

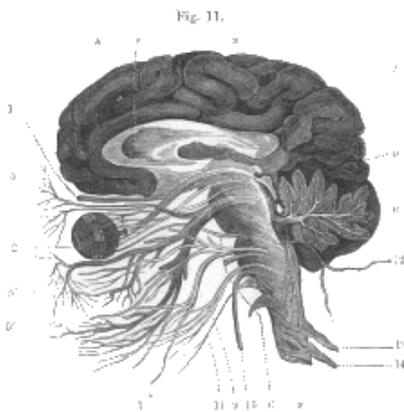
# Chapitre 1

## Introduction



# I. Introduction

---



*« L'esprit scientifique nous interdit d'avoir une opinion sur des questions que nous ne comprenons pas, sur des questions que nous ne savons pas formuler clairement. Avant tout, il faut savoir poser des problèmes. Et quoi qu'on dise, dans la vie scientifique, les problèmes ne se posent pas d'eux-mêmes. C'est précisément ce sens du problème qui donne la marque du véritable esprit scientifique. Pour un esprit scientifique, toute connaissance est une réponse à une question. S'il n'y a pas eu de question, il ne peut y avoir une connaissance scientifique. Rien ne va de soi. Rien n'est donné. Tout est construit. »*

G. Bachelard, Formation de l'esprit scientifique.

L'introduction du concept d'**anticipation** tel qu'on le conçoit aujourd'hui ne s'est faite que progressivement. Elle découle d'une compréhension toujours plus grande des mécanismes qui sous-tendent le contrôle de nos mouvements, compréhension qui a progressé parallèlement aux développements des techniques d'enregistrement tant neurophysiologiques que celles du mouvement (analyse 3D notamment) qui permettent d'explorer les réponses plus « naturelles » des sujets dans les situations proposées.

Mais avant cela, des scientifiques de renom se sont intéressés au fonctionnement même du cerveau. Il a fallu attendre le début du siècle dernier pour voir apparaître les premiers modèles introduisant de façon explicite la notion de prédiction, qui renvoie elle-même à celle d'anticipation. Nous proposons donc au lecteur de suivre avec nous le cheminement qui a amené progressivement psychologues, physiologistes et autres neurophysiologistes, à élaborer des modèles du fonctionnement du système nerveux central de plus en plus proche de ce que l'on

suppose être son fonctionnement dans notre vie quotidienne; nous en détaillerons certains dans la seconde partie de notre thèse.

## ***1.1. Émergence du concept d'anticipation***

On doit au philosophe Bain<sup>1</sup> l'introduction de la notion d'« action mentale », qui se rapporte à nos actions et nos expériences de tous les jours, et qui implique définitivement la « conscience » en tant que « moteur » de nos actions. Il affirme que l'« intellect » et les « sensations » déterminent nos actions. Il va plus loin en faisant une distinction entre mouvement et action (le premier devenant une partie du second) : « *l'action est une propriété plus intime et inséparable de notre constitution que n'importe laquelle de nos sensations, et entre en fait en tant que composante des sens de chacun* ». Précédant certains théoriciens du contrôle moteur, Bain pense que « *l'effort volontaire est quasi similaire à une tâche de destruction, d'invention, de choix, de rejet (...); la sensation que possède notre esprit du but à atteindre, est le critère avec lequel on évalue* » (Bain, 1855).

Par la suite, Helmholtz<sup>2</sup> avança que le mouvement pouvait être contrôlé et ajusté directement grâce à la comparaison entre les sensations du mouvement et la « sensation d'innervation » de la commande motrice elle-même.

Partant de là, l'argument de James<sup>3</sup> à propos de la sensation prend une toute autre dimension. Il affirme que « *la sensation est une abstraction et non un fait de notre expérience* » (James, 1890). Il place donc une image du mouvement avant son exécution pour rendre compte du guidage, de la réalisation et de l'organisation spatio-temporelle de l'acte moteur.

Les actions motrices (encore appelées mouvements volontaires ou mouvements intentionnels) constituent le moyen par lequel nous entrons en interaction avec notre environnement, mais aussi celui par lequel nous agissons sur lui lorsque cela s'avère nécessaire. Elles ont un objectif<sup>4</sup> dont le degré de complexité va avoir une influence directe sur la façon de résoudre les problèmes liés à sa réalisation. On peut donc en conclure que « *la présence d'un projet mental de mouvement et la dépendance fonctionnelle entre l'exécution du mouvement et ce projet doivent être*

---

<sup>1</sup> A. Bain (1855). The Senses and the Intellect. London : J.W. Parker & Son.

<sup>2</sup> H. von Helmholtz (1867). Handbuch der physiologischen Optik, vol. 3. Leipzig : Leopold Voss.

<sup>3</sup> W. James (1890). The Principles of Psychology. New York : Henry Holt, (2 tomes).

<sup>4</sup> « Goal-directed movement » selon la terminologie anglo-saxonne.

considérées comme des signes caractéristiques du mouvement volontaire » (Bouisset & Maton, 1995, p.342). Par conséquent, le mouvement intentionnel implique non seulement la conscience du résultat de l'action motrice, mais aussi la conscience de la direction imprimée à l'action.

La finalité de nos actes moteurs ferait partie intégrante du « *projet d'action* »<sup>5</sup>. Ce terme correspond à la représentation de ce but et des moyens à mettre en œuvre pour l'atteindre. La définition du but à atteindre et des moyens pour le réaliser (« *planification* » et « *programmation* » motrices) se situent tous deux en amont de l'exécution de l'acte moteur proprement dit.

Dans leur proposition d'organisation des opérations associées à la préparation et l'exécution du mouvement intentionnel, certains auteurs (Allen & Tsukahara, 1974 ; Paillard, 1983) ont montré que le mouvement volontaire ne se résume pas aux seuls déplacements segmentaires (aspect externe) : il est constitué de différentes phases (**Figure I-1**).

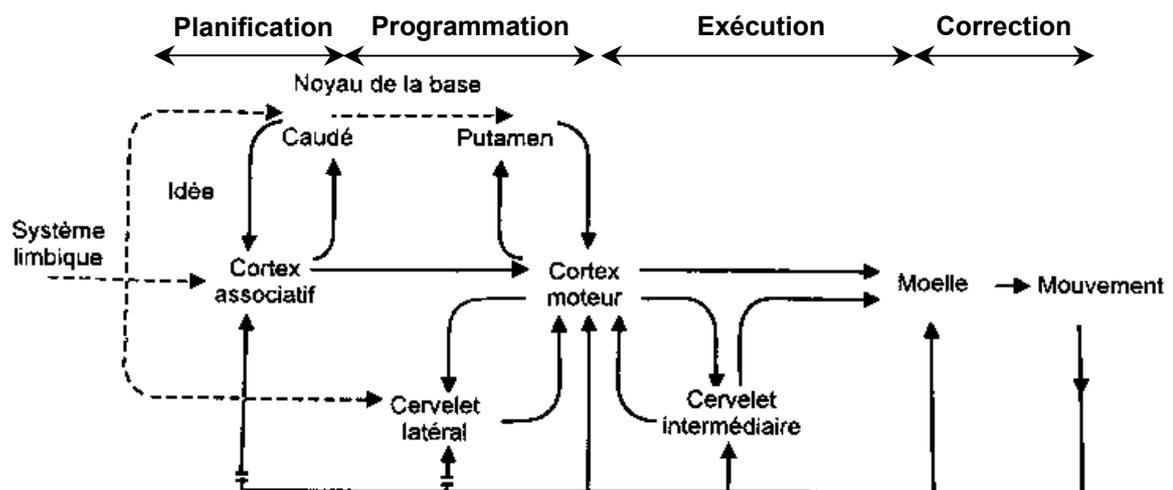


Figure I-1. Proposition d'organisation anatomo-fonctionnelle des structures nerveuses en jeu dans la motricité (Paillard, 1983).

