulation par l'expérimentateur.

Tout essai sortant des conditions standard de l'expérience (bruit, activité EMG parasite visualisée sur l'oscilloscope et liée à un mouvement du sujet...) est annulé et recommencé dans le bloc en respectant 2 règles : laisser passer 2 essais et ne pas avoir 2 essais consécutifs identiques.

Un bloc est interrompu, annulé et recommencé dès qu'il présente plus de 3 essais H pour lesquels l'amplitude de la réponse EMG est soit inférieure à 25% de Hmax (H25), soit supérieure à 75% de Hmax (H75) ou si un seul essai H sort de la gamme allant de 15 à 85% de Hmax. Ce critère a pour but de rester à l'intérieur de cette gamme où le réflexe de Hoffmann est influencé de façon stable par une stimulation surale de faible intensité (cf paragraphe VI.2.2.1).

Au sein d'un même bloc, si plus de 6 essais visuels sont ratés (non détection de l'incrément lumineux de la diode de fixation), ou si plus de 8 essais cutanés sont ratés (absence de réponse ou réponse fausse), le bloc est annulé et recommencé. Seuls les essais visuels ratés sont systématiquement recommencés au sein du bloc.

L'expérience est interrompue dès que trois blocs d'essais ont été annulés, que ce soit à cause d'erreurs du sujet ou à cause d'une dérive de la réponse réflexe.

		direction du regard				<u>total</u>
Côté du signal indice	Signal de réponse	diode 1	diode 2	diode 3	diode 4	
gauche	Cutané SUP.	1	1	1	1	4
	Cutané INF.	1	1	1	1	4
	Visuel	1   2 ou	1   2 ou	1   2 ou	1   2 ou	6
	Aucun	1   0	1   0	1   0	1   0	2
	H seul	2	2	2	2	8
	H conditionné	2	2	2	2	8
droite	Cutané SUP.	1	1	1	1	4
	Cutané INF.	1	1	1	1	4
	Visuel	2   1 ou	2   1 ou	2   1 ou	2   1 ou	6
	Aucun	0   1	0   1	0   1	0   1	2
	H seul	2	2	2	2	8
	H conditionné	2	2	2	2	8
<u>total</u>		16	16	16	16	64

Tableau VI.b : Composition du noyau d'un bloc

### VI.3 Résultats et analyse

#### VI.3.1 Plan d'expérience et variables

Le plan d'expérience met en jeu les facteurs suivants :

- \* en ce qui concerne les variables indépendantes :
  - un seul facteur de groupe : le facteur Sujets
  - six facteurs systématiques :
    - . Posture Oculaire (dont chaque degré correspond à l'une des 4 diodes de fixation)
    - . Test Hoffmann dont les 2 degrés sont :
      - \* Hoffmann seul
      - \* Hoffmann conditionné
    - . Côté stimulé qui présente deux degrés :
      - \* Cheville droite
      - \* Cheville gauche
    - . Niveau du signal de réponse cutané :
      - \* Cutané +
      - \* Cutané -
    - . Bloc : 6 blocs réalisés par chaque sujet
    - . Sexe

\* en ce qui concerne les variables dépendantes, les mesures effectuées au cours de l'expérience sont des amplitudes du réflexe de Hoffmann (H seul (H) et H Conditionné (HC)) et des fréquences d'erreurs pour les essais visuels, cutanés et pièges.

La variable principale est l'amplitude du réflexe de Hoffmann. Pour chacun des sujets et pour chaque degré du Test Hoffmann (conditionné ou non), nous calculons la moyenne de l'ensemble des réponses HC ou H d'un bloc, en tenant compte de l'origine de la facilitation (modalité du facteur Côté stimulé : facilitation directe ou croisée, cf paragraphe VI.2.2.1).

#### VI.3.2 Plan d'analyse

En ce qui concerne la posture oculaire, les données ont été organisées de la même façon que précédemment (cf Tableau II.c).

Les facteurs de l'analyse sont les suivants :

- Sujet : S22
- Sexe : G2
- Bloc : B6={b1 à b6}
- Posture oculaire : P4={ii,i,c,cc}

- Test Hoffmann :  $H_2 = \{h : \text{Hoffmann seul}$   
 $hc : \text{Hoffmann conditionné}\}$
- Côté stimulé :  $C_2 = \{d, g\}$

La formule du plan d'analyse est  $S_{11} \langle G_2 \rangle * P_4 * C_2 * H_2 * B_6$ .

Trois protocoles dérivés de la formule générale ont été analysés :

- $S_{11} \langle G_2 \rangle * P_4 * C_2 * H_2$ , protocole dérivé par moyennage sur le facteur  $B_6$ , permettant d'étudier l'effet des facteurs  $P_4$ ,  $C_2$  et  $H_2$ .
- $S_{11} \langle G_2 \rangle * Z_3 * P_4 * H_2 * \{c_1\}$ , sous-protocole par restriction au côté stimulé droit, permettant d'étudier l'effet des facteurs  $B_6$ ,  $P_4$  et  $H_2$  dans le cas de la facilitation directe.
- $S_{11} \langle G_2 \rangle * Z_3 * P_4 * H_2 * \{c_2\}$ , sous-protocole par restriction au côté stimulé gauche, permettant d'étudier l'effet des facteurs  $B_6$ ,  $P_4$  et  $H_2$  dans le cas de la facilitation croisée.

Le facteur  $Z_3$  a été construit à partir du facteur  $B_6$  par moyennage sur les paires de blocs successifs :

- $Z_1$  correspond au moyennage sur  $B_1$  et  $B_2$
- $Z_2$  correspond au moyennage sur  $B_3$  et  $B_4$
- $Z_3$  correspond au moyennage sur  $B_5$  et  $B_6$

Le regroupement des blocs expérimentaux par paires est justifié suite à la répartition équilibrée des essais sur deux blocs expérimentaux consécutifs (voir paragraphe VI.2.5.1.2).

### VI.3.3 Analyse descriptive et inférentielle

#### VI.3.3.1 Facilitation

Sur l'ensemble des blocs, l'amplitude du réflexe est restée dans la gamme  $H_{15}$ - $H_{85}$  (amplitude moyenne égale à 34,23% de  $M_{max}$ , écart-type moyen égal à 6,82). Si, descriptivement, l'amplitude du H diminue sur les trois premiers blocs puis augmente sur les trois derniers (cf Figure VI.5), l'analyse inférentielle ne permet pas de conclure à une évolution significative qui aurait pu avoir un effet sur la facilitation cutanée. Seule la différence entre les blocs 3 et 6 est significative ( $F_{(1-20)} = 3,9$ ,  $P < .01$ ).

On observe une facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann ( $F_{(1-20)} = 59.8$ ,  $P < .001$ ) qui est enregistrée tant pour les femmes ( $F_{(1-10)} = 30.4$ ,  $P < .001$ ) que pour les hommes ( $F_{(1-10)} = 30.8$ ,  $P < .001$ ), sans interaction significative entre ces deux facteurs.

La facilitation directe est significative ( $F_{(3-60)} = 25.4$ ,  $P < .001$ ) ainsi que la facilitation croisée ( $F_{(1-20)} = 14.3$ ,  $P < .005$ ). Leur taille respective est de 1,74 et 0,89 % de  $M_{max}$ . L'analyse inférentielle ne

confirme toutefois pas cette différence descriptive entre les deux types de facilitation (interaction Test Hoffmann.Côté stimulé non significative).

Si la facilitation directe est présente sur quatre blocs, la facilitation croisée n'est observée de façon significative que sur un seul bloc (cf figure VI.6). Toutefois, l'interaction Test Hoffmann.Côté stimulé.Bloc n'est pas significative et ne permet pas de conclure à une évolution différente des deux types de facilitation au cours de l'expérience.

### VI.3.3.2 Posture Oculaire et Facilitation

Le réflexe H seul est dit "ipsi" s'il est enregistré du même côté que le SI, sinon il est "contra".

La PO n'a pas d'effet significatif sur l'amplitude du réflexe H enregistré tant en ipsi qu'en contra ( $F_{(3-60)} = 0,68$ ; NS). Quelle que soit la direction dans laquelle se trouvent fixés les yeux du sujet, le réflexe seul ne présente pas de variation significative de son amplitude (cf figure VI.7).

Si l'on restreint l'analyse à chaque point de PO, la facilitation globale est enregistrée de façon significative sur chacun d'eux. Toutefois, alors que la facilitation directe est observée de la même façon sur chaque point, la facilitation croisée n'est observée qu'au point ii (cf Tableau VI.c et figure VI.8).

La posture oculaire n'a pas d'effet significatif ni sur la facilitation cutanée directe ( $F_{(3-60)} = 0,75$ ; NS), ni sur la facilitation croisée ( $F_{(3-60)} = 0,16$ ; NS). Dans ces deux conditions, ni le contraste opposant le point i à la moyenne des trois autres points ( $F_{(3-60)} = 0,02$ ; NS), ni celui opposant les deux points ipsilatéraux ne sont significatifs ( $F_{(3-60)} = 0,04$ ; NS).

### VI.3.3.3 Erreurs

Sur l'ensemble de l'épreuve, les sujets ont fait peu d'erreurs. Si l'on exclut les essais réflexe n'impliquant aucune réponse, le taux d'erreurs est de 10,7% et 8,8% pour, respectivement, les essais cutanés et les essais visuels (ces pourcentages sont calculés sur la base du nombre total d'essais corrects réalisés par l'ensemble des sujets pour chacune des tâches, cutanée et visuelle). Aucune erreur n'a été commise au cours des essais piège lors de la séance expérimentale. Dans le cadre de l'analyse, les fréquences d'erreurs ont été comparées au moyen du  $\text{CHI}^2$ .

Figure VI.5 : Hoffmann (H) et Hoffmann conditionné (HC) en fonction des blocs

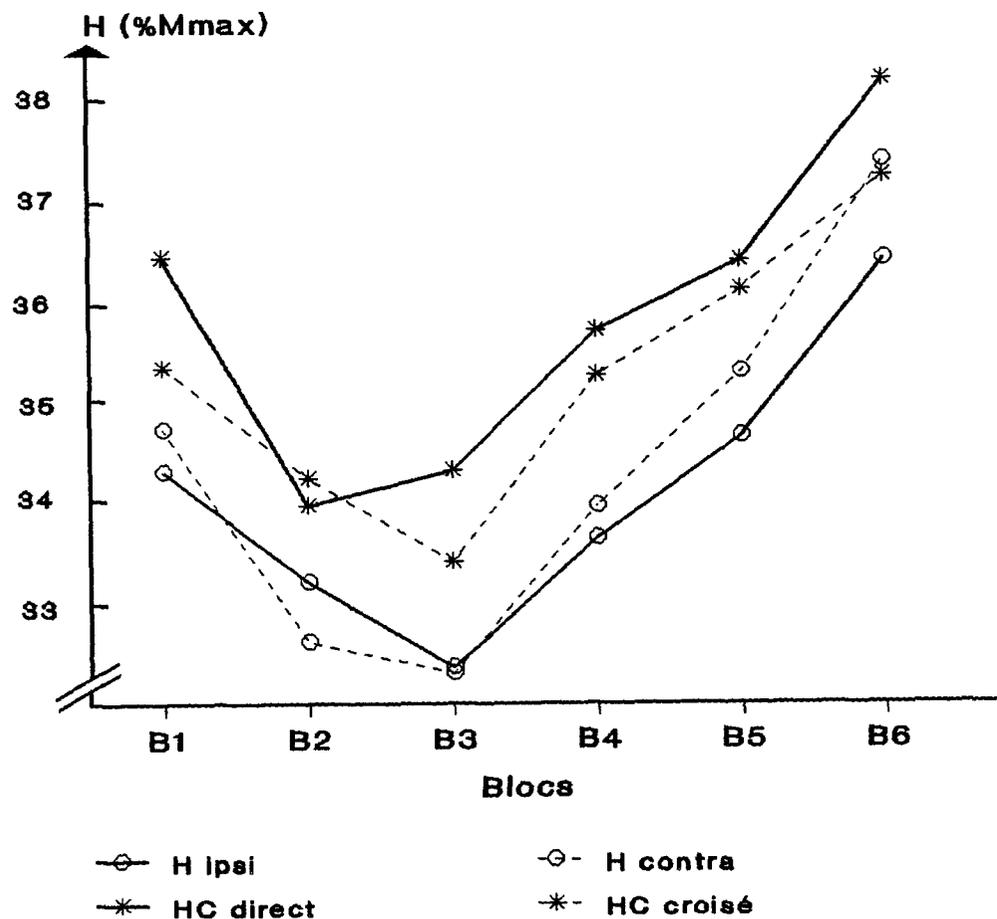
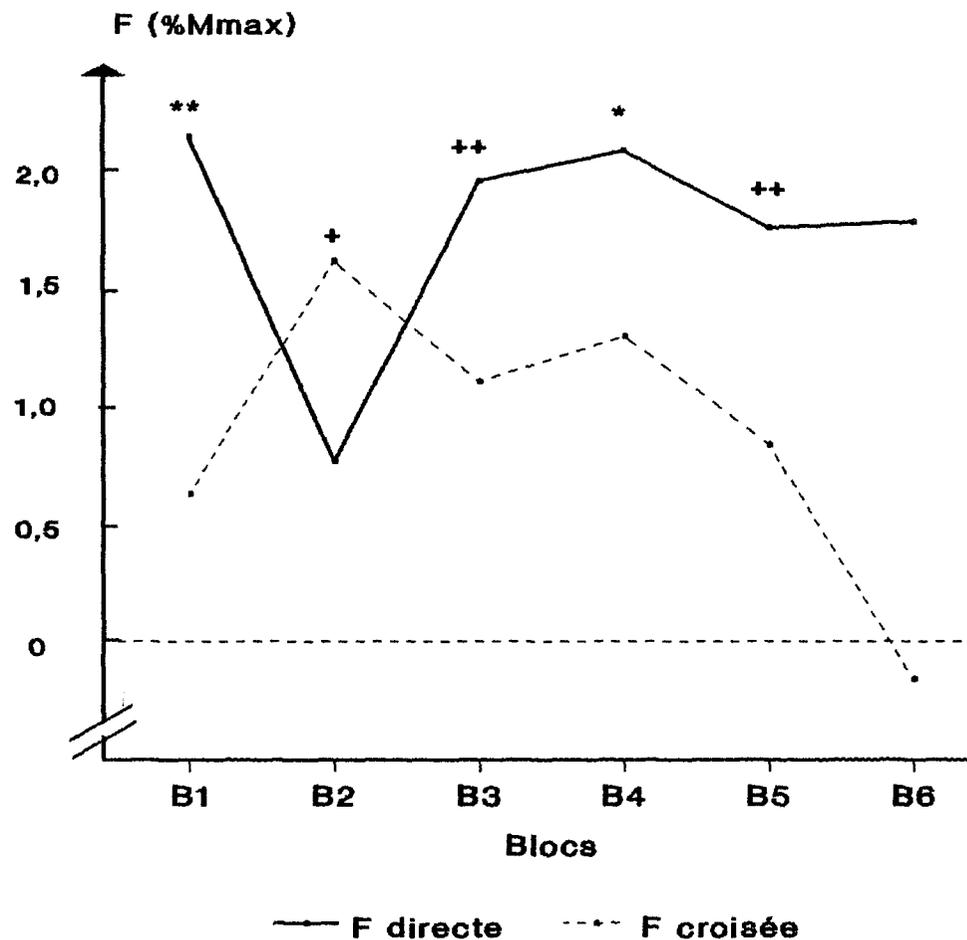


Figure VI.6 : facilitation cutanée du H en fonction des blocs



+ P<.05    \*\* P<.01    \* P<.005    \*\* P<.001

		ii	i	c	cc
Facilitation	% Mmax	1,2	1,3	1,3	1,5
	$F_{(1-20)}$	21.2	13.4	16.4	18.8
	P<	.001	.005	.001	.001
Facilitation directe	% Mmax	1,2	1,8	1,7	2,3
	$F_{(1-20)}$	8.4	8.3	14.5	12.6
	P<	.01	.01	.005	.005
Facilitation croisée	% Mmax	1,1	0,8	0,9	0,7
	$F_{(1-20)}$	8.426			
	P<	.05	NS*	NS*	NS*

\*NS : Non Significatif au seuil  $\alpha=.05$ .