Ils insistent ainsi sur le fait que le mouvement volontaire est un **processus**, c'est-à-dire une suite d'événements où le facteur temps joue un rôle important, notamment par l'introduction de

<sup>5</sup> On retrouve dans la littérature d'autres termes équivalents comme « *formule cinétique* » (Liepman, 1900), « *schème moteur* » (Head, 1920), « *schème d'action* » (Del Bianco, 1947), « *plan d'action* » (Miller, Galanter et Pribram, 1960), « *schéma moteur* » (Schmidt, 1975).

certain **délais**. Ces derniers justifient la nécessité de faire appel à des mécanismes prédictifs car l'anticipation s'avère être la façon la plus efficace pour gérer certaines actions. Ils montrent également qu'avant même le mouvement proprement dit, il existe des phases où le système nerveux central (SNC) cherche des solutions (planification), élabore des réponses (programmation), les met en œuvre (exécution) et les corrige si besoin (correction). Chacune de ces phases est sous-tendue par des structures nerveuses.

Il existe de multiples exemples de contrôle mettant en jeu l'anticipation. Nous citerons ici trois cas pour montrer la diversité des champs d'application de ce concept :

- En *ingénierie* et en *robotique*, il existe une façon de créer un système capable d'une certaine anticipation grâce à un filtre dit de *Kalman* (1960). Il permet de faire une prédiction sur l'état d'un système linéaire dont on connaît les caractéristiques. Ceci est particulièrement utile lorsque l'on veut prédire la trajectoire d'objets qui ont été lancés. En effet, dans la mesure où ils suivent toujours une parabole pendant leur vol, il suffit de mesurer les coordonnées et la vitesse de celui-ci pour connaître ensuite la totalité de sa trajectoire et prédire à quel moment ils arriveront à un endroit choisi préalablement ;
- Juste avant le début d'une course en athlétisme, le cerveau envoie des influx qui accélèrent de façon significative la fréquence cardiaque (FC). Cette augmentation de la FC par anticipation est fonction de la distance que le coureur va devoir parcourir : la hausse de la FC est maximale avant les sprints courts et de moins en moins importante à mesure qu'augmente la distance. Cette augmentation semble également influencée par l'entraînement (McArdle *et al.*, 1967). C'est une façon astucieuse de prendre en compte les besoins énergétiques (différents en fonction de la course) et de moduler la rapidité à laquelle les réserves doivent être mobilisées par une préparation à l'action.
- L'*économie* y va aussi de ses techniques de prédictions avec ce que l'on appelle les *anticipations auto-régressives* qui reposent sur l'hypothèse que le passé peut aider à prédire l'avenir, ou encore les *anticipations adaptatives* qui tiennent compte des erreurs de prévision constatées dans le passé pour mieux prédire l'avenir.

L'anticipation participe ainsi à toute action que nous entreprenons. Les exemples donnés ci-dessus montre que nous avons même transféré ce mode de fonctionnement, à l'origine inhérente au cerveau, à des domaines autres que la neurophysiologie. Par son efficacité, elle

permet la résolution de problèmes, y compris ceux où les informations disponibles (avant ou pendant l'action) ne sont que partielles. Cela est rendu possible par la simulation de réponses plus ou moins adaptées à la situation présente. Nous verrons que cela est rendu possible par la simulation de réponses plus ou moins adaptées (comme c'est le cas, par exemple, dans une situation inconnue, qu'elle soit expérimentale ou non).

## ***1.2. Notre démarche***

Partant de notre double expérience d'*enseignant* dans le domaine des Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS) et d'*entraîneur* (gymnastique sportive en club), nous avons souhaité aborder cette problématique sous différents angles. Il nous est apparu tout aussi naturel qu'intéressant d'explorer l'anticipation à l'aide de tâches mobilisant différentes ressources (visuelles et motrices) de notre système nerveux central (SNC), dans des conditions assez proches de celles que nous pourrions trouver dans la vie quotidienne. Cependant, réunir les résultats collectés en un ensemble cohérent n'est pas sans poser quelques difficultés. Elles ont trait au thème central de notre thèse : **l'anticipation est influencée par le contexte dans lequel se déroule la tâche à réaliser et, par conséquent, elle n'a de sens que par rapport à ce même contexte**, montrant ainsi combien l'acte volontaire est quelquefois difficile à explorer.

L'organisation de notre thèse va s'articuler autour de quatre parties.

Dans la première (chapitre II), nous présenterons les éléments qui nous semblent pertinents pour la compréhension des mécanismes mis en jeu dans l'anticipation. Cette partie est consacrée à la présentation du contexte théorique dans lequel nous avons entrepris nos travaux. Nous passerons en revue les modèles qui semblent le mieux illustrer les notions importantes à connaître lorsqu'on aborde les questions d'anticipation dans le contrôle moteur. Nous développerons les aspects temporels, informationnels et mémoriels que renferme le concept d'anticipation en nous appuyant à la fois (\*) sur les théories développées pour interpréter ou expliquer la façon dont le SNC résout tel ou tel problème et (\*\*) sur les résultats expérimentaux qui ont mis en évidence certains phénomènes liés à l'anticipation. Ceci nous permettra ensuite de situer notre propre problématique par rapport à ce cadre conceptuel.

Dans la seconde partie consacrée au premier groupe d'expériences (Chapitre III), nous nous centrerons sur les tâches où *le corps entier est mobilisé vers un objectif* à atteindre. Ce

paradigme utilise la locomotion dans des conditions très particulières que l'on regroupe sous le terme de « **navigation** ». Il s'agit de se déplacer d'une position de départ à une position d'arrivée en suivant un trajet planifié. Dès que le sujet bouge dans son environnement (que celui soit stable ou non), il lui faut prévoir la trajectoire la plus appropriée pour se rendre à l'endroit désiré. Nous verrons que cette tâche implique des mécanismes basés sur l'anticipation.

La troisième partie traitera du second groupe d'expériences utilisant le paradigme de l'attraper (Chapitre IV). Ici, c'est *l'objet qui se déplacera vers le sujet* (qui aura la possibilité d'être ou non en mouvement). La **capture d'objet** nécessite une nouvelle fois, de la part du sujet, d'estimer à l'avance le moment où l'objet entrera en contact avec le point effecteur (qui pourrait être la main ou le pied dans certaines situations sportives, d'un point de vue plus général) à partir d'informations sensorielles sur la cinématique de l'objet (position, vitesse, accélération) et peut-être d'autres informations de type cognitif selon les circonstances dans lesquelles se fait la capture. Les tâches que nous allons présenter sont croissantes en difficulté : dans la première, le sujet a déjà la main sur la trajectoire de l'objet ; dans la seconde, il doit déplacer sa main « au bon endroit et au bon moment » pour attraper l'objet. Dans les deux cas, l'objet sera en chute libre et nous verrons ce que cela implique au niveau du contrôle moteur. Un aspect intéressant de ce type de protocole est que le système nerveux doit décider rapidement des stratégies à adopter compte tenu du temps dont il dispose pour réaliser la capture. Ceci nous permet donc d'explorer les capacités d'anticipation du système dans ce genre de tâches.

Enfin, dans une dernière partie (Chapitre V : Discussion générale), nous mettrons en avant notre contribution à la compréhension des mécanismes de l'anticipation et à la façon dont le contexte peut influencer ceux-ci.

# Chapitre 2

## Eléments théoriques relatifs à l'étude de l'anticipation



## II. Éléments théoriques relatifs à l'étude de l'anticipation

---

« *L'action est la négation de tous les possibles moins un* ».  
É. Herriot (1872-1957)

### *II.1. Introduction de l'anticipation dans le contrôle moteur*

Les deux conceptions, qui alimentent encore aujourd'hui les débats, fondent leur approche sur deux modes de contrôle différents :

- la première considère que le mouvement est essentiellement dû à la mise en jeu d'un système à programmation centrale, c'est-à-dire fonctionnant en boucle ouverte : le contrôle **proactif** ;
- la seconde avance que le contrôle moteur relève principalement de l'activation d'un système de régulations rétroactives, c'est-à-dire fonctionnant en boucle fermée : le contrôle **rétroactif**.

Pour rendre compte de ces possibilités, Paillard (1990) a proposé d'ajouter à ces deux modalités de contrôle moteur, des mécanismes de fonctionnement. Ils peuvent être soit *réactifs* lors du contrôle rétroactif, soit *prédictifs* ou *prospectifs* dans le contrôle proactif. Ainsi, le contrôle moteur peut varier en fonction de la tâche, du temps dont on dispose pour la réaliser, de sa complexité et de l'influence de l'environnement au cours de sa réalisation, offrant ainsi un large choix de possibilités pour agir de façon optimale.