Tableau VI.c : facilitation sur chaque point de PO.  
(cf Figure VI.8)

Figure VI.7 : amplitude du Hoffmann (H) en fonction de la posture oculaire (PO)

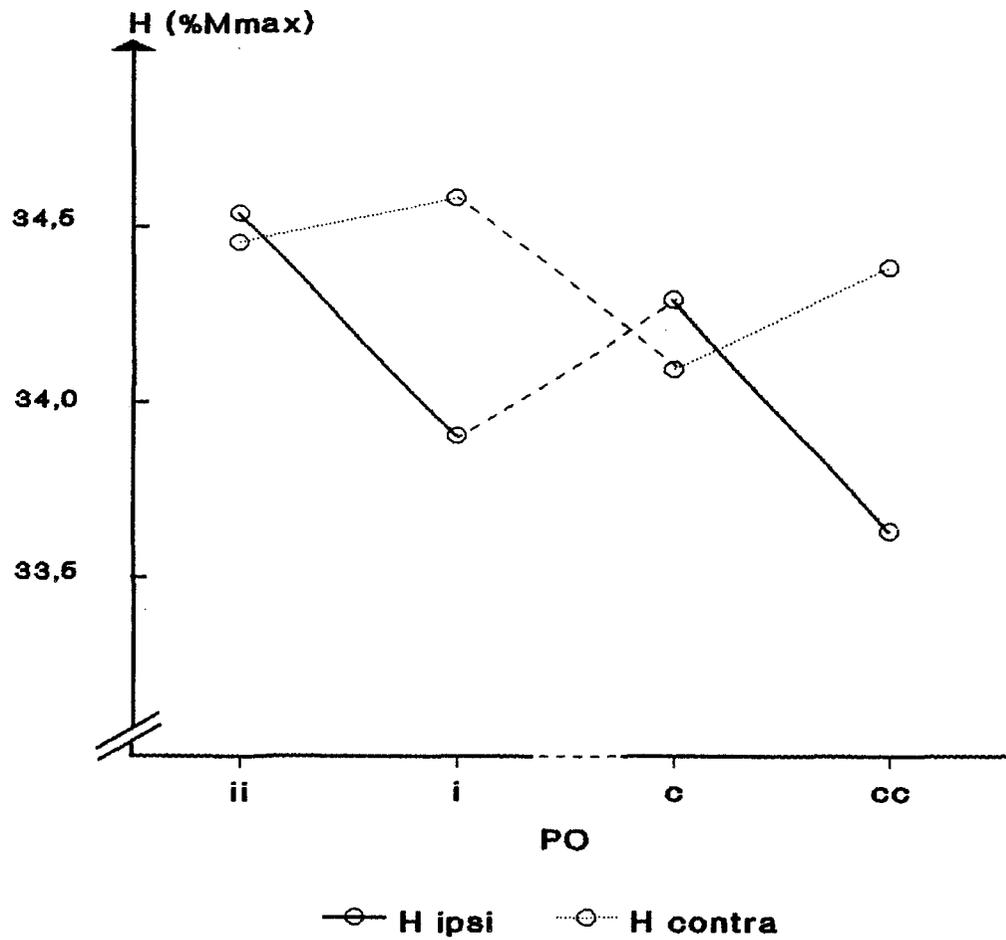
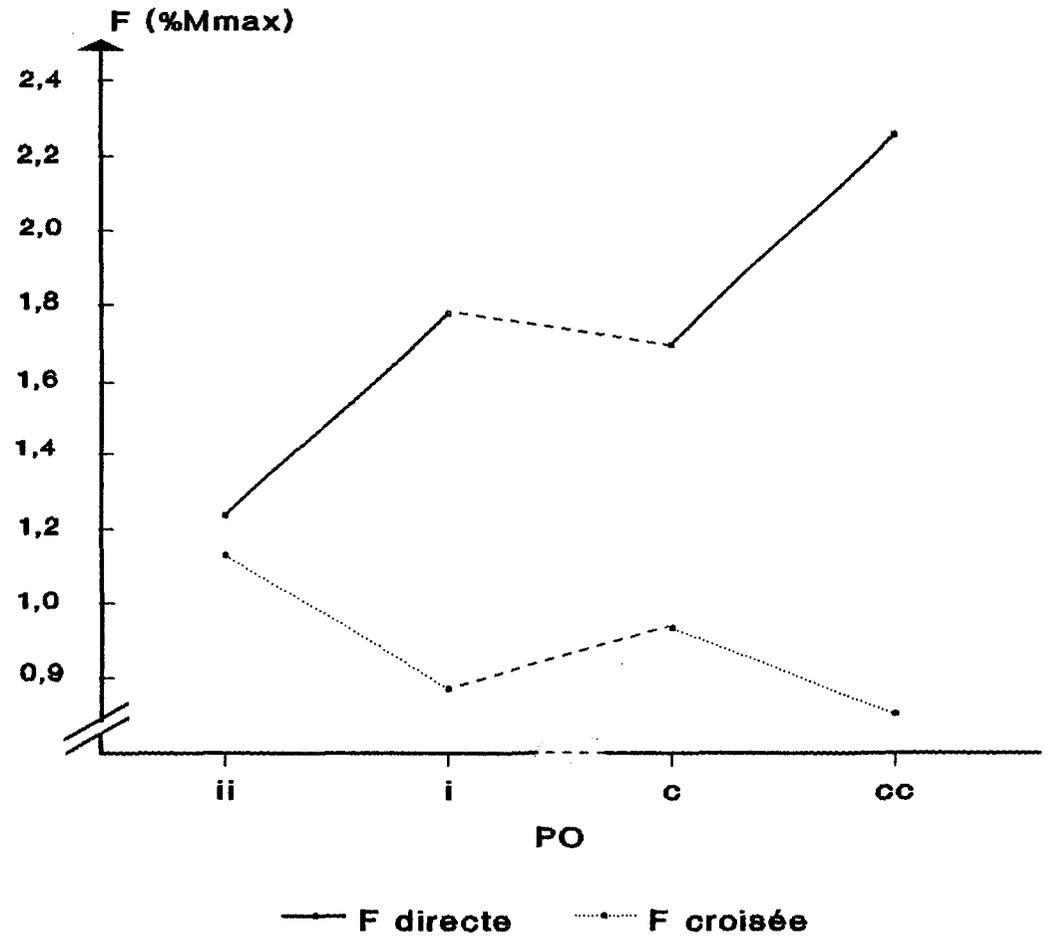


Figure VI.8 : Facilitation (F) cutanée H en fonction de la posture oculaire (PO)



Nous ne pouvons donner une indication cohérente de l'effet de la PO sur la totalité des erreurs. Une telle analyse n'a aucune signification en ce qui concerne la tâche visuelle qui implique une fixation de chaque diode. Aussi est-il impossible d'évaluer l'impact d'une déviation plus ou moins importante des yeux par rapport à la source de stimulation. Par contre, si la question garde son intérêt dans la cas de la tâche cutanée, elle ne permet pas de révéler un effet du facteur PO ( $\text{CHI}^2(3)=5,204$ ,  $P>.10$ ).

La répartition des erreurs ne varie pas non plus en fonction de la diode de fixation ( $\text{CHI}^2(3)= 7,39$   $P>.05$ ) ou du bloc de passation ( $\text{CHI}^2(3)= 6,68$   $P>.05$ ). Ces résultats ont été observés sur l'ensemble des données sans tenir compte du type d'erreurs (cutanée ou visuelle). Or, ce dernier facteur est en interaction significative avec le facteur "diode de fixation" (DF) (cf Figure VI.9,  $\text{CHI}^2(3)=24,73$ ,  $P<.001$ ). Selon le type de tâche mise en jeu (cutanée ou visuelle), le facteur DF apparaît donc avoir un effet différent sur la répartition des erreurs commises par les sujets.

L'analyse des erreurs cutanées ne révèle pas d'effet significatif des diodes de fixation; quelle que soit la diode fixée, les sujets commettent toujours le même nombre d'erreurs (cf Figure VI.9,  $\text{CHI}^2(1)=3,25$ ,  $P>.05$ , aucune comparaison des diodes deux à deux n'est significative).

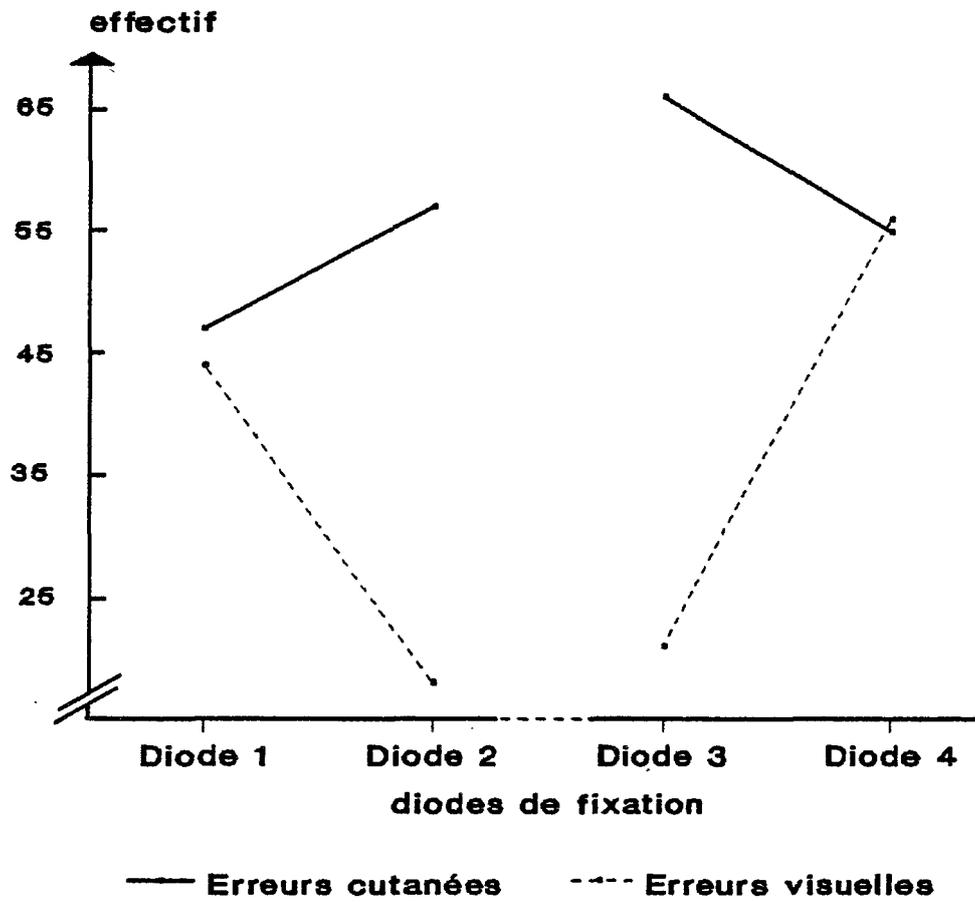
Si on restreint l'analyse aux seules erreurs visuelles, le facteur DF a un effet significatif (cf Figure VI.9,  $\text{CHI}^2(3)=28,97$ ,  $P<.001$ ); la répartition de ce type d'erreurs n'est donc pas indépendante de la diode fixée. Les sujets omettent plus d'incrémentes lumineux sur les diodes distales (12,6%) que sur les diodes proximales (4,9%). Cette répartition des erreurs liée à l'excentricité de la diode fixée est observée de façon identique à droite (cf Figure VI.9,  $\text{CHI}^2(1)=15,91$ ,  $P<.001$ ) et à gauche (cf Figure VI.9,  $\text{CHI}^2(1)=10,90$ ,  $P<.001$ ).

#### VI.4 Discussion

##### \* Problème des erreurs

L'intensité lumineuse des diodes ayant été égalisée à un niveau identique et contrôlé en cours d'expérience, on peut attribuer l'effet observé sur les erreurs visuelles à la perturbation de la coordination tête-oeil imposée par la situation expérimentale. En effet, les sujets se trouvent avec la tête immobilisée en position médiane. Or, habituellement, pour maintenir une cible, qui présente une certaine excentricité, en vision fovéale, les mouvements oculaires s'accompagnent d'une rotation

**Figure VI.9 : erreurs cutanées et visuelles en fonction des diodes**



Diode 1 et 2: 20 et 10 degrés à gauche  
Diode 3 et 4: 10 et 20 degrés à droite

de la tête; dans cette situation, les muscles de la nuque sont d'ailleurs activés avant ceux des yeux (Berthoz, 1974). L'immobilisation de la tête impose aux muscles extraoculaires une tension en cas de déviation de regard. Or nous avons vu que dans ce cas, l'activité des muscles du cou ne disparaît pas pour autant (cf paragraphe 1.2.1). Dans la situation étudiée, les informations proprioceptives issues de la musculature du cou et de l'oeil diffèrent selon que le sujet a le regard orienté à 10 et 20 degrés. Peut-on supposer, dès lors, une modulation de la tâche de détection visuelle par la sphère proprioceptive ? En d'autres termes, l'omission plus importante d'incrément lumineux sur les diodes les plus excentrées peut-elle être attribuée à une perturbation plus importante de la tâche par les contraintes posturales ?

Les données comportementales ont, elles, longtemps mis l'accent sur la primauté des informations visuelles (Posner et al. 1976, cf première partie, paragraphe 1.2). Mais les résultats acquis ces dernières années, sur l'interaction vision-proprioception, ne permettent plus de considérer la modalité visuelle comme dominante. Nombreuses sont les données qui montrent un effet de la proprioception sur la vision.

L'illusion "oculobrachiale" étudiée par Lackner (1978, 1985), Lackner et Shenker (1985) témoigne d'un effet du proprioceptif sur le visuel : l'illusion de mouvement de l'avant-bras, en cas de vibration du biceps, s'accompagne d'une illusion analogue de déplacement d'une cible visuelle fixée au niveau de l'index du bras mobilisé. Des effets similaires, sur la fixation d'une cible visuelle, ont été obtenus par Roll et al. (1989) ainsi que Biguer et al. (1988) dans des conditions différentes. Nous avons déjà à plusieurs reprises évoqué leurs observations.

Les données neurophysiologiques montrent l'existence d'une convergence sur certaines structures des informations musculaires nucales et extra-oculaires. Cette convergence pourrait expliquer les interactions enregistrées entre ces deux sources proprioceptives, comme l'existence d'une activité électromyographique des muscles du cou qui varie, avec la position de l'oeil, lorsque la tête est fixe.

On enregistre aussi, ainsi que nous venons de le voir, des variations concomitantes et proportionnelles des réponses comportementales suite à la manipulation des afférences proprioceptives en provenance des muscles du cou et des yeux. Les observations ont été réalisées pour la plupart au cours de tâches visuelles et le parallèle avec nos résultats nous semble s'imposer. En effet, la détection d'un incrément lumineux que nous avons utilisée comme contrôle de la posture oculaire porte sur un stimulus qui occupe une situation privilégiée dans l'espace.

L'analyse des erreurs reste secondaire par rapport aux objectifs premiers de l'expérience.

Reconsidérant les cinq expériences précédentes, nous n'avons pas retrouvé le même pattern de distribution des essais ratés visuels en fonction des diodes de fixation : ou aucun effet significatif n'émerge (expériences I, II, V), ou le profil n'est que partiellement retrouvé (expériences III et IV). Cela n'a rien d'étonnant si l'on considère que nous sommes passés d'une tâche de détection simple à une tâche de discrimination. Outre cette modification de la tâche, le contexte expérimental diffère aussi de façon considérable par la mise en jeu du réflexe de Hoffmann. En impliquant ainsi une telle activité motrice, ne contribue-t-on pas à une valorisation globale de la sphère proprioceptive qui contribuerait à en révéler les effets par ailleurs latent ?

De plus, la mise en évidence récente d'un effet de la proprioception sur la vision s'est en fait accompagnée de la démonstration d'une plasticité de la relation entre les deux modalités (Warren 1970). Analysant l'illusion oculobrachiale, Lackner la qualifie de "bidirectionnelle". Roll et al. (1986) soulignent qu'un même message proprioceptif induit par un stimulus vibratoire peut être intégré de façon différente selon le contexte postural et perceptif. De ce même contexte vont dépendre les répercussions au niveau proprioceptif de l'environnement visuel (Tardy-Gervet et al., 1984, 1988). Les effets perceptifs et moteurs peuvent être modifiés, inversés ou complètement disparaître selon le contexte sensorimoteur (Tardy-Gervet et al., 1989).

Analysant de façon systématique l'interaction entre vision et proprioception au cours des illusions de mouvements, Tardy-Gervet et al. (1986) n'ont pu mettre en évidence une dominance systématique d'une modalité sur l'autre. Outre une équivalence des effets, il s'établit un équilibre dont la dynamique semble dépendre du sujet, des caractéristiques de chacun des systèmes sensoriels impliqués et des conditions expérimentales. Ainsi, l'interaction peut donner lieu à des phénomènes de facilitation (lorsque les effets n'entrent pas en conflit), d'atténuation réciproque, de dissociation, de dominance partielle ou totale d'une modalité sur l'autre.

Par rapport aux indices réflexologiques, il s'agit là, répétons le, de données secondaires. La méthodologie utilisée ne paraît pas suffisamment spécifique pour en évaluer la pertinence. Mais les résultats n'en gardent pas moins leur intérêt et méritent d'être reconsidérés avec d'autres protocoles expérimentaux.

#### \* Effet de la posture oculaire

Il ne nous a donc pas été possible d'observer un effet de la posture oculaire ni sur l'activité réflexe seule, ni sur sa facilitation

cutanée. Dans nos conditions expérimentales, la direction du regard n'induit pas de modification objective de la réactivité segmentaire.

Nous ne pouvons cependant conclure à une absence totale d'effet. Les résultats de Gagey et al. (1973) témoignent d'une modification systématique du tonus des extenseurs des membres inférieurs au cours d'une déviation maintenue du regard. Les auteurs soulignent que le phénomène est très lent, qu'il s'installe progressivement et n'atteint son maximum qu'en huit à dix secondes. Or le rythme de nos essais est tel que nous ne testons l'activité dans les voies réflexes que quatre secondes après le début du signal préparatoire (allumage de l'une des diodes rouges périphériques) qui fixe la posture oculaire (cf Figure VI.4). Si l'on tient compte du temps moyen d'une saccade oculaire (200 ms) cela signifie qu'environ 3,8 s après que le regard se soit stabilisé sur la cible visuelle, la stimulation réflexogène est délivrée, soit moins de la moitié du temps maximal noté par Gagey et al. (1973). Certes ces derniers mesurent le déplacement du membre inférieur et il faut tenir compte de l'inertie articulaire. Leurs observations n'en gardent pas moins leur valeur. Elles remettent partiellement en question notre protocole expérimental.

L'organisation temporelle n'est pas le seul élément de notre protocole à poser problème. La tâche de discrimination que nous avons choisie implique des aspects que nous avons sans doute sous-estimés.

Par rapport à une tâche de détection, la discrimination met en jeu des processus sinon radicalement différents, tout au moins distincts tant au niveau des stratégies comportementales que des structures neurophysiologiques sous-jacentes. Nous aurons l'occasion de revenir plus en détail sur chacun de ces aspects.

Outre le contexte sensorimoteur, le type de tâche conditionne aussi l'ajustement des paramètres de transmission le long des voies sensorimotrices (Prochazka, 1989). Ainsi, il est possible de modifier l'évolution d'une réponse réflexe en complexifiant la situation.

On peut se demander si l'absence de manifestations segmentaires de la posture oculaire n'est pas liée à la situation expérimentale elle-même. La discrimination cutanée ne contribuerait-elle pas à masquer, voire à faire disparaître, l'effet de la posture oculaire que nous avons observé en situation de détection ?

## EXPERIENCE VII : LE PROBLEME DE LA DISCRIMINATION

### VII.1 Hypothèses

Si, les conclusions de l'expérience précédente sont exactes, un protocole de TR devrait permettre de retrouver une absence d'effet significatif de la posture oculaire en situation de discrimination, l'effet n'étant observé qu'en situation de détection.