Même si des observations ou expériences considérées aujourd'hui comme classiques, viennent appuyer les arguments de l'une ou l'autre des conceptions du contrôle moteur, aucune n'a réellement fait pencher la balance en sa faveur. Cela peut parfaitement s'expliquer : dès que

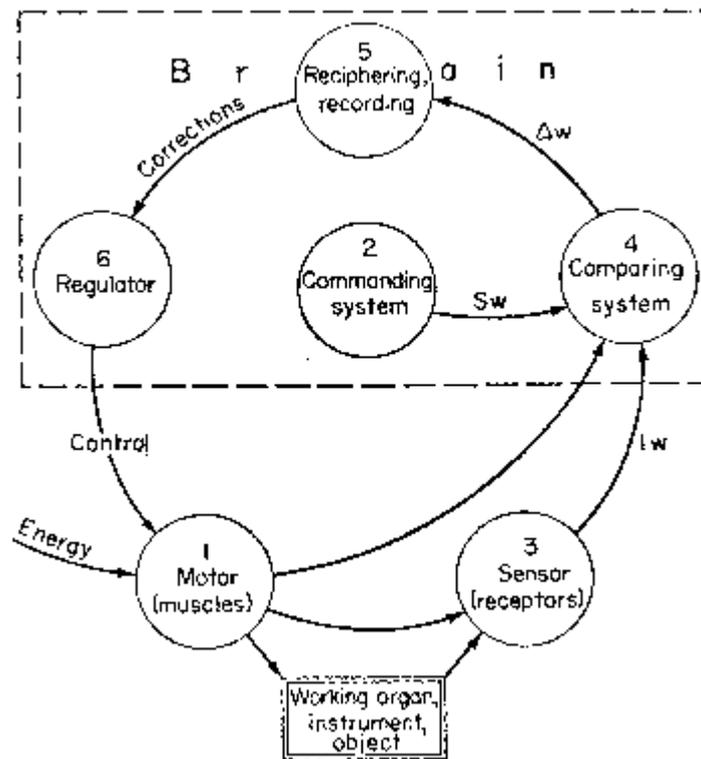
l'on s'intéresse aux actes moteurs, il s'avère très difficile de rendre compte avec un modèle théorique unique de l'ensemble des actions motrices dont nous sommes capables. Ce modèle serait tout au plus applicable à une certaine catégorie de mouvements. Nous allons voir que des tentatives intéressantes ont été faites pour proposer ce modèle global de la performance humaine.

### **II.1.1. Modèle de Bernstein**

La relecture de Bernstein (Bernstein, 1999 ; Feigenberg & Meijer, 1999) peut nous éclairer quant aux difficultés rencontrées pour élaborer cette théorie explicative de l'ensemble des catégories d'actes moteurs. Il rompt avec les conceptions antithétiques exposées plus haut pour se placer à un niveau d'analyse supérieur. Sa théorie se distingue des autres en ce sens qu'elle vise à présenter « *le cadre de référence invariant utilisé pour l'organisation de l'action avec un modèle du futur élaboré qui réduit l'incertitude et prend en compte la variabilité du contexte aussi bien que la multiplicité potentielle des stratégies d'action* » (Requin, In Whiting, 1984, p. 488). Sans avoir eu connaissance des philosophes et psychologues de « l'Ouest », il les rejoint dans cette approche qui consiste à considérer le **but à atteindre** comme **élément central de nos actions motrices**.

Il expose son point de vue de la façon suivante : « *Nous ne pouvons supposer que les commandes efférentes soient un déterminant standard [de l'élaboration des actes moteurs]. Ces commandes sont émises dans un système impliquant au moins deux types de forces indépendantes (...), elles agissent sur un organe le long d'une musculature non rigide, et elles doivent aussi varier entre des limites très larges afin de s'accommoder aux signaux arrivant des organes sensoriels. Les signaux afférents ne peuvent pas non plus agir comme des déterminants standards, parce que les signaux, qui donnent le degré de concordance ou de discordance entre le mouvement et ses effets, peuvent être aussi variables que les indications qui les provoquent, et, plus important, l'information qu'ils contiennent est une description de " ce qui est " et non de " ce peut être fait ". Les mécanismes cérébraux par lesquels les signaux du déroulement d'un mouvement donné, sont codés et décodés, et le degré de correspondance entre les commandes émises et l'action du bon muscle au bon moment, ne peuvent pas non plus être choisis pour remplir ce rôle, parce qu'ils sont nécessairement aussi variables et non-standards que les codes qu'ils transforment* » (Bernstein, In Whiting, 1984, p. 445).

Sa formalisation du système de contrôle moteur en boucle fermée (**Figure II-1**) prend en considération tant les informations issues du système moteur lui-même que celles issues de l'environnement. Dans ce contexte théorique, toute action motrice est essentiellement une réponse à un « *problème moteur* » où sujet et environnement sont en étroite interaction ; quelle que soit notre action, elle a toujours un effet sur notre environnement. Cet effet peut se matérialiser par un changement de notre configuration corporelle, donc de la position de nos segments corporels par rapport à l'environnement, ou par un changement de la position d'un objet par rapport à ce même environnement et/ou par rapport à nous-même. Selon Bernstein, c'est la formation et la représentation de ce « *problème moteur* » qui doit être considérée comme le « *déterminant standard* » à la base de la programmation des actions motrices, de leur réalisation et de leur correction par l'intermédiaire de rétroactions. Ce « *problème moteur* » agit en quelque sorte comme un guide dans l'élaboration de l'action motrice.



**Figure II-1. Modèle du contrôle moteur de Bernstein (1957, In Whiting, 1984).** Il se compose des éléments suivants : 1) l'*effecteur* qui produit une réponse motrice en fonction de paramètres préalablement fournis ; 2) le *contrôleur* qui définit la valeur à atteindre ( $S_w$ ), c'est-à-dire le paramètre réglé du système ; 3) le *récepteur* représentant le capteur mesurant l'information sensorielle et fournissant la variable de sortie ou valeur actuelle ( $I_w$ ) produite par le système ; 4) un *comparateur* établissant une différence entre la valeur à atteindre et la valeur actuelle ( $\Delta w$ ), et par-là même la direction de l'erreur produite par le système si elle existe ; 5) un *codeur* transformant le signal d'erreur en commandes correctrices ; 6) le *régulateur* assurant le contrôle du fonctionnement de l'effecteur en se fondant sur les spécifications des paramètres.

Bernstein introduit une relation entre signaux afférents et commandes efférentes. Il est en effet difficile de concevoir que l'anticipation puisse se faire sans partir d'un quelconque substrat informationnel. Le cerveau doit prendre en compte tant les **informations sensorielles** issues des différents récepteurs disséminés dans toutes les parties de notre corps, qui le renseignent sur l'« état » du système à un moment donné, que les **contraintes biomécaniques** inhérentes à la mobilisation des différents segments nécessaires à la réalisation de ce mouvement. Chacun de ces segments possède des caractéristiques qui lui sont propres : longueur, masse, inertie, moment d'inertie. Ces caractéristiques représentent des contraintes internes. Mais il existe d'autres **contraintes liées au milieu extérieur**, comme la gravité par exemple, dont le cerveau doit tenir compte dès lors qu'il entreprend la réalisation d'un mouvement. À cela s'ajoutent les **contraintes temporelles** liées aux délais de transmission des informations sensorielles spécifiques à chaque récepteur, voire à l'utilisation conjointe d'un ensemble de récepteurs aux caractéristiques différentes. Autant de raisons pour **anticiper les conséquences de nos actions** et mieux les préparer.

Dans la mesure où le cerveau reçoit en permanence différents types d'information, il va pouvoir optimiser son action en utilisant une construction active du monde qui l'entoure, plus économique et plus globale que la simple juxtaposition de ses éléments constitutifs, à savoir un **modèle**. Ce dernier « *est une unité coalescente indivisible de processus et de mécanismes transformant l'information reçue, qui change constamment sans perdre sa continuité ou son unité, et oriente le déroulement du comportement actif de l'organisme.* » (Bernstein, In Whiting, 1984, p. 455). Il est remarquable de retrouver chez Piaget (1971) les mêmes idées exprimées en terme d'« *intelligence opérationnelle* » alors que leurs préoccupations théoriques sont assez éloignées. Pour le psychologue suisse, l'image mentale d'un mouvement est une forme d'imitation intériorisée qui désigne plus l'activité représentative (la création d'un modèle) que l'objet de cette représentation. Ces images mentales peuvent être soit **reproductrices** et représenter des faits déjà vus, soit **anticipatrices** et évoquer des événements encore inconnus.

Le modèle réunissant les trois premiers types d'information (sensoriel, mécanique et environnemental) constitue le « *modèle passé-présent* ». C'est à partir de celui-ci que le sujet va pouvoir élaborer une solution liée au problème moteur auquel il est confronté. La planification de l'acte moteur va consister à prévoir « *ce qui peut être fait* », se projeter en quelque sorte dans le futur pour l'extrapoler et élaborer un « *modèle du futur* ». En d'autres termes, pour anticiper, le cerveau a besoin de deux catégories opposées de modélisation du monde perçu : le « *modèle*

*du passé-présent* », c'est-à-dire ce qui est arrivé ou est en train d'arriver, et un « *modèle du futur* ». Ce dernier est directement issu du premier. Néanmoins, il s'en distingue du premier par sa nature **probabiliste**. En effet, si l'on se réfère à la Théorie de l'information (Shannon & Weaver, 1975) et aux principes de la thermodynamique appliquée aux systèmes ouverts (Tonnelat, 1978), la simulation d'une action par le cerveau dans le but d'en anticiper son résultat (Berthoz, 1997) va permettre d'explorer les éventualités qui s'offrent à lui afin de diminuer l'incertitude et donc diminuer l'entropie ou, ce qui revient au même augmenter la « négentropie », relative à cette action. Cela revient à diminuer le choix des possibles pour tendre vers une solution optimale, à savoir : l'état d'équilibre du système sujet-environnement qui sera le plus probable. Dans ce cas, « *chaque perception présente est, en un sens, le futur anticipé d'une expérience passée* » (Ittelson, 1960, p. 35) dans la mesure où elle implique l'interaction passé-futur-présent.

Toute information supplémentaire pouvant aider le cerveau à structurer son environnement, ou mieux, toute régularité de l'environnement permettant d'améliorer le modèle quantitativement (c'est-à-dire plus économique) et qualitativement (c'est-à-dire plus significatif), va également augmenter la négentropie du système (ou, ce qui revient au même, diminuer la quantité d'informations non significatives). Bernstein fait une analogie entre cette introduction d'information additionnelle et l'action d'une enzyme : par sa présence, elle facilite les interactions entre les composants en augmentant leur probabilité d'entrer en contact, accélérant ainsi les processus chimiques. En d'autres termes, elle diminue l'énergie d'activation d'une réaction chimique, c'est-à-dire l'énergie qu'il aurait fallu lui apporter pour qu'elle se déclenche toute seule. Ainsi, une information donnée préalablement permet de lancer une action en facilitant le choix de telle ou telle stratégie par rapport à telle autre ; l'effet mesurable est par exemple une diminution du temps de réaction du sujet, comme cela a été démontré expérimentalement par Posner et ses collaborateurs (Posner *et al.*, 1978, 1980).

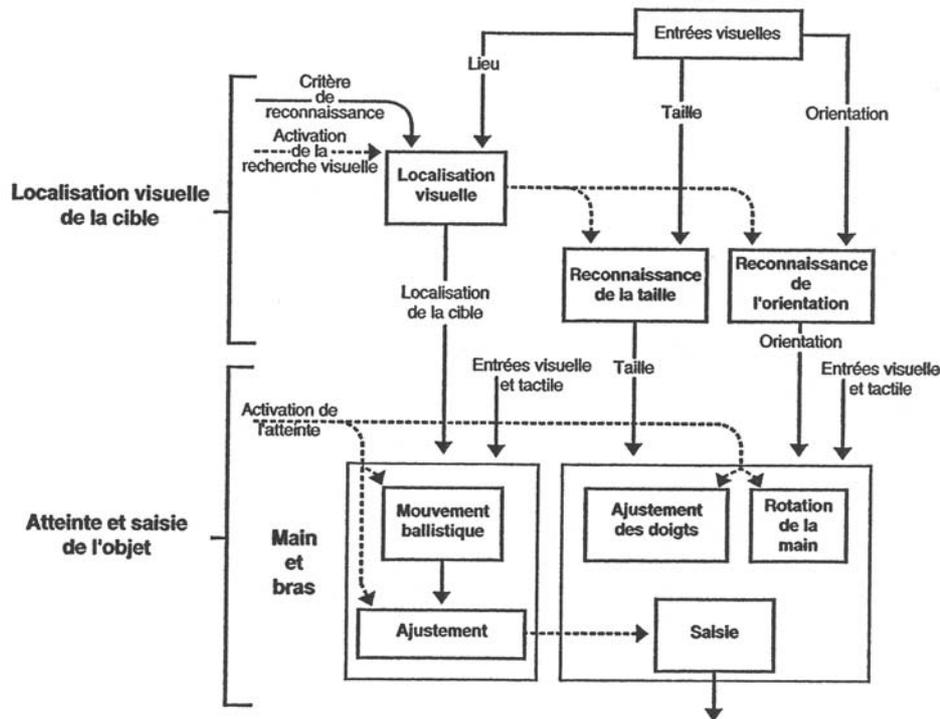
### **II.1.2. Modèle de Arbib**

La théorie de Arbib (Arbib, 1975, 1981) est très similaire à celle que nous développerons dans le paragraphe suivant. Elle propose que la modélisation dont fait état Bernstein se fasse par segmentation de l'action en différents schémas ou unités. Pour lui, le cerveau construirait un modèle interne de l'environnement constitué d'unités perceptives ou **schémas perceptifs**,

correspondant à un élément ou une classe d'éléments de l'environnement avec lequel (laquelle) le sujet est susceptible d'interagir. La construction de ces schémas fait intervenir les différentes modalités sensorielles ainsi que les systèmes de référence à partir desquels ces informations sont codées et utilisées par le SNC. Les **schémas moteurs** correspondraient, quant à eux, à des systèmes de commande adaptables aux conditions dans lesquelles s'exécute le mouvement.

Ces deux schémas seraient, au final, supervisés par un **système de commande** permettant de les comparer, grâce à une **valeur de référence** qui serait fonction de l'objectif à atteindre.

Arbib stipule que les schémas moteurs constituant la commande sont distribués au travers des structures cérébrales et sont, par-là même, mobilisés en parallèle.



**Figure II-2. Programme de contrôle coordonné pour la saisie.** Exemple de décomposition d'une tâche en unités perceptives spécialisées dans l'une des phases du mouvement de saisie d'un objet. (D'après Arbib, 1981 In Berthoz 1997, p. 121).

### II.1.3. Modèle de Schmidt

La théorie de Schmidt fait suite à celles développées par certains scientifiques soucieux eux-aussi de proposer un modèle cohérent du contrôle moteur (Adams, 1971 ; Laszlo &

Bairstow, 1971), tout en essayant de prendre en compte une grande gamme de vitesse de mouvements.

Dans ses développements les plus récents, la « théorie du schéma » de Schmidt (1975, 1988, 1993) essaie de mettre en avant cette capacité du système nerveux de produire, à l'avance, une réponse appropriée au problème moteur rencontré et donne ainsi la primauté aux structures centrales sur les structures périphériques. Tout en étant proche de celui de Bernstein (1957), sa théorie met en avant les capacités de **mémorisation** du cerveau dans la production des différents types de mouvements au sein d'une action programmée.

La notion de « schéma » (ou schème) renvoie à un concept que Evans (1967) définit de la façon suivante : « *un schéma est la caractéristique d'une population déterminée d'objets, et se compose d'un ensemble de règles qui servent d'instructions dans la production d'un prototype de la population* ». En d'autres termes, le schéma correspond à l'ensemble des règles qui nous permettent de déterminer si l'ensemble des stimuli que nous appréhendons peut être classé dans telle ou telle catégorie.