Nous avons décidé de tester cette hypothèse en confrontant nos sujets à une tâche de discrimination cutanée analogue à celle de l'expérience VI, mais exigeant une réponse en TR et non plus différée. Les gammes de stimulations à comparer ont été choisies de façon à présenter différents niveaux de difficulté. Pour les niveaux les plus difficiles, nous devrions observer, outre un allongement des TR, une absence d'effet significatif de la posture oculaire. Les niveaux les plus faciles, en plaçant les sujets dans une situation voisine d'une simple détection, dont devrait témoigner l'amélioration des TR, devraient permettre de retrouver un effet significatif de la posture oculaire.

### VII.2 Méthode

#### VII.2.1 Sujets

Sur 27 sujets volontaires et rémunérés ayant participé à l'expérience, 10 femmes et 10 hommes (19 à 27 ans, moyenne d'âge 22 ans) ont fourni des données exploitables. Deux personnes ont été éliminées car elles ne maîtrisaient pas la tâche, une autre à cause de troubles oculomoteurs et 4 personnes ont abandonné en cours d'expérience.

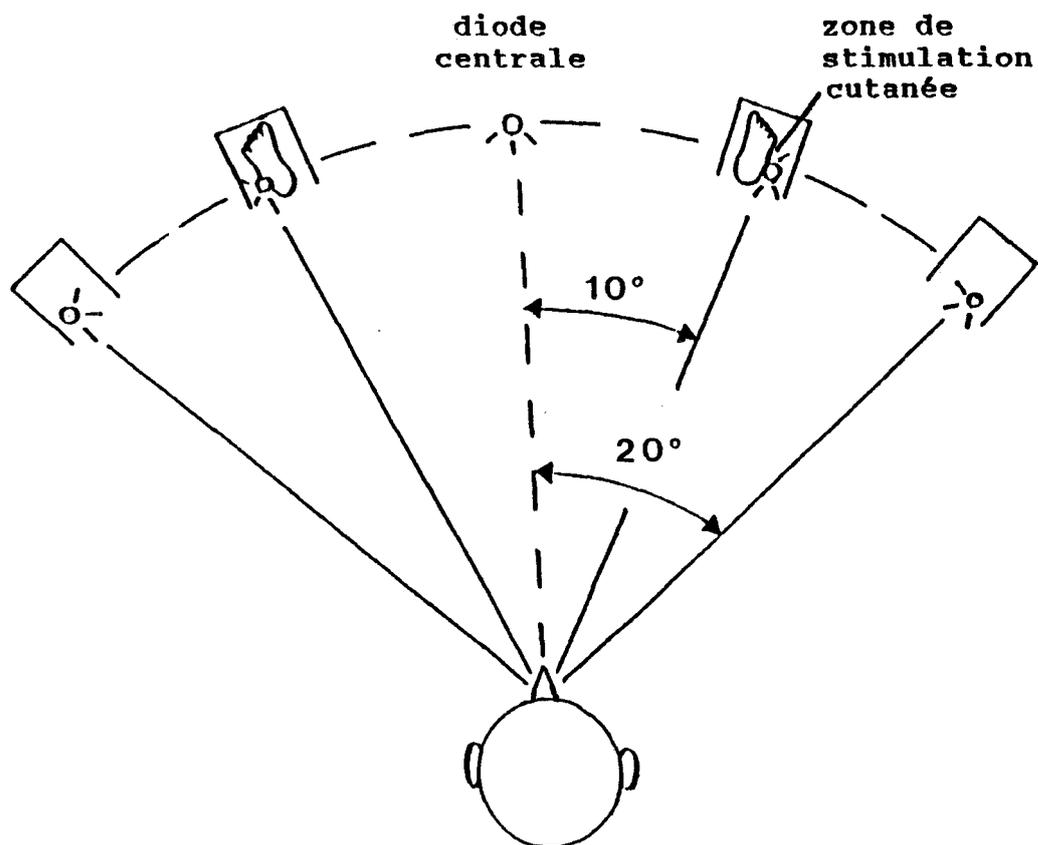
Les sujets ont répondu qu'ils utilisaient la main gauche ou les deux mains à seulement 7 % de l'ensemble des items du questionnaire de latéralité (cf annexe I).

#### VII.2.2 Dispositif expérimental

(cf Figure VII.1)

Le dispositif expérimental est identique à celui des expériences III à V.

Le sujet est assis, la tête immobilisée dans le plan sagittal, les pieds à 10° de part et d'autre de ce plan.



**FIGURE VII .1 : dispositif expérimental vu de dessus**

Les diodes périphériques de fixation sont disposées sur un arc de cercle fictif passant par les zones de stimulation cutanée. Elles sont toujours numérotées de 1 à 4 de la gauche vers la droite :

- Diode 1 : diode 20° à gauche
- Diode 2 : diode 10° à gauche
- Diode 3 : diode 10° à droite
- Diode 4 : diode 20° à droite

Les diodes sont maintenant disposées sur un arc de cercle fictif qui passe par les zones de stimulation cutanée. Chacune des diodes situées à 10° est positionnée à moins de 0,5 cm de la zone de stimulation. Le but est d'ajouter une colocalisation spatiale des événements visuels et cutanés à la convergence entre direction du regard et zone stimulée.

L'expérience est conduite en présence d'indices visuels. Ceux-ci correspondent toujours à l'allumage d'une portion limitée de l'espace dans lequel se trouve orientée la posture oculaire permettant, le cas échéant, la vision de la zone stimulée.

### VII.2.3 Tâche

La tâche des sujets consiste à comparer deux stimulations cutanées portées successivement au niveau d'un même territoire sural (droit ou gauche). Ils ont pour consigne de répondre par un TR bimanuel uniquement dans le cas où l'intensité de la deuxième stimulation cutanée est supérieure à celle de la stimulation de référence. Les gammes de stimulation sont toujours construites selon le principe d'une variation d'intensité induite par un changement de la durée du stimulus, leur organisation interne est inchangée (cf paragraphe VI.2.3.2).

La stimulation de référence est la même salve de 4 chocs utilisée dans les expériences précédentes. La gamme inférieure comprend deux niveaux de stimulation :

- un niveau Z : une salve de trois chocs
- un niveau Y : une salve de deux chocs.

La gamme supérieure comprend elle six niveaux de stimulation :

- un niveau A : une salve de cinq chocs
- un niveau B : une salve de six chocs
- un niveau C : une salve de sept chocs
- un niveau D : une salve de huit chocs
- un niveau E : une salve de neuf chocs.

La posture oculaire a cette fois-ci été contrôlée par un bref changement de couleur (25 ms) de la diode de fixation : elle passe du rouge au vert. Le but est de remplacer la détection de l'incrément lumineux, qui accroît la durée de l'expérience (tout essai visuel raté étant systématiquement recommencé), par une tâche plus facile tout en gardant un contrôle de la direction du regard.

#### \* critères d'erreurs

Les critères concernant les essais ratés ont été adaptés à la tâche de discrimination. On peut distinguer six types d'erreurs qui se répartissent en deux catégories distinctes :

- les erreurs sur le TR :

- . un TR inférieur à 100 ms est considéré comme une réponse anticipée
- . un TR supérieur à 1 s est considéré comme une réponse trop longue (la tolérance a été augmentée de 200 ms par rapport aux situations de détection)
- . une différence de plus de 40 ms entre les deux appuis (le TR est une réponse bimanuelle) est considérée comme une réponse désynchronisée (le critère a été augmenté de 10 ms).

- les erreurs sur le type d'essai :

- . pas de réponse aux essais visuels
- . pas de réponse aux essais cutanés de niveau supérieur
- . une réponse aux essais cutanés de niveau inférieur.

\* *feedback sur les erreurs*

La réponse devant être à la fois rapide et précise, nous avons décidé de mettre l'accent sur ce dernier aspect en donnant des informations au sujet sur sa performance. Ce feedback n'est ainsi introduit que pour les erreurs sur le type d'essai, avec toutefois deux restrictions : aucun feedback n'est donné en cas d'erreur pour les essais de niveau A et Z. Ces essais sont en effet introduits pour complexifier la tâche : l'analyse préliminaire (cf paragraphe VI.2.3) montre qu'ils induisent respectivement 17 et 31% d'erreurs.

Le feedback est donné après tout essai raté grâce à une diode centrale jaune située juste au-dessus de la diode centrale verte et qui s'allume en même temps qu'elle mais pendant une durée plus courte (1,5 s au lieu de 3 s pour la diode verte).

\* *essais recommencés*

En cas d'erreur, quel qu'en soit le type, certains essais sont systématiquement réintroduits de façon à obtenir le même nombre de données pour chaque sujet et faciliter ainsi l'analyse. Cette règle concerne :

- les essais cutanés de niveau supérieur B à E
- les essais cutanés de niveau inférieur Y
- les essais visuels.

Quinze erreurs sont tolérées au maximum par bloc d'essais. Si ce critère est dépassé, le bloc est recommencé. Au-delà de deux blocs ratés, l'expérience est annulée.

#### VII.2.4 Organisation temporelle de l'expérience

L'expérience est organisée en deux séances distinctes d'environ deux heures chacune.

La première est toujours une séance de familiarisation. Chaque sujet effectue le même entraînement : une série de 40 essais délivrés dans un ordre pseudo-aléatoire et à cadence croissante (les 20 derniers essais ont un tempo identique à celui de la phase expérimentale).

Au début de la deuxième séance, une série d'une trentaine d'essais replace le sujet dans les conditions d'expérience. Puis il réalise 6 blocs d'essais séparés chacun par un intervalle de deux à trois minutes. L'organisation de chaque bloc s'inspire de celle retenue dans les expériences précédentes. Ils sont constitués de 80 essais répartis en une "amorce" (4 essais), un "noyau" (72 essais) et une "queue" (4 essais). Les essais de "queue" ne sont effectués que si le sujet commet des erreurs parmi les derniers essais du bloc. Le "noyau" est constitué des essais expérimentaux proprement dits : 40 essais cutanés de niveau supérieur (8 essais par niveau), 16 essais cutanés de niveau inférieur (8 par niveau) et 16 essais visuels (cf Tableau VII.a).

#### VII.3 Résultats et analyse

##### VII.3.1 Plan d'expérience et variables

Les variables prises en compte dans le plan d'expérience sont les suivantes :

- \* en ce qui concerne les variables indépendantes :
  - un seul facteur de groupe : le facteur Sujets
  - six facteurs systématiques :
    - . Posture Oculaire (dont chaque degré correspond à l'une des 4 diodes de fixation)
    - . Côté stimulé qui présente deux degrés :
      - \* Cheville droite
      - \* Cheville gauche
    - . Main de réponse qui présente deux degrés :
      - \* Main droite
      - \* Main gauche
    - . Niveau du signal de réponse cutané :
      - \* Cutané + : 6 degrés correspondant chacun à l'un des niveaux A, B, C, D ou E
      - \* Cutané - : 2 degrés correspondant chacun à l'un des niveaux Y ou Z

Côté du signal indice	Signal de réponse	direction du regard				
		diode 1	diode 2	diode 3	diode 4	
DROIT	A	1	1	1	1	
	B	1	1	1	1	
	Cutané supérieur	C	1	1	1	1
		D	1	1	1	1
		E	1	1	1	1
	Cutané inférieur	Y	1	1	1	1
		Z	1	1	1	1
	Visuel	2	2	2	2	
	GAUCHE	A	1	1	1	1
B		1	1	1	1	
Cutané supérieur		C	1	1	1	1
		D	1	1	1	1
		E	1	1	1	1
Cutané inférieur		Y	1	1	1	1
		Z	1	1	1	1
Visuel		2	2	2	2	

Tableau VII.a : Composition du noyau d'un bloc

- . Bloc : 6 blocs réalisés par chaque sujet
- . Sexe

\* en ce qui concerne les variables dépendantes, le protocole expérimental est basé sur la mesure des temps de réaction pour les essais visuels et cutanés de niveau supérieur, et de fréquences d'erreurs pour les essais cutanés de niveau inférieur.

### VII.3.2 Plan d'analyse

Dans le cadre de l'analyse, le facteur posture oculaire a été réorganisé de la même façon que précédemment (cf Tableau II.c).

L'analyse ne prend en compte que les TR aux signaux cutanés des 4 niveaux supérieurs, B à E, qui ont fait l'objet d'un feedback et d'une réintroduction systématique en cas d'erreur (variable dépendante principale, cf paragraphe VII.2.3).

Les facteurs de l'analyse sont les suivants :

- Sujet : S20
- Sexe : G2
- Posture oculaire :  $P4=\{ii, i, c, cc\}$
- Niveau du signal de réponse cutané :  $N4=\{B, C, D, E\}$
- Côté stimulé :  $C2=\{d, g\}$
- Main de réponse :  $M2=\{d, g\}$
- Bloc :  $B6=\{b1 \text{ à } b6\}$

La formule du plan d'analyse est  $S10\langle G2\rangle * P4 * C2 * M2 * N4 * B6$ .

Quatre protocoles dérivés de la formule générale ont été analysés :

- $S10\langle G2\rangle * P4 * C2 * M2$ , protocole dérivé par moyennage sur les facteurs  $B6$  et  $N4$ , permettant d'étudier l'effet des facteurs  $P4$ ,  $C2$  et  $M2$ .
- $S10\langle G2\rangle * P4 * C2 * N4$  (moyennage sur  $B6$  et  $M2$ ).
- $S10\langle G2\rangle * P4 * M2 * N4$  (moyennage sur  $B6$  et  $M2$ ).
- $S10\langle G2\rangle * P4 * B6$  (moyennage sur  $C2$ ,  $M2$  et  $N4$ ).

### VII.3.3 Analyse descriptive et inférentielle

\* erreurs

Le nombre total d'erreurs pour chaque niveau de stimulation est représenté sur la figure VII.2. L'analyse des fréquences (test du  $\text{CHI}^2$ ) met en évidence une évolution significative de ce nombre en fonction du niveau de stimulation : plus le signal de réponse se distingue de la stimulation de référence, moins le sujet commet d'erreurs ( $\text{CHI}^2_3=38,38$ ;

Figure VII.2 : nombre d'erreurs en fonction du niveau de stimulation

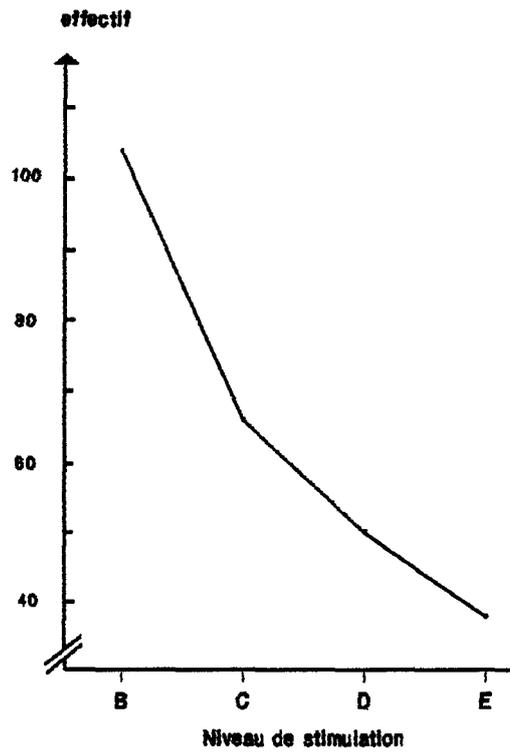
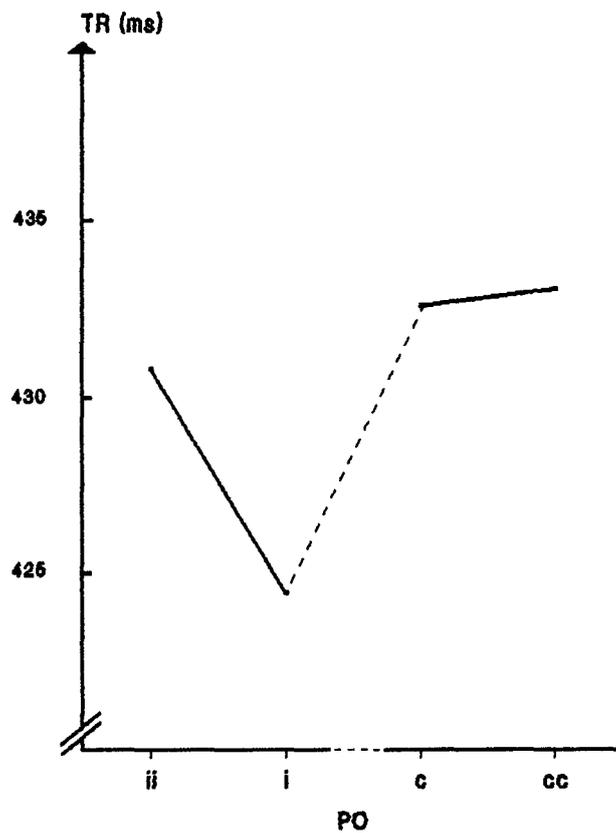


Figure VII.3: Temps de réaction en fonction de la Posture Oculaire (PO)



$P < .001$ ). La gamme de stimulation choisie permet donc de mettre en jeu des niveaux de difficulté distincts.

*\* effet du facteur posture oculaire*

Le TR sur chacun des points de posture oculaire est représenté sur la figure VII.3. Il est de 424,4 ms lorsque les yeux se trouvent orientés vers la zone de stimulation cutanée (point i). Il passe à 432,2 ms si on le moyenne sur les trois autres points (ii, c et cc) pour lesquels la direction des yeux n'est pas compatible avec celle de la source cutanée. La différence est de 7,8 ms. Descriptivement, on retrouve un profil de résultats où la diminution du TR n'apparaît qu'au point de convergence spatiale. Si les différences opposant ce point i aux autres points oscillent de 6,4 ms (avec le point ii) à 8,8 ms (avec le point cc) en passant par 8,3 ms (avec le point c), par contre les différences entre les autres points sont beaucoup moins importantes : ii et c se distinguent de 1,9 ms en moyenne, ii et cc de 2,4 ms et les deux points contra donnent des TR quasi identiques (moins de 0,5 ms de différence).

Mais l'analyse inférentielle ne confirme pas le constat descriptif. Aucun des contrastes que nous venons d'énoncer n'est significatif et le facteur Posture oculaire,  $P_4$ , n'a pas d'effet significatif sur la performance des sujets ( $F_{(3/54)} = 1,14$ ;  $P > .05$ ). L'orientation du regard par rapport à la zone stimulée ne semble donc pas influencer le TR.

*\* effet du niveau de stimulation*

L'évolution du TR en fonction du niveau de stimulation est représentée sur la figure VII.4. Elle se caractérise par une diminution irrégulière marquée par un plateau pour les niveaux C (TR moyen de 428,5 ms) et D (TR moyen de 429,8 ms) tandis que le TR moyen passe de 450,9 ms pour le niveau B à 413,2 ms pour le niveau E soit une différence de 37,7 ms.

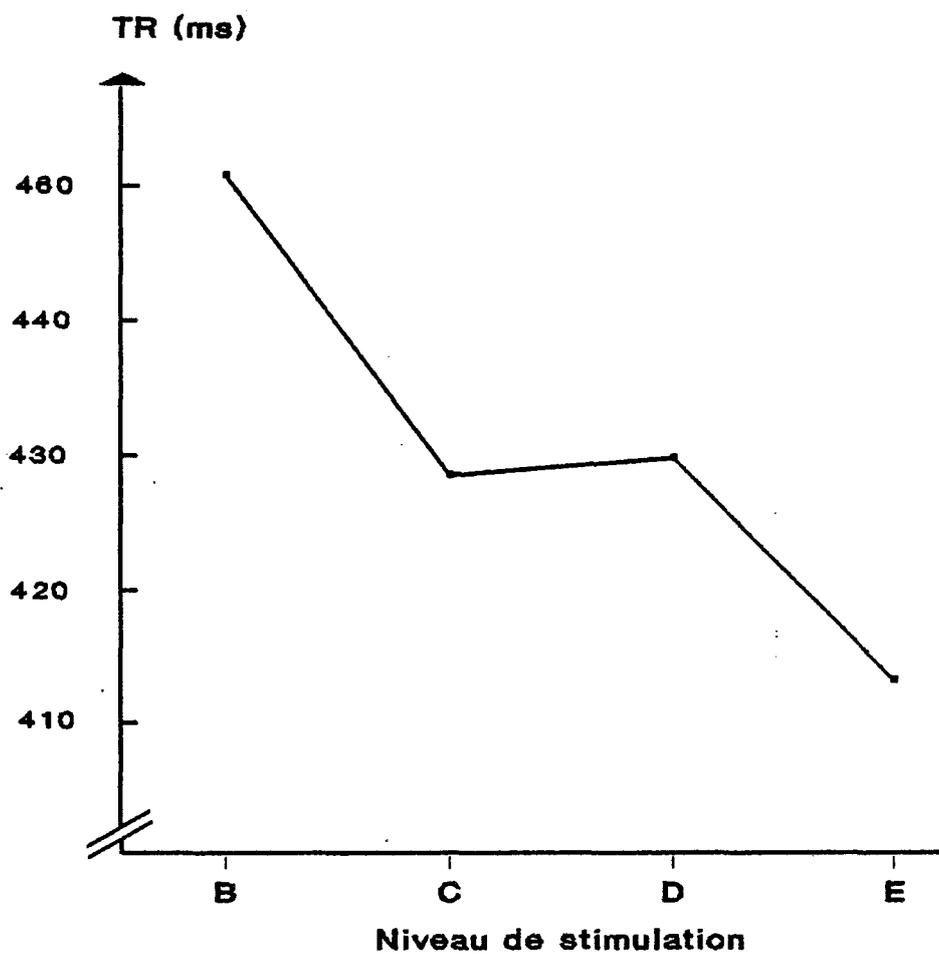
Le facteur  $N_4$ , niveau du signal de réponse cutané, est significatif ( $F_{(3/54)} = 20,26$ ;  $P < .001$ ). L'intensité perçue a donc bien un effet sur la vitesse de réponse des sujets. Tous les niveaux de stimulation pris deux à deux se différencient de façon significative, sauf les niveaux C et D. Ni les données recueillies au cours de la mise au point du protocole de stimulation (cf paragraphe VI.2.3), ni celles de cette expérience ne permettent d'interpréter cette absence de différence significative.

La diminution significative des TR, hormis le cas particulier des niveaux C et D, témoigne de niveaux de difficulté distincts. Les sujets répondent d'autant plus vite que l'intensité du signal de réponse se différencie de celle de la stimulation de référence.

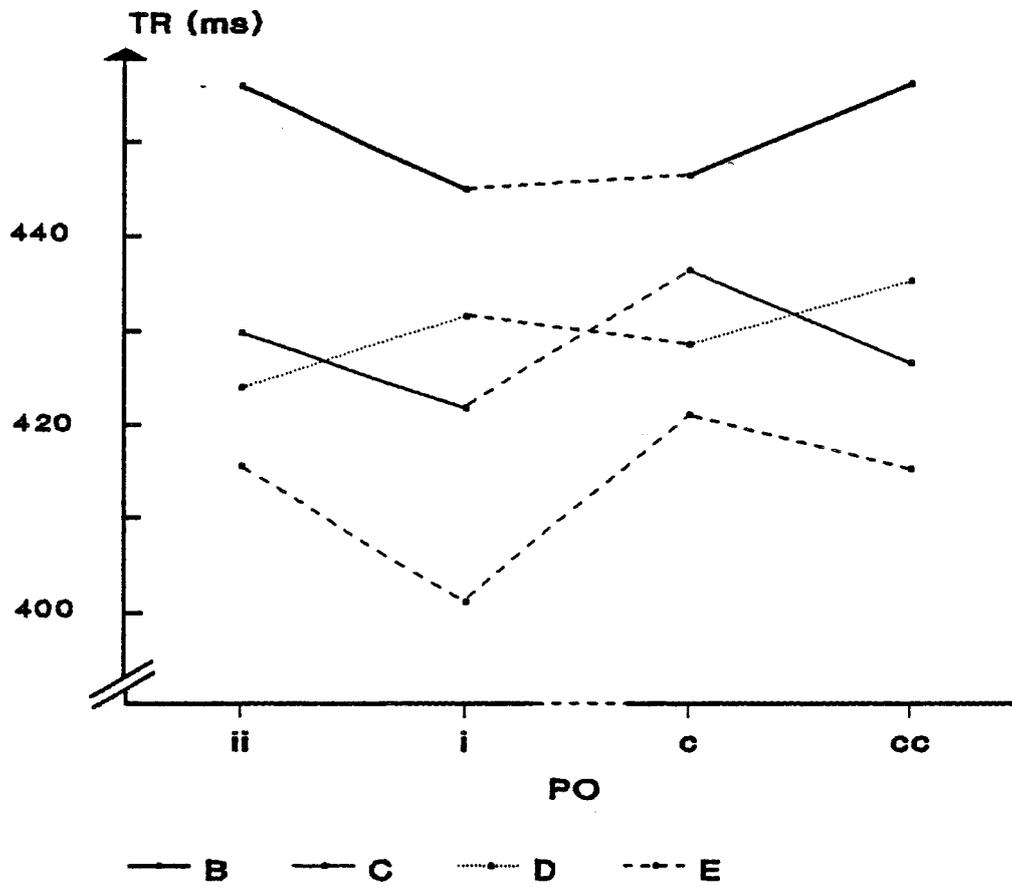
*\* interaction entre la posture oculaire et le niveau de stimulation cutanée*

Sur la figure VII.5 est représentée la performance des sujets en chaque point de posture oculaire et pour chaque niveau de stimulation.

**Figure VII.4 : TR en fonction du niveau de stimulation**



**Figure VII.5: Temps de réaction en fonction de la Posture Oculaire (PO) et du niveau de stimulation (B à E)**



Descriptivement, le profil des courbes change avec les conditions de stimulation. Le profil le plus intéressant, eu égard aux résultats antérieurs, apparaît pour le niveau E. Il s'apparente en effet à celui présentant une diminution du TR pour le seul point de convergence entre direction du regard et zone stimulée. Le TR moyen en ce point i est de 401 ms alors qu'il passe à 415,5 ms pour ii, 421 ms pour c et 415,2 ms pour cc.

L'interaction entre les facteurs P4 et N4 n'est cependant pas significative. L'analyse statistique ne va donc pas dans le sens d'une modification de l'effet de la posture oculaire avec le changement du niveau de stimulation. Toutefois, restreinte à chaque degré du facteur N4, l'étude de l'effet du facteur P4 donne des résultats significatifs pour le niveau E, pas pour les autres. Pour ce seul niveau, le point i se distingue de façon significative des points ii et c, mais pas du point cc. De même le contraste opposant le TR moyen en i au TR moyenné sur les trois autres points ii, c et cc est significatif (cf Tableau VII.b). Le test d'une composante quadratique ( $F_{(1/18)}=7,31$ ;  $P<.05$ ) sur les trois points i, ii et c confirme que le point de convergence spatiale se distingue de façon significative des deux autres.

Les résultats démontrent donc que, même en l'absence d'une interaction significative entre les facteurs P4 et N4, le facteur posture oculaire induit un profil de performance pour un niveau de stimulation, le niveau E, tout à fait différent de celui rencontré pour les autres niveaux. Pour ces derniers, aucune des comparaisons partielles opposant les différents points de posture oculaire ne donne de différences significatives.

#### *\* effet des autres facteurs*

Aucun des autres facteurs main de réponse (M2), côté stimulé (C2) et bloc (B6) ne donne de résultats significatifs, ni n'entre en interaction de façon significative avec le facteur posture oculaire.

### VII.4 Discussion

Les résultats confirment que la performance des sujets est d'autant meilleure que le signal de réponse cutané se distingue de la stimulation de référence : plus la tâche est facile, plus la réponse est rapide.

Dans le cas d'une comparaison de deux signaux très distincts (niveau E de stimulation), la situation s'apparente à une simple détection. Le critère de rapidité, dont témoigne la diminution du TR, prévaut contre le critère de précision dans la stratégie de réponse adoptée par les sujets. Cela s'accompagne de la réapparition d'un effet significatif de la posture oculaire qui n'est pas observé pour les autres niveaux de

contrastes	TR moyen	Niveaux de Stimulation					
		B	C	D	E	F(1/18)	Seuil
i/ii	/	/	/	/	S	5,17	0,05
i/c	/	/	/	/	S	6,50	0,05
i/cc	/	/	/	/	/		
ii/c	/	/	/	/	/		
ii/cc	/	/	/	/	/		
c/cc	/	/	/	/	/		
i/ii,c,cc	/	/	/	/	S	7,58	0,05
i,ii/c,cc	/	/	/	/	S	4,98	0,05

TABLEAU VII.b : Mise en évidence d'un effet de la posture oculaire pour le seul niveau E de stimulation (TR moyen : TR moyenné sur les quatre niveaux de stimulation, S : effet significatif, / : effet non significatif au seuil .05).

stimulation. Certes le profil des résultats antérieurs n'est que partiellement retrouvé : la variabilité des TR sur le point le plus excentré de l'hémi-espace contralatéral (point cc) est telle que ce point ne se distingue d'aucun autre. Mais la performance sur les trois autres points révèle une diminution significative du TR uniquement au point de convergence spatiale. Les deux points ii et c ne sont pas significativement différents.

Le choix d'une gamme de stimulation plus étendue, où les niveaux ne se distingueraient pas par un seul choc mais par plusieurs, devrait permettre de retrouver des résultats plus nets. En passant d'une discrimination à une simple détection, l'effet de la posture oculaire réapparaît et est peut-être lié à une modification de la stratégie de réponse des sujets : le critère de rapidité prévaut contre le critère de précision.

- CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE -

Les résultats des deux expériences précédentes démontrent donc que l'effet de la posture oculaire dépend de certains facteurs expérimentaux, et notamment de la tâche dans laquelle est impliqué le sujet. L'absence d'une modification significative des indices réflexologiques (réflexe H et sa facilitation cutanée) peut être attribuée à la mise en jeu d'une discrimination cutanée. L'effet postural n'avait en effet jusqu'alors été observé qu'au cours de détections de stimulus cutanés latéralisés (expériences I à V).

Le passage d'une tâche de détection à une tâche de discrimination sous-tend une manipulation de la composante attentive (Spitzer et Richmond, 1991). Dans chacune des situations, l'accent est mis soit sur la rapidité de la réponse et la simple présence d'une information cutanée latéralisée (détection), soit sur la précision de la réponse et l'évaluation d'une caractéristique précise de cet indice cutané (discrimination). Aussi, n'est-il pas étonnant que chaque type de tâche ait des effets distincts, voire opposés.

Dans la modalité tactile, Posner et al. (1976), Posner (1978, p. 206-208) ont observé qu'un signal indice indiquant l'endroit où va survenir le signal de réponse a un effet en situation de discrimination, mais pas en détection. Les résultats sont obtenus en l'absence de tout ajustement postural vers la source de stimulation puisque le sujet a la tête et les yeux immobilisés dans le plan médian. Ils sont interprétés dans le cadre d'une orientation spatiale de l'attention qui, soit suivrait la détection (n'induisant pas alors de bénéfice comportemental), soit précéderait la discrimination (et serait à l'origine du bénéfice).

Les données neurophysiologiques témoignent aussi de la mise en jeu de structures différentes, ou d'une modification de l'activité d'une même structure, voire d'une même cellule, selon le type de tâche. La localisation d'une zone lésée peut conduire à des atteintes distinctes des sensibilités épicrotique et protopathique, syndrome bien identifié en neuropathologie (Davidoff, 1989).

Au niveau de l'aire V4, Spitzer et al. (1988) ont observé une augmentation de la réactivité et de la sélectivité cellulaire, si l'on accroît la difficulté d'une tâche de discrimination visuelle, donc l'investissement attentionnel. Ces modifications sont spécifiques des cellules de V4 dont le champ récepteur est source de stimulation, donc foyer d'attention et ne peuvent pas être attribuées à un relèvement du niveau général de la vigilance, qui aurait un effet sur toutes les

cellules corticales. Etudiant l'effet de la difficulté de la tâche, Spitzer et Richmond (1991) ont aussi enregistré, dans le cortex inféro-temporal de singes rhésus, des activités cellulaires tout à fait distinctes selon que l'animal devait effectuer une simple détection ou une discrimination.

Qu'un changement de la tâche puisse conduire à une disparition totale d'un effet sur une réponse réflexe est une hypothèse plausible. Les modifications de l'attention, aussi bien intensive que directionnelle, induites par le contexte expérimental (consignes, type de tâche...) peuvent moduler l'activité des voies sensorimotrices tant aux premiers relais segmentaires qu'à des niveaux plus haut situés dans le névraxe.

Un effet de l'orientation spatiale de l'attention a été observé non seulement sur la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann (Honoré *et al.*, 1983; Coquery et Honoré, 1985) mais aussi sur les réflexes polysynaptiques évoqués au niveau du court biceps fémoral (Coquery, 1978b).

Les variations de l'activité tectale en fonction de l'attention sont un fait acquis (Sparks, 1986). Des données récentes confirment que ces variations affectent aussi les efférences colliculaires et leur expression à différents étages du système nerveux. Ainsi les neurones tecto-réticulo-spinaux apparaissent-ils influencés par l'orientation de l'attention (Munoz et Guitton, 1986, 1989). Grantyn et Berthoz (1988) insistent sur le fait que les répercussions au niveau de la voie motrice finale commune des efférences tectales sont sous la dépendance de mécanismes de filtrage ou d'aiguillage sélectif ("selective channeling") qui sont loin d'être connus dans le détail.

Aussi, on peut s'attendre à ce qu'en empruntant de telles voies efférentes, les effets posturaux dont ceux de l'orientation des yeux, influencent ou non les premiers relais segmentaires en fonction des conditions en cours, notamment de la nature de la tâche : détection ou discrimination. On aurait là un exemple de l'interdépendance liant attention et motricité sur le plan directionnel. L'orientation spatiale de l'attention, sans activité motrice, n'entraîne pas à elle seule une meilleure détection d'un événement cutané latéralisé (Posner *et al.*, 1976). Les ajustements posturaux sont un élément majeur qui peuvent ou non conduire à un bénéfice comportemental. Ils se traduisent par une modulation de la réactivité neuronique. Mais l'impact de ces influences, notamment au niveau des voies sensorimotrices et des premiers relais segmentaires, dépend du contexte expérimental.

RAPPEL DES RESULTATS

ET

CONCLUSION GENERALE

## RAPPEL DES RESULTATS

### ET CONCLUSION GENERALE

Nous avons donc démontré, qu'en situation d'attention spatiale focalisée, la seule position des yeux est capable d'influencer la détection d'une stimulation cutanée latéralisée. Le phénomène se traduit par une diminution systématique du temps de réaction, à un signal de réponse cutané, uniquement dans le cas où les sujets ont les yeux orientés vers la zone de stimulation. Les effets observés, bien que de faible amplitude (cf Tableau B), se révèlent robustes et ont été observés avec différents protocoles expérimentaux.

Les résultats, d'abord obtenus en situation d'obscurité (Expérience I), ont été confirmés par l'absence d'effets significatifs de la vision de la zone stimulée (Expériences II et III). Nous les avons interprétés dans le cadre d'un traitement privilégié de l'information cutanée dans le référentiel égocentré. Tout ajustement de la posture et notamment de la posture oculaire, modifie l'organisation de ce référentiel égocentré et influence la détection de l'indice cutané.

En déplaçant le membre stimulé (Expérience IV), nous avons une nouvelle fois vérifié que le référentiel exocentré n'était pas essentiel : la modification de la position exocentrée de l'indice cutané ne change pas l'effet de la direction du regard. Mais tout ajustement postural qui interagit avec le contrôle de la position des yeux, peut modifier le bénéfice comportemental. Ainsi en est-il de la posture céphalique : sa prééminence dans la structuration du référentiel égocentré la fait interagir avec la posture oculaire et en détermine les effets.