La construction du schéma de Schmidt se fait par abstraction et mémorisation d'un ensemble de stimuli issus de quatre sources distinctes (**Figure II-3**) :

1. Les **conditions initiales** préalables à l'action fournies par la proprioception et la vision ; elles concernent tant le sujet que l'environnement dans lequel va se dérouler l'action.
2. Les **spécifications des réponses antérieures** qui correspondent à des programmes moteurs généralisés.
3. Les **conséquences sensorielles antérieures** produites par la réponse.
4. Le **résultat actuel** de l'action.

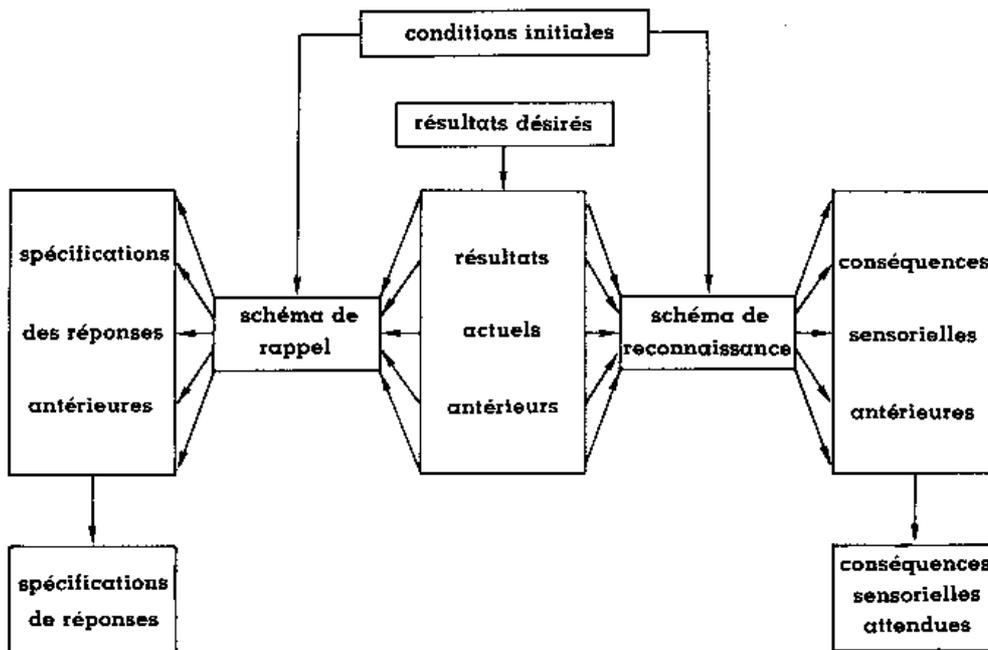
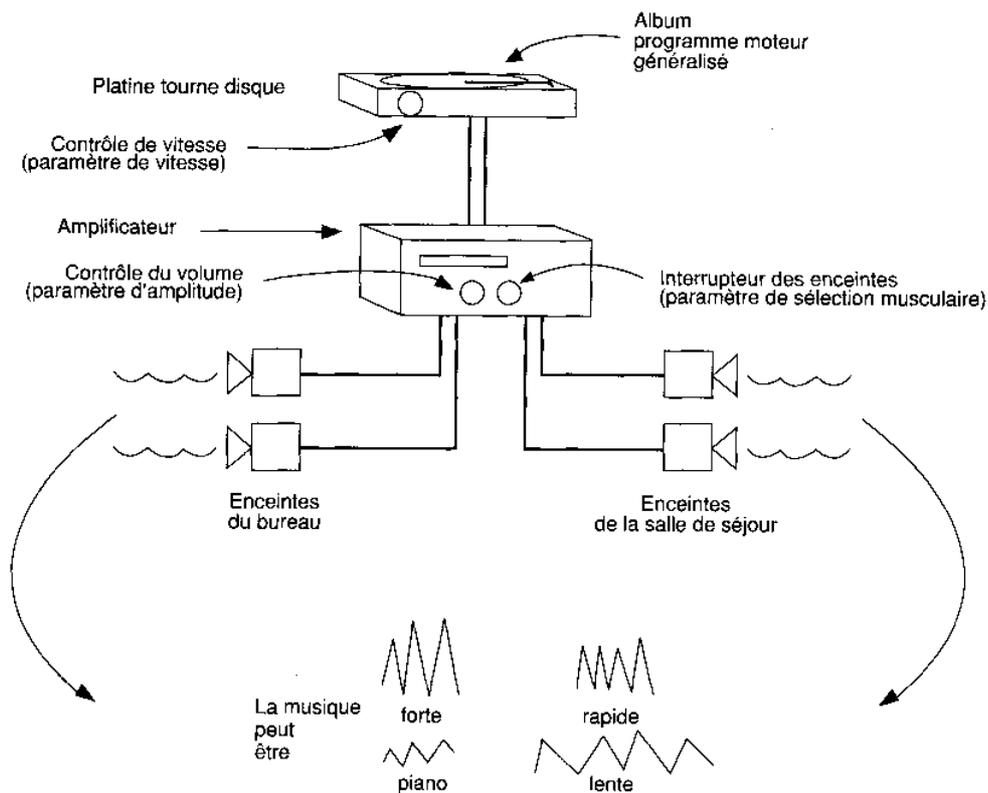


Figure II-3. **Modèle théorique de Schmidt (1975)**. Constitution des schémas de rappel et de reconnaissance. La partie centrale-gauche est utilisée pour produire les programmes moteurs généralisés et la partie centrale-droite est dédiée à la production d'une prédiction sur les conséquences du mouvement. (Explication des composantes dans le texte).

La mémorisation de ces informations se fait de deux façons :

- par un **schéma d'évocation ou de rappel** permettant la production de mouvements et fonctionnant grâce à la mise en relation des conditions initiales, des spécifications de réponses passées et des résultats actuels ; une fois stocké, ce schéma pourrait, à partir d'une catégorie de conditions initiales et de résultats désirés, fournir les spécifications de réponses correspondantes. En d'autres termes, connaissant les résultats obtenus pour tel mouvement dans telle condition, le sujet peut produire une réponse permettant d'atteindre le résultat attendu. Ce schéma serait mis à contribution pour la réalisation de mouvements rapides.
- par un **schéma de reconnaissance** dont l'objectif serait de faire des estimations sur les conséquences sensorielles des réponses susceptibles d'être produites par tel ou tel résultat à partir des conditions initiales, des conséquences sensorielles passées et des résultats actuels. En d'autres termes, ces trois sources d'information donnent au sujet la possibilité d'évaluer les conséquences sensorielles d'une catégorie de réponses permettant d'atteindre le résultat escompté. Cela correspond à produire un signal d'erreur qui servira à faire des corrections ultérieures dans le cadre soit d'un mouvement lent, soit d'un nouveau mouvement.

L'avantage du concept de schéma est qu'il permet un gain considérable au niveau de la mémorisation des spécifications des réponses, en construisant des « *programmes moteurs généralisés* » (Schmidt *et al.*, 1988) à partir d'une série de règles génératrices. En faisant une analogie avec les anciens enregistrements phonographiques (**Figure II-4**), Schmidt (1993) explique en quoi consiste le schéma, comment il se construit, comment émergent les programmes moteurs généralisés et comment le schéma peut être utilisé par la suite dans une nouvelle situation. Imaginons qu'un sportif s'entraîne à lancer une balle sur des cibles situées à une distance comprise entre 10 et 30 m. À chaque lancer, le même programme moteur généralisé sera utilisé. Le cerveau change seulement les paramètres de force et de vitesse pour que la balle parcoure une distance donnée. En représentant sur un graphe la relation [distance - paramètres modulés], on s'aperçoit qu'une droite relie approximativement les distances où les balles ont atterri. Cette droite représente le schéma, c'est-à-dire ce qui caractérise la relation entre les distances atteintes et la modulation des paramètres du programme moteur généralisé utilisé. Ce schéma est réactualisé et se peaufine avec la pratique.



**Figure II-4. Analogie entre l'enregistrement phonographique et le programme moteur généralisé d'après Schmidt (1993).** Le programme (disque) possède une structure fixe, qui peut être modifiée à la sortie par le contrôle de la vitesse (paramètre vitesse), le contrôle du volume (paramètre d'amplitude), et l'interrupteur des enceintes (paramètres de sélection musculaire).