Nous ne sommes pas parvenus à mettre en évidence un effet de la posture oculaire aux premiers relais de la voie afférente. Ni le réflexe de Hoffmann, ni sa facilitation cutanée n'ont varié de façon significative en fonction de la direction du regard (Expérience VI). Toutefois, il semble que ce résultat soit dû aux conditions expérimentales, et notamment au type de tâche mis en jeu. Ainsi, l'effet de la posture oculaire, présent en situation de détection, disparaît dès que sont privilégiés les processus d'identification dans le cadre d'une tâche de discrimination (Expérience VII).

L'hypothèse d'un effet de la posture oculaire sur les étages inférieurs du névraxe n'a pas encore été testée en situation de détection. Elle reste donc toujours plausible. Les structures corticales et

	i/ii		i/ii,c,cc	
	différence moyenne(ms)	écart type	différence moyenne(ms)	écart type
Expérience I	3,3	6,6	4,6	6,4
Expérience II	4,9	7,3	6,6	6,9
Expérience III	2,6	6,4	4,8	5,1
Expérience IV	8,9	16,2	10,2	13,1
Expérience V (tête ipsi)	9,1	15,2	12,7	14,0
Expérience VII (niveau E)	14,5	29,5	16,2	26,6

TABLEAU B : moyenne et écart-type des différences de temps de réaction entre chaque point de l'hémiespace ipsilatéral (points i et ii) et entre le point de convergence spatiale, i, et les 3 autres points ii, c et cc (dans le cas de l'expérience IV le point de convergence est le point ii, et le contraste ii/i,c,cc)

sous-corticales impliquées dans la gestion d'un signal de position des yeux, détermineraient la réactivité des premiers relais segmentaires et des voies sensorimotrices, réactivité qui varierait avec la direction du regard. Il en résulterait, en cas de convergence spatiale avec la zone de stimulation, une valorisation des afférences cutanées qui pourrait se traduire par le bénéfice comportemental observé. L'intervention de ces mécanismes dépendrait du contexte expérimental, notamment de la tâche. Cette dernière, en ayant un effet sur tout ou partie des structures mises en jeu, autoriserait ou non la mise en place des contrôles descendants d'origine posturale.

Ce schéma explicatif est cohérent avec les données bibliographiques. Celles-ci attestent d'une modulation de la réactivité segmentaire par les ajustements posturaux, mais indiquent aussi que les situations de discrimination et de détection mettent en jeu des processus tout à fait différents, voire opposés.

La recherche d'indices susceptibles de témoigner d'un effet de la posture oculaire, tel qu'on en observe sur le temps de réaction, menée jusqu'ici sans succès au niveau périphérique devrait en tout état de cause se poursuivre par des investigations à des niveaux plus centraux d'intégration.

L'idée même d'un traitement privilégié de la modalité cutanée au sein du référentiel corporel justifie ces investigations. Nous avons vu que l'espace égocentré fait l'objet d'une gestion plurimodale et que la référence posturale peut être définie comme la disposition relative des différents segments corporels. Au sein du système nerveux, ces informations modales et motrices sont intégrées sous formes de cartes, représentations fonctionnelles axées sur la dimension spatiale. Ces cartes sont en étroite interaction, et l'on peut considérer qu'à un instant donné, toute activité au sein de l'espace égocentré, va dépendre des relations existant à cet instant entre les différentes cartes. Mais que se passe-t-il dès que ces relations sont modifiées comme, par exemple, au cours d'un mouvement conduisant à un nouvel ajustement postural, et donc à une nouvelle configuration spatiale du référentiel corporel ? Quels mécanismes assurent le fonctionnement dynamique de ces cartes qui ne peuvent être considérées comme des représentations figées ?

Certes, leur plasticité a amplement été démontrée et vérifiée en cas de lésion, d'amputation, de section des voies nerveuses, de réinnervation... (cf Kaas, 1991, pour une revue). Mais des données récentes, notamment celles de Jenkins et al. (1990a, b), prouvent que de simples procédures comportementales peuvent conduire aussi à une modification des cartes sensorielles. Chez le singe, la stimulation tactile répétée d'un

même doigt va entraîner une augmentation de la surface corticale dévolue à sa représentation. Si, pour l'instant, les répercussions comportementales de la réorganisation des cartes corticales ou sous-corticales n'ont pas fait l'objet d'études systématiques, leurs effets sur le schéma corporel sont potentiellement lourds de conséquences.

Ainsi, selon Lackner (1985, 1988), les distortions du schéma corporel induites de façon quasi instantanée en manipulant la sphère proprioceptive, soit par vibration, soit par modification de la pesanteur, témoigneraient de la plasticité des différentes cartes, notamment somesthésiques. La discordance soudaine entre les réafférences proprioceptives et les commandes motrices d'un même membre, se traduit par une réorganisation complète du schéma corporel. Celle-ci ne peut se concevoir que s'il existe en parallèle une réorganisation des différentes cartes sensorielles et motrices, ou de leur interactivité.

Roll et al. (1986, p. 294), Roll et Roll (1987) supposent, pour leur part, l'existence au niveau cortical de cartes kinesthésiques

*"dont il serait possible d'activer les diverses composantes à partir de messages périphériques spécifiques liés habituellement à l'exécution des activités motrices. Divers faits expérimentaux suggèrent, par ailleurs, que de telles cartes corticales de "formes motrices" pourraient s'établir au cours des apprentissages moteurs non seulement sur la base d'informations d'origine musculaire, mais aussi des messages visuels et tactiles qui leur sont associés."*

Ces registres de "formes kinesthésiques" ne correspondraient-ils pas, en fait, à la configuration, à un instant donné, du "système" des cartes sensorielles et motrices ? Nous entendons par "configuration du système" les relations existant à cet instant entre les différentes cartes sensorielles et motrices, relations qui dépendraient entre autres de l'activité posturale en cours.

Tout ajustement postural, et singulièrement la posture oculaire apparaît dès lors susceptible de modifier l'activité de ces "registres de formes kinesthésiques", ce qui se traduirait par une modification des relations entre les différentes cartes sensorielles et motrices.

Ainsi que nous l'avons déjà évoqué, le problème de cette dynamique fonctionnelle entre cartes sensorielles et motrices apparaît de façon très nette au sein de structures comme les collicules supérieurs. Au niveau de la moitié antérieure, il semble exister des connexions fixes et rigides entre cartes visuelles et cartes motrices : les saccades induites par microstimulation de cette zone sont indépendantes de la position de l'oeil (codage rétinien). Par contre au niveau de la région médiane, le codage est de type crânien : si les saccades de tête sont constantes, par contre les saccades oculaires varient en amplitude et direction avec la position initiale de l'oeil. Enfin, au niveau de la partie la plus posté-

rieure, pour un même site de stimulation, les mouvements de la tête ne sont pas constants et dépendent de la position relative de la tête vis-à-vis du tronc. Selon Roucoux et Crommelinck (1987), tout se passe comme si les cartes sensorielles se déplaçaient par rapport aux cartes motrices en fonction des ajustements posturaux en cours (mouvements des yeux et/ou de la tête). Ces données illustrent bien la reconfiguration du système de relations, existant à un instant donné entre les cartes sensorielles et motrices, en fonction des conditions posturales.

De cette dynamique fonctionnelle pourrait résulter, par exemple, une valorisation de la représentation de la partie du corps vers laquelle se trouve orientée la posture oculaire, et donc de toute information issue de cette partie.

Que ce soit en périphérie, ou à un niveau plus central, le système nerveux dispose d'un ensemble de mécanismes qui lui permettent d'appréhender l'espace. La gestion de cette dimension supramodalitaire exige différents systèmes de références, à l'origine d'espaces distincts. Parmi les référentiels possibles, la référence corporelle joue un rôle de tout premier ordre. Sa réactualisation constante, par le jeu des différentes composantes posturales comme la posture oculaire, démontre l'extrême dynamique fonctionnelle qui sous-tend l'ensemble des processus impliqués. Cette dynamique est due à l'activité motrice en cours, mais aussi à d'autres éléments du contexte.

**ANNEXES**

TEST DE LATERALITE
--------------------

NOTICE

Remplissez le questionnaire en cerclant dans la partie droite la réponse qui convient le mieux.

- SIGNIFICATION DES SYMBOLES :

Questions 1.1 à 1.3:

D: Droitier(e)

A: Ambidextre (qui se sert également bien des deux mains)

G: Gaucher(e)

Questions 2.1 et suivantes:

D: Vous utilisez toujours ou presque toujours la main droite pour cette activité.

Dg: Vous utilisez souvent la droite, parfois la gauche.

A: Ambidextre: Vous utilisez aussi souvent une main que l'autre pour cette activité.

dG: Vous utilisez souvent la gauche, parfois la droite.

G: Vous utilisez toujours ou presque toujours la main gauche.

- NOTE POUR LA QUESTION 2.6:

Dans cette opération, une main est "fixe", l'autre "mobile". La main fixe tient, selon les personnes, le fil ou l'aiguille; la main mobile guide l'autre élément vers le premier. Indiquez la main mobile.

- NOTE POUR LA QUESTION 3.10:

Dans le but de boire.

- COMMENTAIRES:

Si vous pensez à des activités latéralisées autres que celles mentionnées, notez les dans cette rubrique en indiquant le côté utilisé. Notez en particulier les activités pour lesquelles vous vous servez du côté le moins souvent cerclé dans le test.

ANNEXE I (Suite)

LISEZ ATTENTIVEMENT LA NOTICE AVANT DE REpondRE.

- |   |   |   |
|---|---|---|
| 1.1)Globalement, vous vous considérez comme.....D | A | G |
| 2)Votre père est.....D                            | A | G |
| 3)Votre mère est.....D                            | A | G |

De quelle main vous servez-vous pour:

- |  |      |   |    |   |
|--|------|---|----|---|
| 2.1)Ecrire?.....D                                | Dg   | A | dG | G |
| 2)Lancer une balle, un caillou?.....D            | Dg   | A | dG | G |
| 3)Tenir une raquette(tennis,ping- pong...)?...D  | Dg   | A | dG | G |
| 4)Tenir une allumette?.....D                     | Dg.. | A | dG | G |
| 5)Découper avec des ciseaux?.....D               | Dg   | A | dG | G |
| 6)Enfiler une aiguille?.....D                    | Dg   | A | dG | G |
| 7)Tenir le haut du manche d'un balai?.....D      | Dg   | A | dG | G |
| 8)Tenir le haut du manche d'une pelle?.....D     | Dg   | A | dG | G |
| 9)Distribuer des cartes à jouer?.....D           | Dg   | A | dG | G |
| 10)Tenir un marteau?.....D                       | Dg   | A | dG | G |
| 11)Vous brosser les dents?.....D                 | Dg   | A | dG | G |
| 12)Dévisser le bouton d'un flacon,d'un bocal?..D | Dg   | A | dG | G |

- |  |    |   |    |   |
|--|----|---|----|---|
| 3.1)Visser ou dévisser avec un tournevis?.....D                | Dg | A | dG | G |
| 2)Tenir le rouge à lèvres ou le rasoir?.....D                  | Dg | A | dG | G |
| 3)Dessiner?.....D  | Dg | A | dG | g |
| 4)Vous peigner?.....D  | Dg | A | dG | G |
| 5)Tenir une cuillère?.....D                                    | Dg | A | dG | G |
| 6)Vous laver le visage?.....D                                  | Dg | A | dG | G |
| 7)Vous tailler les ongles des pieds?.....D                     | Dg | A | dG | G |
| 8)Frapper à une porte?.....D                                   | Dg | A | dG | G |
| 9)Glisser une pièce dans un distributeur<br>automatique?.....D | Dg | A | dG | G |
| 10)Saisir une tasse par l'anse? (voir note)....D               | Dg | A | dG | G |
| 11)Tourner une clef dans une serrure?.....D                    | Dg | A | dG | G |

- |  |    |   |    |   |
|--|----|---|----|---|
| 4-1)Avec quel pied frappez-vous un ballon?.....D                                       | Dg | A | dG | G |
| 2)Quelle jambe lancez-vous en premier pour<br>franchir un obstacle "en ciseaux"?.....D | Dg | A | dG | G |

COMMENTAIRES(voir note)

<b>EVOLUTION DU CONTRASTE EN FONCTION DU NOMBRE DE BLOCS</b>
--

OBSCURITE (Expérience I)

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Bloc4	Bloc5	Bloc6
md	7,68	0,08	6,03	7,91	2,51	3,08
s	20,88	24,35	18,07	17,63	11,91	13,88
seuil	/	/	/	/	/	/
	1à2	1à3	1à4	1à5	1à6	
md	3,88	4,61	5,43	4,85	4,55	
s	11,08	9,15	7,95	7,31	6,42	
seuil	/	.05	.01	.01	.01	
	2à3	2à4	2à5	2à6		
md	3,06	4,68	4,13	3,92		
s	17,25	10,86	9,77	8,32		
seuil	/	.08	.09	.05		

VISION (Expérience II)

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Bloc4	Bloc5	Bloc6
md	11,15	6,44	6,04	2,59	9,80	6,30
s	25,39	12,28	14,67	14,74	14,35	12,85
seuil	/	/	/	/	.02	/
	1à2	1à3	1à4	1à5	1à6	
md	8,79	7,88	6,56	7,20	7,05	
s	16,57	12,37	10,14	9,43	7,12	
seuil	.06	.05	.03	.01	.01	
	2à3	2à4	2à5	2à6		
md	6,24	5,03	6,22	5,05		
s	10,57	9,18	8,32	5,25		
seuil	.05	.05	.01	.01		

N.B. md : moyenne des différences  
s : écart-type

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Abrahams, V.C., Richmond, F., Rose, P.K. (1974). Proprioceptive and retinal afferent projections to the superior colliculus of the cat and their connexions to the tectospinal tract. *Journal of Physiology (London)*, 241, 101-102.
- Abrahams, V.C., Richmond, F., Rose, P.K. (1975). Absence of monosynaptic reflex in dorsal neck muscles of the cat. *Brain Research*, 92, 130-131.
- Abrahams, V.C., Rose, P.K. (1975). Projections of extraocular, neck muscle, and retinal afferent to superior colliculus in the cat : their connections to cells of origin of tecto-spinal tract. *Journal of Neurophysiology*, 38, 10-18.
- Allum, J.H.J., Hulliger, M. (1989). *Afferent control of posture and locomotion. Progress in brain research, vol. 80.* Amsterdam : Elsevier. 512 p
- André-Deshays, C., Berthoz, A., Revel, M. (1988). Eye-head coupling in humans. I. Simultaneous recordings of isolated motor units in dorsal neck muscles and horizontal eye movements. *Experimental Brain Research*, 69, 399-406.
- Annett, M. (1970). A classification of hand preference by association analysis. *British Journal of Psychology*, 61, 303-321.
- Aronson, E., Rosenbloom, S. (1971). Space perception in early infancy : perception within a common auditory-visual space. *Science*, 172, 1161-1162.
- Bach-y-Rita, P., Hughes, B. (1985). Tactile vision substitution : some instrumentation and perceptual considerations. In Warren, D., Strelow, E., *Electronic spatial sensing for the blind.* Dordrecht : Martinus Nijhoff. 171-186.
- Balliet, R., Blood, K.M.T, Bach-y-Rita, P. (1985). Visual field rehabilitation in the cortically blind ? *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 48, 1113-1124.
- Balliet, R., Nakayama, K. (1978a). Egocentric orientation is influenced by trained voluntary cyclorotary eye movements. *Nature*, 275, 214-216.
- Balliet, R., Nakayama, K. (1978b). Training of voluntary torsion. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 17, 308-314.
- Barbas, H., Dubrovsky, B.O. (1981a). Central and peripheral effect of tonic vibratory stimuli to dorsal neck and extraocular muscles in the cat. *Experimental Neurology*, 74, 67-85.

- Barbas, H., Dubrovsky, B.O. (1981b). Excitatory and inhibitory interactions of extraocular and dorsal neck muscle afferents in the cat frontal cortex. *Experimental Neurology*, 74, 51-66.
- Barnes, G.R. (1979). Vestibulo-ocular function during co-ordinated head and eye movements to acquire visual targets. *Journal of Physiology (London)*, 287, 127-147.
- Bashinski, H.S. (1980). Enhancement of perceptual sensitivity as the result of selectively attending to spatial locations. *Perception and Psychophysics*, 28, 241-248.
- Baudelaire, C. (1857). *Les fleurs du mal*. Paris : Gründ.
- Becker, D.P., Miller, J.D., Ward, J.D., Greenberg, R.P., Young, H.F., Sakalas, R. (1977). The outcome from severe head injury with early diagnosis and intensive management. *Journal of Neurosurgery*, 47, 491-502.
- Benedetti, F. (1985). Processing of tactile spatial information with crossed fingers. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 11, 517-525.
- Benedetti, F. (1988a). Localization of tactile stimuli and body parts in space: two dissociated perceptual experiences revealed by a lack of constancy in the presence of position sense and motor activity. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 14, 69-76.
- Benedetti, F. (1988b). Exploration of a rod with crossed fingers. *Perception and Psychophysics*, 44, 281-284.
- Berthoz, A. (1974). Oculomotricité et proprioception. *Revue d'EEG et de Neurophysiologie*, 4, 569-586.
- Berthoz, A. (1991). Le problème des référentiels dans la perception et le contrôle du mouvement. In DGA, *Science et défense 91. Vol. 2 : Sécurité des systèmes, neurosciences et ergonomie cognitive*. Paris : Dunod. 281-300.
- Berthoz, A., Grantyn, A. (1986). Neuronal mechanisms underlying eye-head coordination. In Freund, H.J., Büttner, U., Cohen, B., Noth, J., *Progress in brain research, vol. 64*. Amsterdam : Elsevier. 325-343.
- Berthoz, A., Llinas, R. (1974). Afferent neck projection to the cat cerebellar cortex. *Experimental Brain Research*, 20, 385-401.
- Biguer, B., Donaldson, I.M.L., Hein, A., Jeannerod, M. (1986). La vibration des muscles de la nuque modifie la position apparente d'une cible visuelle. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)*, 303, 43-48.

- Biguer, B., Donaldson, I.M.L., Hein, A., Jeannerod, M. (1987). Further observations on the visual effects of vibrating the neck muscles in man. *Journal of Physiology (London)*, 394, 80P.
- Biguer, B., Donaldson, I.M.L., Hein, A., Jeannerod, M. (1988). Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. *Brain*, 111, 1405-1424.
- Bisiach, E., Perani, D., Vallar, G., Berti, A. (1986). Unilateral neglect : personal and extra-personal. *Neuropsychologia*, 24, 759-767.
- Bisiach, E., Vallar, G. (1988). Hemineglect in humans. In Boller, F., Grafman, J., *Handbook of Neuropsychology*, vol. 1. Amsterdam : Elsevier. 195-222.
- Bonnet, M., Roll, J.P., Lacour, M.L. (1973). High frequency activation of myotatic pathway in man and illusion of movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 34, 810.
- Borst, A., Delacour, J., Libouban, S. (1970). Effets, chez le rat, de lésions du noyau caudé sur le conditionnement de réponse alternée. *Neuropsychologia*, 8, 89-102.
- Borst, A., Egelhaaf, M. (1989). Principle of visual motion detection. *Trends in Neurosciences*, 12, 297-306.
- Bowers, D., Heilman, K.M., Van den Abell, T. (1981). Hemispace-VHF compatibility. *Neuropsychologia*, 19, 757-766.
- Brandt, T. (1988). Sensory function and posture. In Amblard, B., Berthoz, A., Clarac, F., *Posture and gait : development, adaptation and modulation*. Amsterdam : Elsevier. 127-136.
- Brindley, G.S., Gautier-Smith, P.C., Lewin, W. (1969). Cortical blindness and the functions of the non-geniculate fibers of the optic tracts. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 32, 259-264.
- Brindley, G.S., Goodwin, G.M., Kulikowski, J.J., Leighton, D. (1976). Stability of vision with a paralysed eye. *Journal of Physiology (London)*, 258, 65-66.
- Brindley, G.S., Merton, P.A. (1960). The absence of position sense in the human eye. *Journal of Physiology (London)*, 153, 127-130.
- Brink, E.E., Susuki, I., Timerick, S.J.B., Wilson, V.J. (1985). Tonic neck reflex of the decerebrate cat : a role for propriospinal neurons. *Journal of Neurophysiology*, 54, 978-987.
- Broadbent, D.E. (1957). A mechanical model for human attention and immediate memory. *Psychological Review*, 64, 205-215.

- Brouwers, P., Cox, C., Martin, A., Chase, T., Fedio, P. (1984). Differential perceptual spatial impairment in Huntington's and Alzheimer's disease. *Archives of Neurology*, 41, 1073-1076.
- Buchtel, H.A., Butter, C.M. (1988). Spatial attentional shifts : implications for the role of polysensory mechanisms. *Neuropsychologia*, 26, 499-509.
- Burke, D., Gandevia, S.C., McKoen, B. (1984). Monosynaptic and oligosynaptic contributions to human ankle jerk and H-reflex. *Journal of Neurophysiology*, 52, 435-448.
- Buser, P., Imbert, M. (1987a). *Audition. Neurophysiologie fonctionnelle. Tome III.* Paris : Hermann. 342 p
- Buser, P., Imbert, M. (1987b). *Vision. Neurophysiologie fonctionnelle. Tome IV.* Paris : Hermann. 501 p
- Butter, C.M. (1988). The role of polysensory neuronal systems in spatially-directed attention and orienting responses to external stimuli. In Sheer, D., Pribram, K., *Attention : theory, brain function and clinical application.* New York : Academic Press.
- Butters, N., Soeldner, C. (1972). Comparison of parietal and frontal lobe spatial deficits in man : extrapersonal vs personal (egocentric) space. *Perceptual and Motor Skills*, 34, 27-34.
- Caminiti, R., Johnson, P.B., Urbano, A. (1990). Making arm movements within different parts of space : dynamic aspects in the primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 10, 2039-2058.
- Chan, Y.S., Kasper, J., Wilson, V.J. (1987). Dynamics and directional sensitivity of neck muscle spindle responses to head rotation. *Journal of Neurophysiology*, 57, 1716-1729.
- Clark, F.J., Matthews, P.B.C., Muir, R.B. (1979). Effect of the amplitude of muscle vibration on the subjectively experienced illusion of movement. *Journal of Physiology (London)*, 296, 14P-15P.
- Cohen, L.A. (1961). Role of eye and neck proprioceptive mechanisms in body orientation and motor coordination. *Journal of Neurophysiology*, 24, 1-11.
- Cook, D., Kesner, R.P. (1988). Caudate nucleus and memory for egocentric localisation. *Behavioral and Neural Biology*, 49, 332-343.
- Coquery, J.M. (1972). Fonctions motrices et contrôle des messages sensoriels d'origine somatique. *Journal de Physiologie*, 64, 533-560.

- Coquery, J.M. (1978a). Role of active movement in control of afferent input from skin in cat and man. In Gordon, G., *Active touch*. Oxford : Pergamon Press. 161-169.
- Coquery, J.M. (1978b). Selective attention as a motor program. In Réquin, J., *Attention and performance VII*. Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates. 505-514.
- Coquery, J.M. (1979). Vigilance et attention : perspectives théoriques récentes et nouveaux domaines d'exploration. *Revue d'EEG et de Neurophysiologie*, 9, 307-315.
- Coquery, J.M., Honoré, J. (1985). Y a-t-il un contrôle des entrées cutanées durant les comportements attentifs ? *Psychologie Médicale*, 17, 933-935.
- Cowey, A. (1990). The neurobiology of blindsight. In Berlucchi, G., Cornoldi, C., Marzi, C.A., Umiltà, C.A., *Cognitive Neuroscience (abstracts book)*. Padova : EBBS workshop. 12.
- Craske, B. (1977). Perception of impossible limb positions induced by tendon vibration. *Science*, 196, 71-73.
- Davidoff, R.A. (1989). The dorsal columns. *Neurology*, 39, 1377-1385.
- Demairé, C. (1980). *Evolution de la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann avant un mouvement balistique ou ajusté*. Lille : Thèse de 3e cycle. 108 p
- Denes, G. (1989). Disorders of body awareness and body knowledge. In Boller, F., Grafman, J., *Handbook of Neuropsychology*. Vol. 2. Amsterdam : Elsevier. 207-228.
- Denny-Brown, D., Banker, B.Q. (1954). Amorphosynthesis from left parietal lesion. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 71, 302-313.
- Desimone, R., Ungerleider, L.G. (1989). Neural mechanisms of visual processing in monkeys. In Boller, F., Grafman, J., *Handbook of Neuropsychology*. Vol. 2. Amsterdam : Elsevier. 267-299.
- Donaldson, I.M.L., Long, D.C. (1980). Interactions between extraocular proprioceptive and visual signals in the superior colliculus of the cat. *Journal of Physiology (London)*, 298, 85-110.
- Dubrovsky, B.O., Barbas, H. (1977). Frontal projections of dorsal neck and extraocular muscles. *Experimental Neurology*, 55, 680-693.
- Easton, T.A. (1971). Inhibition from cat eye muscle stretch. *Brain Research*, 25, 633-637.

- Edgley, S.A., Jankowska, E. (1987a). An interneuronal relay for group I and II muscle afferents in the midlumbar segments of the cat spinal cord. *Journal of Neurophysiology*, 389, 647-674.
- Edgley, S.A., Jankowska, E. (1987b). Field potentials generated by group II muscle afferents in the middle lumbar segments of the spinal cord. *Journal of Physiology (London)*, 385, 393-413.
- Eklund, G. (1972). Position sense and state of contraction; the effects of vibration. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 35, 606-611.
- Faugier-Grimaud, S., Ventre, J. (1989). Connections of the temporo-parietal cortex with subcortical structures related to vestibulo-ocular function in macaque monkey. In Jeannerod, M., Joseph, J.P., *Cortical control of sensory-motor integration (abstracts book)*. Lyon : EBBS workshop.
- Fisher, G.H. (1962). Resolution of spatial conflict. *Bulletin of the British Psychological Society*, 46, 3A.
- Gagey, D.M. (1984). La place de l'oculomotricité dans le maintien de l'équilibre. *Revue d'Oto-neuro-ophthalmologie*, 56, 253-259.
- Gagey, P.M. (1987). L'oculomotricité comme endo-entrée du système postural. *Agressologie*, 28, 899-903.
- Gagey, P.M., Baron, J.B., Lespargot, J., Poli, J.P. (1973). Variations de l'activité tonique posturale et activité des muscles oculocéphalogyres en cathédrostatisme. *Agressologie*, 14, 87-95.
- Gardner, E.P. (1988). Somatosensory cortical mechanisms of feature detection in tactile and kinesthetic discrimination. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 66, 439-454.
- Gauthier, G.M., Nommay, D., Vercher, J.L. (1990a). The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science*, 249, 58-61.
- Gauthier, G.M., Nommay, D., Vercher, J.L. (1990b). Ocular muscle proprioception and visual localization of targets in man. *Brain*, 113, 1857-1871.
- Goodwin, G.M., McCloskey, D.I., Matthews, P.B.C. (1972). The contribution of muscle afferents to kinesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralyzing joint afferents. *Brain*, 95, 705-748.
- Gopher, D. (1973). Eye movement patterns in selective listening tasks of focused attention. *Perception and Psychophysics*, 14, 259-264.

- Grantyn, A., Berthoz, A. (1988). The role of the tectoreticulospinal system in the control of head movement. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 224-244.
- Graybiel, A., Hupp, D.I. (1946). The oculoogyral illusion, a form of apparent motion which may be observed following stimulation of the semi circular canals. *Journal of Aviation Medicine*, 43, 3-27.
- Grüsser, B.J. (1982). Space perception and the gazemotor system. *Human Neurobiology*, 1, 73-76.
- Guitton, D. (1988). Eye-head coordination in gaze control. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 196-207.
- Guitton, D., Crommelinck, M., Roucoux, A. (1980). Stimulation of the superior colliculus in the alert cat. I. Eye movements and neck EMG activity when the head is restrained. *Experimental Brain Research*, 39, 63-73.
- Guitton, D., Mandl, G. (1978a). Frontal "oculomotor" area in alert cat. I. Eye movements and neck activity evoked by stimulation. *Brain Research*, 149, 313-327.
- Guitton, D., Mandl, G. (1978b). Frontal "oculomotor" area in alert cat. II. Unit discharges associated with eye movements and neck muscle activity. *Brain Research*, 149, 295-312.
- Guitton, D., Munoz, D.P. (1988). Gaze control in head-free cats : task dependent trajectories and evidence for a common motor drive to the eyes and head. *Society of Neurosciences Abstracts*, 14, 612.
- Guitton, D., Munoz, D.P., Galiana, H.L. (1990). Gaze control in the cat : studies and modeling of the coupling between orienting eye and head movements in different behavioral tasks. *Journal of Neurophysiology*, 64, 509-531.
- Hasbroucq, T. (1987). Preliminary evidence for body-centered coding of tactile motor events. *Perceptual and Motor Skills*, 64, 631-634.
- Hasbroucq, T., Guiard, Y. (1986). Response determination in tactile motor tasks : bodys- vs device- centered cues. *Cahiers de Psychologie Cognitive*, 6, 367-377.
- Hatwell, Y. (1986). *Toucher l'espace. La main et la perception tactile de l'espace*. Lille : Presses Universitaires de Lille. 374 p
- Hay, J.C., Pick, H.L., Ikeda, K. (1965). Visual capture produced by prism spectacles. *Psychonomic Science*, 2, 215-216.

- Hay, L., Brouchon, M. (1972). Analyse de la réorganisation des coordinations visuo-motrices chez l'homme. *L'Année Psychologique*, 72, 25-38.
- Heilman, K.M., Watson, R.T., Valenstein, E., Goldberg, M. (1987). Attention : behavior and neural mechanisms. In Plum, F., *Handbook of Physiology. Section 1: The nervous system. Vol. 5 : Higher functions of the brain*. Bethesda : American Physiological Society. 461-481.
- Held, R., Hein, A. (1963). Movement produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56, 872-876.
- Heller, M.A. (1982). Visual and tactual texture perception : intersensory cooperation. *Perception and Psychophysics*, 31, 339-344.
- Helmholtz, H. (1857). *Optique physiologique*. Paris : Masson.
- Henn, V., Young, L.R., Finley, C. (1974). Vestibular nucleus units in alert monkeys are also influenced by moving visual fields. *Brain Research*, 71, 144-149.
- Hikosaka, K., Iwai, E., Saito, H.A., Tanaka, K. (1988). Polysensory properties of neurons in the anterior bank of the caudal superior temporal soleus of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 68, 1615-1637.
- Hirai, N. (1988). Cerebellar pathways contributing to head movement. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 187-195.
- Hoc, J.M. (1983). *L'analyse planifiée des données en psychologie*. Paris : PUF. 245 p
- Holstege, G. (1988). Brainstem-spinal cord projections in the cat, related to control of head and axial movements. In Büttner-Ennever, J.A., *Neuroanatomy of the oculomotor system. Reviews of oculomotor research. Vol. 2*. Amsterdam : Elsevier. 431-470.
- Honoré, J. (1980). *Effets de la direction de l'attention sur la transmission des messages cutanés*. Lille : Thèse de 3e cycle. 83 p
- Honoré, J. (1982). Posture oculaire et attention sélective à des stimuli cutanés. *Neuropsychologia*, 20, 727-730.
- Honoré, J., Demairé, C., Coquery, J.M. (1983). Effects of spatially oriented attention on the facilitation of the H reflex by a cutaneous stimulus. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 55, 156-161.

- Honoré, J., Sparrow, L., Bourdeaud'hui, M. (1989). Reduction of cutaneous reaction time by directing eyes towards the source of stimulation. *Neuropsychologia*, 24, 367-371.
- Honoré, J., Sparrow, L., Bourdeaud'hui, M., Coquery, J.M. (1986). Direction of gaze and reaction time to cutaneous stimuli. *Behavioural Brain Research*, 28, 107-108.
- Hughes, H.C., Zimba, L.D. (1985). Spatial maps of directed visual attention. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 11, 409-430.
- Hulliger, M., Nordh, E., Thelin, A.E., Vallbo, A.B. (1979). The responses of afferent fibres from the glabrous skin of the hand during voluntary finger movements in man. *Journal of Physiology (London)*, 291, 233-249.
- Hung, G.K., Ciuffreda, K.J., Carley, C.A., Fang, P., Menditto, S. (1988). Auditory biofeedback to control vertical and horizontal eye movements in the dark. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 29, 1860-1865.
- Jeannerod, M. (1974). Les deux mécanismes de la vision. *La Recherche*, 41, 23-32.
- Jeannerod, M. (1975). Déficit visuel persistant chez les aveugles-nés opérés. Données cliniques et expérimentales. *L'Année Psychologique*, 75, 169-196.
- Jeannerod, M. (1986). Mechanisms of visuomotor coordination : a study in normal and brain-damaged subjects. *Neuropsychologia*, 24, 41-78.
- Jeannerod, M. (1988). *The neural and behavioural organization of goal-directed movements*. Oxford : Oxford University Press. 283 p
- Jeannerod, M., Biguer, B. (1987). The directional coding of reaching movements. A visuomotor conception of spatial neglect. In Jeannerod, M., *Neurophysiological and Neuropsychological Aspects of Spatial Neglect*. Amsterdam : Elsevier. 87-113.
- Jeannerod, M., Biguer, B. (1989). Référence égocentrique et espace représenté. *Revue Neurologique*, 145, 635-639.
- Jenkins, W.M., Merzenich, M.M., Ochs, M.T., Allard, T., Guic-Robles, E. (1990a). Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owl monkeys after behaviorally controlled tactile stimulation. *Journal of Neurophysiology*, 63, 82-104.
- Jenkins, W.M., Merzenich, N.M., Recanzone, G. (1990b). Neocortical representational dynamics in adult primates : implications for neuropsychology. *Neuropsychologia*, 28, 573-584.

- Jones, L.A. (1988). Motor illusions : what do they reveal about proprioception ? *Psychological Bulletin*, 103, 72-86.
- Jouen, F. (1982). Le rôle des informations visuelles dans l'élaboration du comportement postural anti-gravitaire chez le nourrisson. *Cahiers de Psychologie Cognitive*, 2, 341-356.
- Jouen, F. (1988). Visual proprioceptive control of posture in newborn infants. In Amblard, B., Berthoz, A., Clarac, F., *Posture and gait : development, adaptation and modulation*. Amsterdam : Elsevier. 13-22.
- Jürgens, R., Mergner, T. (1989). Interaction between cervico-ocular and vestibulo-ocular reflexes in normal adults. *Experimental Brain Research*, 77, 381-390.
- Kaas, J.H. (1991). Plasticity of sensory and motor maps in adult mammals. *Annual Review of Neuroscience*, 14, 137-167.
- Kaas, J.H., Huerta, M.F. (1988). The subcortical visual system of primates. *Comparative Primate Biology*, 4, 327-391.
- Kaas, J.H., Pons, T.P. (1988). The somatosensory system of primates. *Comparative Primate Biology*, 4, 421-468.
- Kalaska, J., Smith, A., Lamarre, Y. (1988). Spatial representations and sensorimotor transformations. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 66, 429.
- Kasper, J., Schor, R.H., Yates, B.J., Wilson, V.J. (1988). Three dimensional sensitivity and caudal projection of neck spindle afferents. *Journal of Neurophysiology*, 59, 1497-1509.
- Kimura, M., Maekawa, K. (1981). Activity of flocculus Purkinje cells during passive eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 46, 1004-1017.
- Kinsbourne, M. (1972). Eye and head turning indicates cerebral lateralization. *Science*, 176, 539-541.
- Kinsbourne, M. (1975). The mechanism of hemispheric control of the lateral gradient of attention. In Rabbit, P.M.A., Dornic, S., *Attention and performance V*. New York : Academic Press. 81-97.
- Klatzky, R.L., Ledermans, S., Reed, C. (1987). There's more to touch than meets the eye : the salience of object attributes for haptics with and without vision. *Journal of Experimental Psychology*, 116, 356-369.
- Knibestöl, M. (1975). Stimulus response functions of slowly adapting mechanoreceptors in the human glabrous skin area. *Journal of Physiology (London)*, 245, 63-80.