Partant de là, un lancer à 15 mètres ne sera pas vraiment une situation nouvelle car il fait partie du répertoire acquis au préalable et ne nécessitera que l'**ajustement des paramètres du programme**, ajustement qui donnera la bonne réponse d'autant plus rapidement que le schéma sera robuste et stable (schéma de rappel). Par contre, si le lancer doit se faire à 40 mètres, le sujet va devoir extrapoler (donc prédire) les paramètres du programme permettant de lancer à cette nouvelle distance. L'utilisation du schéma se fera, durant le stade de programmation de la réponse, par une **estimation des valeurs des paramètres du programme les mieux adaptées** à la réalisation de cette tâche (schéma de reconnaissance). Une fois le premier essai réalisé, un ajustement du programme pourra être opéré pour s'approcher le plus possible de la distance requise. Sans avoir à lancer une balle à une telle distance, le sujet est néanmoins capable de produire une réponse qui s'en rapproche à partir d'une estimation faite grâce au schéma.

Une illustration de ces concepts pourrait être fournie par l'écriture. Lorsque nous écrivons une lettre plus grande, nous programmons une vitesse supérieure et non une durée supérieure ; ce principe d'*isochronie* (Fitts, 1954 ; Viviani, 1981) tient au fait que, pour effectuer un mouvement précis dont l'amplitude varie, la durée de mouvement est une fonction logarithmique de son amplitude. Comme l'ont montré Viviani et Terzuolo (Viviani & Terzuolo, 1980), il existe deux autres principes qui régissent cette isochronie et la vitesse d'écriture. La première est une *invariance homothétique spatiale* dans la production de lettre de taille différente. Ce ne serait donc pas le mouvement de l'écriture de telle ou telle lettre qui serait appris mais plutôt l'interaction complexe entre les parties de la lettre. Par ailleurs, l'*invariance homothétique temporelle* indique que l'écriture d'un même mot de taille constante à des vitesses différentes entraîne une variation de la durée de l'écriture de chaque partie du mot proportionnelle au temps total mis pour écrire ce mot. Autrement dit, nous n'accélérons ni ne ralentissons l'écriture d'une partie ou l'autre d'un mot, mais chacune d'entre elles, proportionnellement à l'ensemble.

#### **II.1.4. Modèle de Droulez et collaborateurs**

Droulez et coll. (1985, 1986) ont proposé un modèle basé sur le concept de « *mémoire dynamique* » (pour une description détaillée, voir Droulez & Berthoz, 1990). Cette mémoire est une sorte de carte neuronale dont l'architecture est proche de celles décrites pour les cartes sensori-motrices (Droulez & Berthoz, 1991) mais dont les neurones renferment certaines des propriétés de l'environnement et des objets qui nous entourent. Ce modèle fonctionne selon **deux modes** mobilisés en parallèle. Le premier, nommé « *conservatif* », fonctionne selon le principe

de rétroaction, en maintenant certaines variables dans une certaine marge fixée par les conditions dans lesquelles va se dérouler l'action motrice. Partant de là, ce mode va mettre en relation les informations issues des capteurs sensoriels et les commandes motrices. Ce mode correspond au « contrôleur » du modèle de Bernstein. Le second, appelé « *projectif* », utilise les cartes internes à partir desquelles il peut simuler le mouvement sans l'exécuter, c'est-à-dire sans utiliser les entrées sensorielles ou exécuter une commande motrice, et renvoie à la notion de « modèle du futur » proposée, elle aussi, par Bernstein.

A la suite des idées avancées par Droulez et coll. concernant la « *mémoire dynamique* », certains auteurs ont émis l'idée que certaines parties du cerveau coderaient des « erreurs motrices dynamiques », comme par exemple, le colliculus supérieur qui semble coder l'erreur instantanée entre la direction du regard et la direction d'une cible (Klam *et al.*, 2001 ; Waitzman *et al.*, 1988).

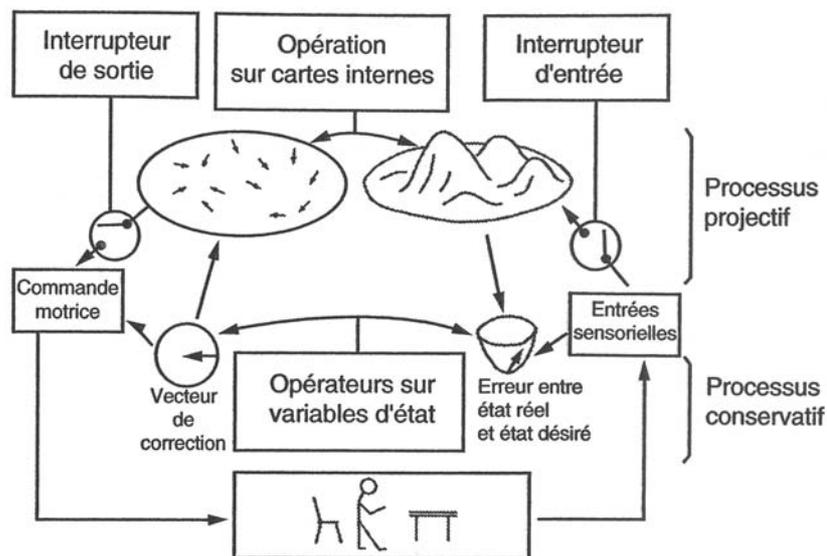


Figure II-5. Modèle de Droulez et collaborateurs (d'après Berthoz, 1996, p. 29)  
(Commentaires dans le texte).

### **II.1.5. Validité de ces concepts par l'expérimentation directe sur le cerveau**

Plusieurs aspects de ces différents modèles semblent avoir reçu certaines confirmations grâce à l'utilisation de l'imagerie cérébrale voire la production de modèles.

- la segmentation proposée par Arbib semble effective au niveau de l'activité cérébrale (Grafton *et al.*, 1996a, 1996b ; Schweighofer *et al.*, 1998a, 1998b).
- la présence de structures codant les conséquences sensorielles de nos actions semble également exister et a été récemment illustrée par des données recueillies chez le singe (Robertson & Miall, 1997), en neurophysiologie et en imagerie cérébrale. Ces structures montrent que certains neurones pourraient être le substrat neuronal codant les conséquences sensorielles de nos mouvements. Ces neurones situés dans le cervelet fourniraient des estimations prédictives basées sur les copies efférentes et les commandes motrices (Miall & Wolpert, 1993). Le cervelet pourrait alors opérer comme modèle proactif du système moteur rendant possible l'anticipation des conséquences de nos actions pour mieux les coordonner, en donnant accès au système moteur à un signal rétroactif interne permettant un control rapide et précis malgré les délais des boucles de rétroaction (Miall, 1998 ; Miall *et al.*, 2001).
- d'autres données, obtenues chez l'homme (psychophysique et imagerie cérébrale) (Blakemore *et al.*, 1998, 1999a), semblent corroborer le fait que l'on prenne en compte les conséquences de nos actions, tout en démontrant que détection des stimuli attendus et détection des conséquences de nos actions seraient des processus fonctionnellement distincts se déroulant dans des régions corticales elles aussi séparées.

## ***II.2. Informations sensorielles pour l'action et l'anticipation***

Nous venons de passer en revue un certain nombre de modèles de la littérature dont l'objectif est de proposer une conception du contrôle moteur qui se rapproche au mieux de ce que l'on connaît des capacités étonnantes du SNC, dans l'apprentissage, dans l'adaptation à un nouvel environnement ou dans la capacité d'innovation face à de nouvelles contraintes.

Resituons nous par rapport aux deux paradigmes que nous allons présenter plus loin.

Pour nous déplacer dans notre environnement ou capturer un objet, nous utilisons en priorité les informations visuelles soit pour repérer le lieu de destination et/ou les obstacles entre nous et cette destination, soit pour estimer la trajectoire de l'objet qui arrive vers nous afin de décider s'il peut être attrapé et éventuellement déclencher le processus de la capture. Mais les informations visuelles ne sont pas les seules utilisées avant de s'engager dans l'action. Un flux incessant d'informations en provenance des capteurs proprioceptifs et vestibulaires permettent au SNC de faire, en permanence, une sorte d'« état des lieux » sur lequel il peut s'appuyer pour prendre des décisions ou évaluer les réponses possibles face à un problème moteur.