- Knudsen, E.I., Knudsen, P.F. (1985). Vision guides the adjustment of auditory localization in young barn owls. *Science*, 230, 545-548.
- Kohl, R.L. (1983). Sensory conflict theory of space motion sickness : an anatomical location for the neuroconflict. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 54, 464-465.
- Kohl, R.L. (1987). Mechanisms of selective attention and space motion sickness. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 58, 1130-1132.
- Lackner, J.R. (1973). Visual rearrangement affects auditory localization. *Neuropsychologia*, 11, 29-32.
- Lackner, J.R. (1974). Influence of visual rearrangement and visual motion on sound localization. *Neuropsychologia*, 12, 291-293.
- Lackner, J.R. (1977). Adaptation to visual and proprioceptive rearrangement : origin of the differential effectiveness of active and passive movements. *Perception and Psychophysics*, 21, 55-59.
- Lackner, J.R. (1978). Visual direction depends on the operation of spatial constancy mechanisms : the oculobrachial illusion. *Neuroscience Letters*, 7, 207-212.
- Lackner, J.R. (1985). Human sensory-motor adaptation to the terrestrial force environment. In Ingle, D.J., Jeannerod, M., Lee, D.N., *Brain mechanisms and spatial vision*. Dordrecht : Martinus Nijhoff. 175-209.
- Lackner, J.R. (1988). Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain*, 111, 281-297.
- Lackner, J.R., Graybiel, A. (1979). Parabolic flight : loss of sense of orientation. *Science*, 206, 1105-1108.
- Lackner, J.R., Levine, M.S. (1979). Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles : vibratory myesthetic illusions. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 50, 346-354.
- Lackner, J.R., Shenker, B. (1985). Proprioceptive influences on auditory and visual spatial localization. *Journal of Neuroscience*, 5, 579-583.
- Lackner, J.R., Taublieb, A.B. (1984). Influence of vision on vibration-induced illusions of limb movement. *Experimental Neurology*, 85, 97-106.
- Lavadas, E., Moscovitch, M. (1984). Must egocentric and environmental frames of reference be aligned to produce spatial S-R compatibility effects ? *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 10, 205-215.

- Le Bizec, J., Demairé, C., Honoré, J. (1983). Facilitation spinale du réflexe de Hoffmann par une stimulation de faible intensité du nerf sural : étude chez le paraplégique. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 55, 162-164.
- Lechelt, E.C., Eliuk, J., Tanne, G. (1976). Perceptual orientational asymmetries : a comparison of visual and haptic space. *Perception and Psychophysics*, 20, 463-469.
- Lee, D., Aronson, E. (1974). Visual proprioceptive control of standing in human infants. *Perception and Psychophysics*, 15, 529-532.
- Lestienne, F., Vidal, P.P., Berthoz, A. (1984). Gaze changing behavior in head restrained monkey. *Experimental Brain Research*, 53, 349-356.
- Levine, M.S., Lackner, J.R. (1979). Some sensory and motor factors influencing the control and appreciation of eye and limb position. *Experimental Brain Research*, 36, 275-283.
- Levy, J., Wagner, N. (1984). Handwriting posture, visuomotor integration and lateralized reaction-time parameters. *Human Neurobiology*, 3, 157-161.
- Lindsay, K.W., Roberts, T.D.M., Rosenberg, J.R. (1976). Asymmetrical tonic labyrinth reflexes and their interaction with neck reflexes in the decerebrate cat. *Journal of Physiology (London)*, 261, 583-601.
- Livingstone, M., Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240, 740-749.
- Lund, S. (1978). Postural effects of neck muscle vibration in man. *Experientia*, 36, 1398.
- Lynch, J.C., Allison, J.C., Hines, R.S., Roark, R.L. (1986). Oculomotor impairment following combined lesions of parieto-occipital cortex and frontal eye fields in rhesus monkey. *Society of Neurosciences Abstracts*, 12, 30.
- Lynch, J.C., Graybiel, A.M., Lobeck, L.J. (1985). The differential projection of two cytoarchitectonic subregions of the inferior parietal lobule of macaque upon the deep layers of the superior colliculus. *Journal of Comparative Neurology*, 235, 241-254.
- Lyons, T.J., Gillingham, K.K., Teas, D.C., Ercoline, W.R., Oakley, C. (1990). The effects of acoustic orientation cues on instrument flight performance in a flight simulator. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 61, 699-706.
- Magnus, R., Kleijn, A.D. (1912). Die Abhängigkeit der Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. *Pflügers Archiv*, 145, 455-548.

- Manzoni, D., Pompeiano, O., Srivastava, U.C., Stampacchia, G. (1983). Responses of forelimb extensor to sinusoidal stimulation of macular labyrinth and neck receptors. *Archives Italiennes de Biologie*, 121, 205-214.
- Manzoni, D., Pompeiano, O., Stampacchia, G. (1979). Tonic cervical influences on postural and reflex movements. *Archives Italiennes de Biologie*, 117, 81-110.
- Manzoni, D., Pompeiano, O., Stampacchia, G. (1979). Cervical control of posture and movements. *Brain Research*, 169, 615-619.
- Mariani, J., Maton, B., Bouisset, S. (1980). Force gradation and motor unit activity during voluntary movement in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 48, 573-582.
- Martin, J.H. (1985). Anatomical substrates for somatic sensation. In Kandel, E.R., Schwartz, J.H., *Principles of neural science*. 2nd edition. Amsterdam : Elsevier. 301-315.
- Matin, L., Picoult, E., Stevens, J.K., Edwards, M.W., Young, D., MacArthur, R. (1982). Oculoparalytic illusion : visual field dependent spatial mislocalization by humans partially paralysed with curare. *Science*, 216, 198-201.
- Matthews, P.B.C. (1982). Where does Sherrington's "muscular sense" originate ? Muscles, joints, corollary discharges ? *Annual Review of Neuroscience*, 5, 189-218.
- McCloskey, D.I. (1973). Differences between the senses of movement and position shown by the effects of loading and vibration of muscles in man. *Brain Research*, 63, 119-131.
- McCloskey, D.J. (1981). Corollary discharges : motor commands and perception. In Brooks, V.B., *Handbook of Physiology. Section 1 : The nervous system. Vol. 2 : Motor control*. Bethesda : American Physiological Society. 1415-1447.
- Meredith, M.A., Nemiz, J.W., Stein, B.E. (1987). Determinants of multi-sensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *Journal of Neuroscience*, 7, 3215-3229.
- Meredith, M.A., Stein, B.E. (1986a). Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*, 56, 640-662.
- Meredith, M.A., Stein, B.E. (1986b). Spatial factors determine the activity of multisensory neurons in cat superior colliculus. *Brain Research*, 365, 350-354.

- Mirsky, A.F. (1987). Behavioral and psychophysiological markers of disordered attention. *Environmental Health Perspectives*, 74, 191-199.
- Moidell, B., Steinbach, M.J., Ono, H. (1988). Egocenter location in children enucleated at an early stage. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 29, 1348-1351.
- Morais, J., Cary, L., Vanhaelen, H., Bertelson, P. (1980). Postural determinants of frontal-position advantage in listening to speech. *Perception and Psychophysics*, 27, 141-148.
- Morin, P., Rivrain, Y., Eustache, F., Lambert, J., Courtheoux, P. (1984). Agnosie visuelle et agnosie tactile. *Revue Neurologique*, 140, 271-277.
- Mountcastle, V.B., Lynch, J.C., Georgopoulos, A., Sakata, H., Acuna, C. (1975). Posterior parietal association cortex of the monkey : command functions for operations with extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology*, 38, 871-908.
- Munoz, D.P., Guitton, D. (1986). Effect of attention on tecto-reticulo-spinal neuron sensory and motor discharges in the alert head-free cat. *Society of Neurosciences Abstracts*, 12, 458.
- Munoz, D.P., Guitton, D. (1989). Fixation and orientation control by the tecto-reticulo-spinal system in the cat whose head is unrestrained. *Revue Neurologique*, 145, 567-579.
- Munoz, D.P., Péliesson, D., Guitton, D. (1991). Movement of neural activity on the superior colliculus motor map during gaze shifts. *Science*, 251, 1358-1360.
- Nashner, L.M., Wolfson, P. (1974). Influences of head position and proprioceptive cues on short latency postural reflexes evoked by galvanic stimulation of the human labyrinth. *Brain Research*, 67, 255-268.
- Natsoulas, T., Dubanoski, R.A. (1964). Interfering the locus and orientation of the perceiver from responses to stimulation of the skin. *American Journal of Psychology*, 77, 281-285.
- Nelson, J.S., Meredith, M.A., Stein, B.E. (1986). The influence of passive eye rotation on cat superior colliculus neurons. *Society of Neurosciences Abstracts*, 12, 1538.
- Nelson, J.S., Meredith, M.A., Stein, B.E. (1989). Does an extraocular proprioceptive signal reach the superior colliculus ? *Journal of Neurophysiology*, 62, 1360-1374.

- Ogden, J.A. (1987). The 'neglected' left-hemisphere and its contribution to visuospatial neglect. In Jeannerod, M., *Neurophysiological and neuropsychological aspects of spatial neglect*. Amsterdam : Elsevier. 215-233.
- Ohlmann, T. (1990). La perception de la verticale lors de conflits vision/posture : un exemple de processus vicariants. In Reuchlin, M., Longeot, F., Marendaz, C., Ohlmann, T., *Connaître différemment*. Nancy : Presses Universitaires de Nancy. 33-66.
- Ohlmann, T., Marendaz, C. (1991). Vicariances et affordances, deux outils pour l'ergonomie cognitive. In DGA, *Science et défense 91. Vol. 2 : Sécurité des systèmes, neurosciences et ergonomie cognitive*. Paris : Dunod. 372-391.
- Orliaguet, J.P. (1983). Reproduction de positions de bras chez l'enfant en situation intramodale visuelle ou proprioceptive. *Cahiers de Psychologie Cognitive*, 3, 133-146.
- Orliaguet, J.P. (1985). Dominance visuelle ou proprioceptive lors de la perception de la position d'un bras chez l'enfant. *Cahiers de Psychologie Cognitive*, 5, 609-618.
- Orliaguet, J.P. (1986). Facteurs spatiaux et dominance sensorielle lors de la perception de la position de la main chez l'enfant. *Psychologie française*, 31, 23-27.
- Over, R. (1966). An experimentally induced conflict between vision and proprioception. *British Journal of Psychology*, 57, 335-341.
- Paillard, J. (1971). Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Cahiers de Psychologie*, 14, 261-316.
- Paillard, J. (1980). Le corps situé et le corps identifié. *Revue Médicale Suisse Romande*, 100, 129-141.
- Paillard, J., Brouchon, M. (1974). A proprioceptive contribution to the spatial encoding of position cues for ballistic movements. *Brain Research*, 71, 273-284.
- Paillard, J., Brouchon-Viton, M., Jordan, P. (1978). Differential encoding of location cues by active and passive touch. In Gordon, G., *Active touch*. Oxford : Pergamon Press. 189-196.
- Paillard, J., Michel, F., Stelmach, G. (1983). Localization without content. A tactile analogue of "blind sight". *Archives of Neurology*, 40, 548-551.

- Pavlov, I.P. (1910). Organisation d'un laboratoire moderne destiné à l'étude de l'activité normale des régions supérieures du système nerveux central chez les animaux supérieurs. *Les réflexes conditionnels*. Paris : Alcan (1927). 106-124.
- Peck, C.K. (1984). 'Corollary discharge' neurons in cat superior colliculus. *Brain Research*, 293, 381-385.
- Peck, C.K. (1986). Eye position signals in cat superior colliculus. *Experimental Brain Research*, 61, 447-450.
- Peck, C.K. (1989). Visual responses of neurones in cat superior colliculus in relation to fixation of targets. *Journal of Physiology (London)*, 414, 301-315.
- Perenin, M.T., Ruel, J., Hécaen, H. (1980). Residual visual capacities in a case of cortical blindness. *Cortex*, 16, 605-612.
- Peterson, B.W. (1988). Cervicocollic and cervicoocular reflexes. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 90-99.
- Peterson, B.W., Anderson, M.E., Fillion, M., Wilson, V.J. (1971). Responses of reticulospinal neurons to stimulation of the superior colliculus. *Brain Research*, 33, 495-498.
- Peterson, B.W., Richmond, F.J. (1988). *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press.
- Pick, H.L., Warren, D.H., Hay, J.C. (1969). Sensory conflict on judgments of spatial direction. *Perception and Psychophysics*, 6, 203-205.
- Piéron, H. (1955). *La sensation guide de vie*. Paris : Gallimard. 626 p
- Pompeiano, O. (1988). The tonic neck reflex : supraspinal control. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 108-119.
- Porter, J.D. (1986). Brainstem terminations of extraocular muscle primary afferent neurons in the monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 247, 133-143.
- Porter, J.D., Edney, D.P. (1986). Neck muscle afferent projections to the brainstem of the monkey : implications for the neural control of gaze. *Journal of Comparative Neurology*, 258, 389-398.
- Posner, M.I. (1978). *Chronometric explorations of mind*. Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates. 206 p

- Posner, M.I., Cohen, Y., Rafal, R.D. (1982). Neural systems control of spatial orienting. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 298, 187-198.
- Posner, M.I., Davidson, B.J., Nissen, M.J. (1976a). The process of stimulus detection. Paper presented at the meeting of the Psychonomic Society (St. Louis).
- Posner, M.I., Nissen, M.J., Klein, R.M. (1976b). Visual dominance : an information-processing account of its origin and significance. *Psychological Review*, 83, 157-171.
- Posner, M.I., Nissen, M.J., Ogden, W.C. (1978). Attended and unattended processing modes : the role of set for spatial location. In Pick, H.I., Saltzman, E., *Modes of perceiving and processing information*. Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates. 137-157.
- Posner, M.I., Snyder, C.A.R., Davidson, B.J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology : General*, 109, 160-174.
- Possamai, C.A. (1986). Composante spatiale de l'attention : résultats et théories. *Revue Canadienne de Psychologie*, 40, 388-413.
- Potegal, M. (1971). A note on spatial-motor deficits in patients with Huntington's disease : a test of hypothesis. *Neuropsychologia*, 9, 233-235.
- Potegal, M. (1982). Vestibular and neostriatal contributions to spatial orientation. In Potegal, M., *Spatial abilities, development and physiological foundation*. New York : Academic Press.
- Prochazka, A. (1989). Sensorimotor gain control : a basic strategy of motor systems ? *Progress in Neurobiology*, 33, 281-307.
- Reisberg, D. (1978). Looking where you listen : visual cues and auditory attention. *Acta Psychologica*, 42, 331-341.
- Reisberg, D., Scheiber, R., Potemken, L. (1981). Eye position and the control of auditory attention. *Journal of Experimental Psychology : General*, 7, 318-323.
- Rieser, J.J., Pick, H.L. (1976). Reference systems and the perception of tactual and haptic orientation. *Perception and Psychophysics*, 19, 117-121.
- Rizzolatti, G., Gentilucci, M., Matelli, M. (1985). Selective spatial attention: one center, one circuit, or many circuits ? In Posner, M.I., Marin, G.S.M., *Attention and performance XI*. Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates. 251-265.

- Rock, I., Victor, J. (1964). Vision and touch : an experimentally created conflict between the two senses. *Science*, 143, 594-596.
- Roll, J.P. (1977). Illusions de mouvement et activités motrices segmentaires induites par le déplacement d'une scène visuelle chez l'homme. *Journal de Physiologie*, 73, 130A.
- Roll, J.P., Gilhodes, J.C., Tardy-Gervet, M.F. (1980). Effets de la vision sur la réponse tonique vibratoire d'un muscle ou de ses antagonistes chez l'homme normal. *Experientia*, 36, 70-72.
- Roll, J.P., Roll, R. (1987a). La proprioception extra-oculaire comme élément de référence posturale et de lecture spatiale des données rétiniennes. *Agressologie*, 28, 905-912.
- Roll, J.P., Roll, R. (1987b). Kinaesthetic and motor effects of extra-ocular vibration in man. In O'Regan, I.K., Levy-Schoen, A., *Eye movements : from physiology to cognition*. Amsterdam : Elsevier. 57-68.
- Roll, J.P., Roll, R. (1988). From eye to foot : a proprioceptive chain involved in postural control. In Amblard, B., Berthoz, A., Clarac, F., *Posture and gait : development, adaptation and modulation*. Amsterdam : Elsevier. 155-164.
- Roll, J.P., Vedel, J.P. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Experimental Brain Research*, 47, 177-190.
- Roll, J.P., Vedel, J.P., Gilhodes, J.C., Ribot, E. (1986). Proprioceptive sensory coding of motor activities in man. In Ron, S., Schmid, R., Jeannerod, M., *Sensorimotor plasticity. Theoretical, experimental and clinical aspects*. Paris : INSERM. 283-304.
- Roll, J.P., Vedel, J.P., Ribot, E. (1989a). Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Experimental Brain Research*, 76, 213-222.
- Roll, J.P., Vedel, J.P., Roll, R. (1989b). Eye, head and skeletal muscle spindle feedback in the elaboration of body references. In Allum, J.H.J., Hulliger, M., *Afferent control of posture and locomotion. Progress in Brain Research*, vol. 80. Amsterdam : Elsevier. 113-123.
- Rossi, A., Rossi, B., Santarcangelo, E. (1985). Influences of neck vibration on lower-limb extensor muscles in man. *Archives Italiennes de Biologie*, 123, 241-253.
- Rouanet, H., Lépine, D. (1977). Introduction à l'analyse des comparaisons pour le traitement des données expérimentales. *Informatique et Sciences Humaines*, 33-34, 1-125.