Par exemple, lorsque nous nous levons la nuit, nous sommes capables de nous déplacer sans avoir à allumer la lumière. Nous utilisons alors notre mémoire spatiale pour nous rappeler la place des objets dans la pièce et les informations proprioceptives et vestibulaires pour réactualiser cette représentation au fur et à mesure que nous avançons. De même, nous invitons le lecteur à faire l'expérience suivante. Demandez à quelqu'un de votre entourage de fermer les yeux et dites-lui de lever son bras (n'importe lequel) sur le côté à 90°, puis 45° et enfin à 120°. Vous remarquerez que la personne sera parfaitement capable de faire ce mouvement avec une assez bonne précision. De même, des mouvements cycliques ne sont jamais répétés de façon exacte d'un cycle à l'autre : il subsiste toujours une petite variation spatiale dans les trajectoires (Abend *et al.*, 1982 ; Bernstein, 1967). Des ajustements sont donc nécessaires pour que l'objectif soit atteint à chaque fois avec une marge d'erreur la plus petite possible (par exemple, frapper la tête d'un clou avec un marteau).

Si l'on se place dans l'optique de Bernstein, le contrôle de ces mouvements nécessite deux types d'informations : celles issues de la **commande motrice** elle-même et celles émanant du **mouvement**, et dont la comparaison permet de faire des corrections. Ce deuxième type d'information est issu des récepteurs sensoriels répartis dans notre corps et dont les afférences

sont regroupées sous le terme de proprioception. Les informations vestibulaires et visuelles complètent l'arsenal kinesthésique.

Ces informations sont également utilisées par le cerveau pour construire des modèles du corps et de l'espace qui l'entoure, afin de faciliter le traitement de l'information dans son ensemble. De plus, à plusieurs niveaux de ce traitement, l'information est codée par rapport à un référentiel local qui facilite son intégration dans le flux informationnel et son analyse, mais également le contrôle du mouvement. Ces référentiels sont importants car ils participent à la résolution d'un problème lié au contrôle d'un système poly-articulé, déjà souligné par Bernstein dès 1940 lors de ses études sur la locomotion : la **contrôlabilité de nos mouvements**, c'est-à-dire la coordination de nos mouvements par la maîtrise des degrés de liberté.

Par conséquent, tout mouvement intentionnel implique par essence l'utilisation d'informations multi-sensorielles. Une pondération (prévalence de l'une par rapport aux autres) peut se faire selon le contexte dans lequel elles sont utilisées. C'est pourquoi il nous semble important de préciser les caractéristiques de chacun de ces récepteurs ainsi que le type d'information qu'ils codent afin de mieux comprendre comment ils participent et coopèrent au contrôle moteur d'une façon spécifique, par rapport à l'objectif d'une action.

### **II.2.1. Informations proprioceptives**

Les différents capteurs possèdent leur propre fréquence de fonctionnement ce qui fait qu'ils vont donner des informations dans différentes gammes de vitesse de mouvement (allant de l'immobilité aux vitesses maximales de mouvement). Leur principal intérêt est de fournir au cerveau des informations par rapport à notre propre corps et notamment aux positions de nos segments les uns par rapport aux autres mais aussi par rapport à notre environnement. Elles informent tant sur l'état du système *avant* toute action que sur son état *pendant ou après* un mouvement, notamment pour spécifier le résultat de l'action comme nous l'avons mentionné plus haut. Elles servent en particulier à spécifier et/ou modifier les commandes émises par les centres de contrôle spinaux et supra-spinaux.

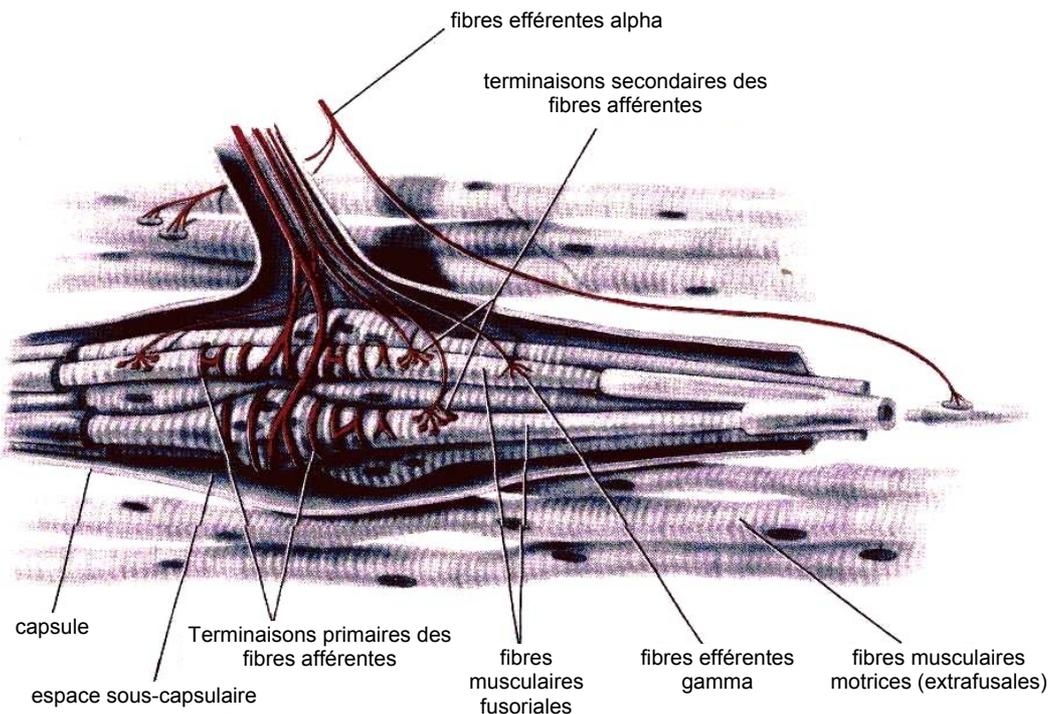
Les récepteurs sensoriels impliqués dans la proprioception sont essentiellement des mécanorécepteurs, c'est-à-dire qu'ils mesurent des grandeurs mécaniques spécifiques (déplacement, vitesse, accélération, pression). D'autre part, ils fournissent non pas une mesure

directe de cette grandeur mais plutôt une dérivée de premier ou second ordre de celle-ci (Berthoz, 1978). L'avantage de cette valeur dérivée est qu'elle varie plus rapidement que la valeur initiale : elle est en avance de phase et permet donc d'avoir l'information plus rapidement. Ce point est crucial en ce qui concerne les possibilités d'anticipation du cerveau, notamment celles relatives à la prédiction de la grandeur elle-même à un moment donné ultérieur comme c'est le cas dans les mouvements oculaires ou le contrôle postural (Berthoz, 1997).

Nous conseillons la lecture de la revue de Gandevia et Burke (1992) qui détaillent les différents récepteurs proprioceptifs et exposent la façon dont le SNC les utilise. Nous complétons celle-ci par quelques publications récentes qui apportent des informations supplémentaires concernant l'implication de la proprioception dans le contrôle moteur lié à l'anticipation.

#### *II.2.1.1. Fuseaux neuromusculaires*

Les fuseaux neuromusculaires sont d'une extrême complexité comparés aux autres récepteurs proprioceptifs. Leur nombre varie d'un muscle à l'autre. Ils se trouvent essentiellement dans la partie centrale du muscle et sont disposés selon une direction parallèle à celle des fibres musculaires (Matthews, 1972). Ils renferment un ensemble de fibres musculaires spéciales : les fibres musculaires sensibles ou intrafusales, plus courtes et plus fines que les autres fibres du muscle qualifiées de motrices ou extrafusales. Chaque fibre musculaire intrafusale possède une région équatoriale enfermant des noyaux, mais dépourvue de filaments contractiles, et une région polaire ne contenant que des filaments contractiles (**Figure II-6**).