- Roucoux, A., Crommelinck, M. (1987). Sensorimotor maps in the tectum. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 386-387.
- Roucoux, A., Crommelinck, M. (1988). Control of head movement during visual orientation. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 208-223.
- Roucoux, A., Guitton, D., Crommelinck, M. (1980). Stimulation of the superior colliculus in the alert cat. II. Eye and head movements evoked when the head is unrestrained. *Experimental Brain Research*, 39, 75-85.
- Roucoux, A., Vidal, D.D., Veraart, C., Crommelinck, M., Berthoz, A. (1982). The relation of neck muscle activity to horizontal eye position in the alert cat. I. Head-fixed. In Roucoux, A., Crommelinck, M., *Physiological and pathological aspects of eye movements*. The Hague : JUWK. 371-378.
- Sakata, H., Shibutani, H., Kawano, K. (1980). Spatial properties of visual fixation neurons in posterior parietal association cortex of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 43, 1654-1672.
- Saling, M., Duda, P. (1986). Selectivity changes of reticular unit activity in relation to postural adjustment in the skilled movement in rats. *Neuroscience Letters*, S272,
- Schmid, R., Zambarbieri, D. (1988). The role of the vestibular system in eye-head coordination and the generation of vestibular nystagmus. *Advances in Otorhinolaryngology*, 41, 89-94.
- Schmid, R., Zambarbieri, D. (1988). Vestibular nystagmus as a manifestation of a strategy of head- eye coordination. In Lüer, G., Lass, U., Shallo-Hoffmann, J., *Eye movement research. Physiological and pathological aspects*. Göttingen : Hogrefe, C.J.. 146-170.
- Schneider, G.E. (1969). Two visual systems. *Science*, 163, 895-902.
- Semmes, J., Weinstein, S., Ghent, L., Teuber, H.L. (1963). Correlates of impaired orientation in personal and extrapersonal space. *Brain*, 86, 747-772.
- Shelton, B.R., Searle, C.L. (1980). The influence of vision on the absolute identification of sound- source position. *Perception and Psychophysics*, 28, 589-596.
- Sherrington, C.S. (1918). Observation on the sensual role of the proprioceptive nerve supply of the extrinsic ocular muscles. *Brain*, 41, 332-345.

- Simon, J. (1962). Dispositif de contention des électrodes de stimulation pour l'étude du réflexe de Hoffmann chez l'homme. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, suppl. 22*, 174-176.
- Skavenski, A.A., Steinman, R.M. (1970). Control of eye position in the dark. *Vision Research, 10*, 193-203.
- Sokolov, E.N. (1963). *Perception and the conditioned reflex*. New York : Mac Millan.
- Sparks, D.L. (1986). Translation of sensory signals into commands for control of saccadic eye movements : role of primate superior colliculus. *Physiological Reviews, 66*, 118-171.
- Sparks, D.L., Hartwich-Young, R. (1989). The deep layers of the superior colliculus. In Wurtz, R.H., Goldberg, M.E., *Neurobiology of saccadic eye movements. Reviews of oculomotor research, vol. 3*. Amsterdam : Elsevier. 283-255.
- Spelke, E. (1976). Infants' intermodal perception of events. *Cognitive Psychology, 8*, 553-560.
- Spitzer, H., Desimone, R., Moran, J. (1988). Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance. *Science, 240*, 338-340.
- Spitzer, H., Richmond, B.J. (1991). Task difficulty : ignoring, attending to and discriminating a visual stimulus yield progressively more activity in inferior temporal neurons. *Experimental Brain Research, 83*, 340-348.
- Stark, L., Bridgeman, B. (1983). Role of corollary discharge in space constancy. *Perception and Psychophysics, 34*, 371-380.
- Stein, B.E. (1984). Multimodal representation in the superior colliculus and optic tectum. In Vanegas, H., *Comparative neurology of the optic tectum*. New York : Plenum. 819-841.
- Stein, B.E., Magalhaes-Castro, B., Kruger, L. (1975). Superior colliculus : visuotopic-somatotopic overlap. *Science, 189*, 224-226.
- Stein, B.E., Magalhaes-Castro, B., Kruger, L. (1976). Relationship between visual and tactile representation in cat superior colliculus. *Journal of Neurophysiology, 39*, 401-419.
- Stein, B.E., Meredith, M.A., Honeycutt, W.S., McDade, L. (1989). Behavioral indices of multisensory integration : orientation to visual cues is affected by auditory stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience, 1*, 12-24.

- Stein, B.E., Spencer, R.F., Edwards, S.B. (1983). Corticotectal and corticothalamic efferent projections of SIV somatosensory cortex in cat. *Journal of Neurophysiology*, 50, 896-909.
- Stein, J.F. (1989). Representation of egocentric space in the posterior parietal cortex. *Quarterly Journal of Experimental Physiology*, 74, 583-606.
- Steinbach, M.J. (1987). Proprioceptive knowledge of eye position. *Vision Research*, 27, 1737-1744.
- Stoerig, P., Cowey, A. (1989). Wavelength sensitivity in blindsight. *Nature*, 342, 916-918.
- Suzuki, I., Park, B.R., Wilson, V.J. (1986). Directional sensitivity of, and neck afferent input to, cervical and lumbar interneurons modulated by neck rotation. *Brain Research*, 367, 356-359.
- Suzuki, I., Timerick, S.J.B., Wilson, V.J. (1985). Body position with respect to the head or body position in space is coded by lumbar interneurons. *Journal of Neurophysiology*, 54, 123-133.
- Tardy-Gervet, M.F. (1987). *Contribution à l'étude du contrôle sensori-moteur des mouvements segmentaires chez l'homme. Rôle des informations visuelles et proprioceptives musculaires*. Aix-Marseille : Thèse de Doctorat d'Etat. 402 p
- Tardy-Gervet, M.F., Gilhodes, J.C., Roll, J.P. (1984). Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm : an example of segmentary vection. *Behavioural Brain Research*, 11, 171-184.
- Tardy-Gervet, M.F., Gilhodes, J.C., Roll, J.P. (1986). Interactions between visual and muscular information in illusions of limb movement. *Behavioural Brain Research*, 20, 161-174.
- Tardy-Gervet, M.F., Gilhodes, J.C., Roll, J.P. (1988). Forearm versus whole-body sensations of self-motion : some results on the role of the sensorimotor context. *Perceptual and Motor Skills*, 67, 351-358.
- Tardy-Gervet, M.F., Gilhodes, J.C., Roll, J.P. (1989). Induction of illusory limb movement as a mean of studying sensorimotor interaction in the eye-arm system. *Brain Behavior and Evolution*, 33, 165-170.
- Thurston, S.E., Leigh, R.J., Abel, A.A., Dell'Osso, L.F. (1987). Hyperactive vestibulo-ocular reflex in cerebellar degeneration : pathogenesis and treatment. *Neurology*, 37, 53-57.
- Traccis, S., Rosati, G., Patraskakis, S., Bissakou, M., Sau, G.F., Aiello, I. (1987). Influences of neck receptors on soleus motoneuron excitability in man. *Experimental Neurology*, 95, 76-84.

- Turmel, A., Roux, A., Bojanowski, M.W. (1991). Spinal man after declaration of brain death. *Neurosurgery*, 28, 298-302.
- Umiltà, C. (1988). Orienting of attention. In Boller, F., Grafman, J., *Handbook of Neuropsychology*, vol. 1. Amsterdam : Elsevier. 175-193.
- Van Der Steen, J., Russel, I.S., James, G.O. (1986). Effects of unilateral frontal eye field lesions on eye-head coordination in monkey. *Journal of Neurophysiology*, 55, 696-714.
- Vasilenko, D.A., Kostyukov, A.J. (1976). Brain stem and primary afferent projections to the ventromedial group of propriospinal neurones in the cat. *Brain Research*, 117, 141-146.
- Ventre, J., Flandrin, J.M., Jeannerod, M. (1984). In search for the egocentric reference. A neurophysiological hypothesis. *Neuropsychologia*, 22, 797-806.
- Veraart, C., Wanet, M.C. (1985). Sensory substitution of vision by audition. In Warren, D.H., Strelow, E.R., *Electronic spatial sensing for the blind*. Dordrecht : Martinus Nijhoff. 217-238.
- Vidal, P.D., Roucoux, A., Berthoz, A. (1982). Horizontal eye position-related activity in neck muscles of the alert cat. *Experimental Brain Research*, 46, 448-453.
- Von Holst, E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *British Journal of Animal Behaviour*, 2, 89-94.
- Warren, D.H. (1970). Intermodality interactions in spatial localization. *Cognitive Psychology*, 1, 114-133.
- Warren, D.H., Cleaves, W.T. (1971). Visual proprioceptive interaction under large amounts of conflict. *Journal of Experimental Psychology*, 90, 206-214.
- Warren, D.H., McCarthy, T.J. (1983). Discrepancy and nondiscrepancy methods of assessing visual- auditory interaction. *Perception and Psychophysics*, 33, 413-419.
- Warren, D.H., Schmitt, T.L. (1978). On the plasticity of visual proprioceptive bias effects. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 4, 302-318.
- Weiskrantz, L., Cowey, A., Passingham, C. (1977). Spatial responses to brief stimuli by monkeys with striate cortex ablations. *Brain*, 100, 655-670.

- Weiskrantz, L., Warrington, E.K., Sanders, M.D., Marshall, J. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain*, 97, 709-728.
- Wenzel, D., Frank, A., Thoden, U. (1976). Modulation of monosynaptic forelimb reflexes by different neck positions in the cat. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, 365, R40.
- Wenzel, D., Thoden, U. (1977). Modulation of hindlimb reflexes by tonic neck position in cats. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, 370, 277-282.
- Wenzel, D., Thoden, U., Frank, A. (1978). Forelimb reflexes modulated by tonic neck positions in cats. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, 374, 107-113.
- Wilson, V.J. (1988a). The tonic neck reflex : spinal circuitry. In Peterson, B.W., Richmond, F.J., *Control of head movement*. Oxford : Oxford University Press. 100-107.
- Wilson, V.J. (1988b). Convergence of neck and vestibular signals on spinal interneurons. In Pompeiano, G., Allum, J.H.J., *Vestibulospinal control of posture and locomotion. Progress in Brain Research*, vol. 76. 137-143.
- Wilson, V.J., Ezure, K., Timerick, S.J.B. (1984). Tonic neck reflex of the decerebrate cat : response of spinal interneurons to natural stimulation of neck and vestibular receptors. *Journal of Neurophysiology*, 51, 567-577.
- Wilson, V.J., Maeda, M., Franck, T.I., Shimazu, H. (1976). Mossy fiber neck and second-order labyrinthine projections to cat flocculus. *Journal of Neurophysiology*, 39, 301-310.
- Wilson, V.J., Peterson, B.W. (1981). Vestibulospinal and reticulospinal systems. In Brooks, V.B., *Handbook of Physiology. Section 1 : The nervous system. Vol. 2 : Motor control*. Bethesda : American Physiological Society. 667-702.
- Wilson, V.J., Schor, R.H., Suzuki, I., Park, B.R. (1986). Spatial organization of neck and vestibular reflex acting on the forelimbs of the decerebrate cat. *Journal of Neurophysiology*, 55, 514-526.
- Wurtz, R.H., Goldberg, M.E. (1971). Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science*, 171, 82-84.
- Xerri, C. (1988). Coopération visuo-vestibulaire dans le contrôle postural. *Convergence*, 36, 14.

- Yates, B.J., Kasper, J., Wilson, V.J. (1989). Effects of muscle and cutaneous hindlimb afferents on L4 neurons whose activity is modulated by neck rotation. *Experimental Brain Research*, 77, 48-56.
- Yates, B.L., Kasper, J., Brink, E.E., Wilson, V.J. (1988). Peripheral input to L4 neurons whose activity is modulated by neck rotation. *Brain Research*, 449, 377-380.
- Young, L.R. (1985). Perception of the body in space : mechanisms. In Darian-Smith, I., *Handbook of physiology. Section 1 : The nervous system. Vol. 3 : Sensory processes*. Bethesda : American Physiological Society. 1023-1066.

**RESUME**



Nous avons démontré qu'en situation d'attention spatiale focalisée, toutes choses étant égales par ailleurs, la seule position des yeux est capable d'influencer la détection d'une stimulation cutanée latéralisée.

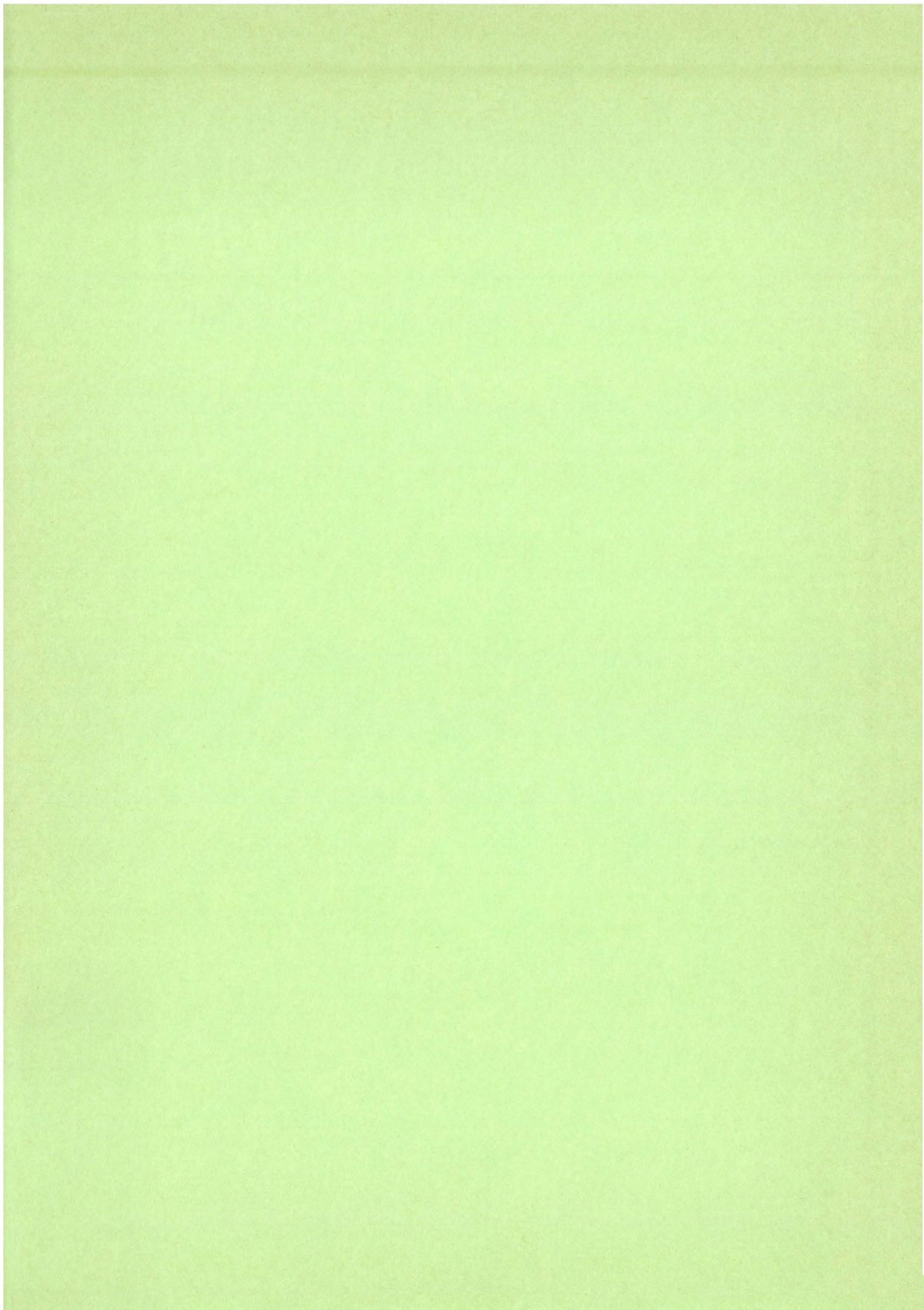
Les résultats ont été obtenus (Expériences I à V) au cours d'une tâche de temps de réaction (TR) simple bimanuel que les sujets doivent émettre en réponse à une stimulation cutanée portée sur l'une ou l'autre de leurs chevilles. Leur posture oculaire est orientée dans la direction du territoire stimulé ou dans d'autres directions de l'hémi-espace ipsi- ou contra-latéral. Le phénomène se traduit par une réduction systématique du TR dans le seul cas où les sujets ont les yeux orientés vers la zone de stimulation. Le bénéfice comportemental, bien que de faible amplitude, se révèle stable et a été enregistré avec différents protocoles expérimentaux.

Les résultats, d'abord obtenus en situation d'obscurité (Expérience I), ont été confirmés par l'absence d'effets significatifs de la vision de la zone stimulée (Expériences II et III). Nous les avons interprétés dans le cadre d'un traitement privilégié de l'information cutanée dans le référentiel égocentré. Tout ajustement de la posture et notamment de la posture oculaire, en modifiant l'organisation de ce référentiel égocentré, va influencer la détection de l'indice cutané.

D'autres ajustements posturaux ont été étudiés. L'effet de la posture oculaire, observé lorsque les chevilles stimulées se trouvaient à 10° de part et d'autre du plan médian, a été retrouvé pour un écartement de 20° (Expérience IV). En déplaçant le membre stimulé, nous avons une nouvelle fois vérifié que le référentiel exocentré n'était pas essentiel dans le traitement de l'indice cutané latéralisé. La posture céphalique, du fait de son rôle prééminent dans la structuration du référentiel égocentré, interagit avec la posture oculaire et en détermine les effets. Ainsi, en positionnant la tête, non plus dans le plan médian, mais à 10° de part et d'autre de ce plan, nous avons observé que le bénéfice comportemental n'est retrouvé que si les postures oculaire et céphalique convergent vers la zone de stimulation cutanée (Expérience V).

Nous ne sommes pas parvenu à détecter un effet de la posture oculaire au niveau spinal. Ni le réflexe de Hoffmann, ni sa facilitation cutanée n'ont varié de façon significative en fonction de la direction du regard (Expérience VI). Toutefois, il semble que ce résultat soit dû aux conditions expérimentales, et notamment au type de tâche mis en jeu. Ainsi, l'effet de la posture oculaire, présent en situation de détection, disparaît dès que sont privilégiés les processus d'identification par le biais d'une tâche de discrimination (Expérience VII).

Les résultats sont interprétés dans le cadre de la gestion de différents référentiels spatiaux.



PPN 036107409