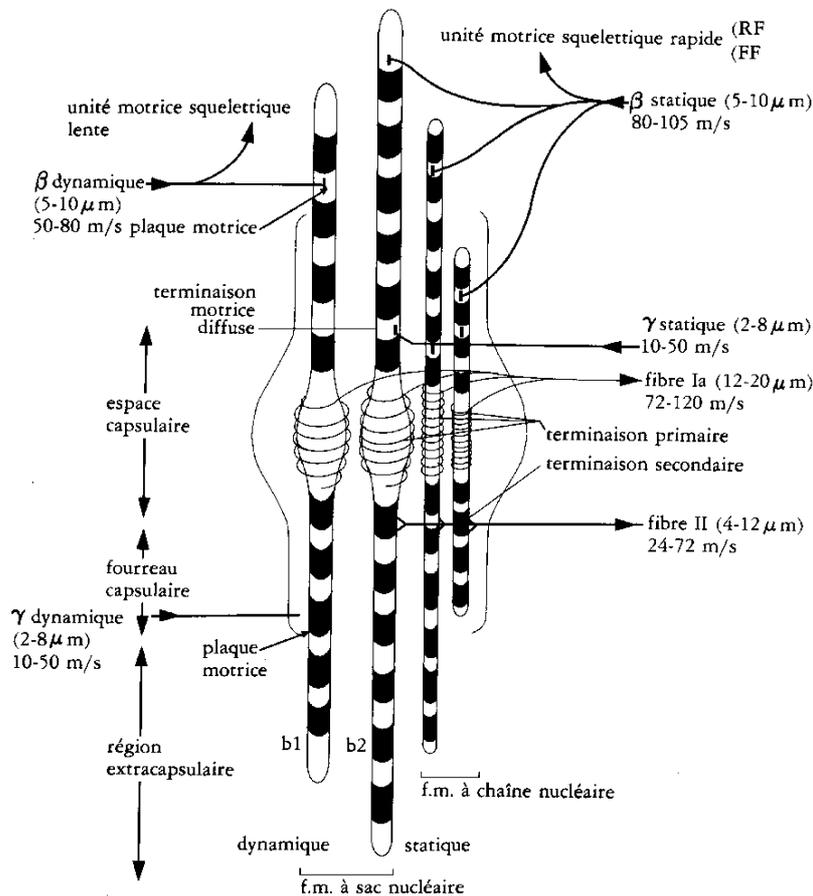
**Figure II-6. Les deux types de fibres musculaires (D'après Wilmore et Costill, 1994).**

Il existe deux types de fibres musculaires intrafusales : les plus grosses et les plus longues ont une accumulation de noyaux dans la région équatoriale ce qui leur a valu la dénomination de fibres musculaires intrafusales à sac nucléaire (2 à 3 par fuseau) ; les autres, beaucoup plus petites et fines, contiennent un alignement de noyaux, d'où le nom de fibres musculaires intrafusales à chaîne nucléaire (4 à 6 par fuseau). Il existe deux sous-types dans chacune de ces catégories (**Figure II-7**).

Chaque fibre musculaire intrafusale reçoit une innervation motrice spécifique (motoneurone  $\gamma$ ) et une innervation commune avec les autres fibres (motoneurone  $\beta$ ) ; cette dernière leur permet de se contracter en même temps que les fibres extrafusales. Les motoneurones  $\gamma$  dynamiques innervent un seul type de fibres musculaires intrafusales : les fibres à sac b1. Les motoneurones  $\gamma$  statiques innervent soit les fibres intrafusales à sac b2, soit les fibres intrafusales à chaîne, soit les deux à la fois (**Figure II-7**).

Les terminaisons afférentes sont soit primaires (Ia), soit secondaires (II). Les terminaisons Ia prennent leur origine sur la région équatoriale de chaque fibre musculaire intrafusale et se distinguent par leur forme spiralée, alors que les terminaisons II sont dans des régions juxta-équatoriales et proviennent essentiellement des fibres musculaires intrafusales à chaîne. Les

terminaisons primaires et secondaires sont activées dès que la région équatoriale est allongée soit par la contraction de la région polaire des fibres musculaires intrafusales, soit par l'étirement des fibres musculaires extrafusales (**Figure II-7**). Les réponses primaires à ce stimulus se distinguent quelque peu des réponses secondaires.



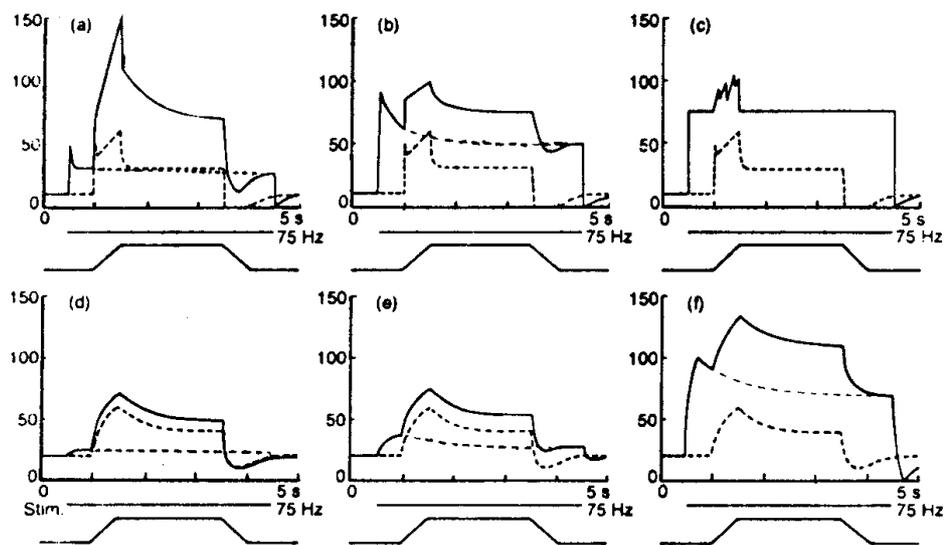
**Figure II-7 : Le fuseau neuromusculaire (d'après Boyd, 1981, In Rigal 1985)**

Cette propriété est importante car les fuseaux neuromusculaires détectent les **changements de longueur du muscle** mobilisé de façon passive ou active (Al-Falahe *et al.*, 1990) à la fois en **amplitude** (terminaisons II et sous certaines conditions les terminaisons Ia, avec une meilleure correspondance entre déplacement et fréquence de décharge pour les terminaisons II) et en **vitesse** (terminaisons Ia dont la réponse est plus importante pendant le mouvement ; leur sensibilité est plus élevée pour les vitesses les plus faibles comparée aux terminaisons II (Matthews, 1972).

Ces propriétés mécaniques en font des **filtres passe-haut** qui pourraient compenser celles des muscles striés assimilées à filtres passe-bas (Terzuolo & Poppele, 1968). « Cette

combinaison de la sensibilité dynamique des récepteurs compensant les propriétés viscoélastiques des muscles assurerait une efficacité constante du réflexe myotatique » dans les bandes de fréquences des mouvements habituels (qui se situent entre 0 et 10Hz) (Berthoz, 1978).

Les innervations  $\gamma$  dynamiques, qui stimulent les fibres musculaires intrafusales dynamiques (fibres à sac b1), vont moduler les réponses des terminaisons Ia en les rendant plus sensibles aux vitesses de changement de longueur. L'excitation des motoneurons  $\gamma$  statiques entraîne à l'opposée une diminution de la sensibilité des terminaisons Ia aux variations de longueur ou de vitesse d'étirement et une moindre sensibilité des terminaisons II aux changements de longueur. Par contre, au repos, la fréquence de décharge des terminaisons Ia est augmentée, atténuant ainsi les variations de longueur ; ceci entraîne une diminution de sensibilité des fuseaux neuromusculaires à ces mêmes variations. Ces modulations liées à la stimulation des motoneurons  $\gamma$  statiques et dynamiques permet d'accroître l'activité tonique musculaire afin d'augmenter la résistance du muscle à l'étirement ou de favoriser une réponse phasique à tout changement de longueur (Gandevia & Burke, 1992 ; Prochazka, 1989) (**Figure II-8**).



**Figure II-8. Terminaisons primaires et secondaires du fuseau neuromusculaire (d'après Boyd, 1981, In Rigal 1985).** Effet d'un étirement en rampe maintenu (graphique longueur) sur la fréquence de décharge afférente de récepteurs primaires (a-c) ou secondaires (d-f) pendant la stimulation répétée (75 Hz) d'un axone fusimoteur allant aux différentes fibres intrafusales au cours de la période de temps qui figure en abscisse.

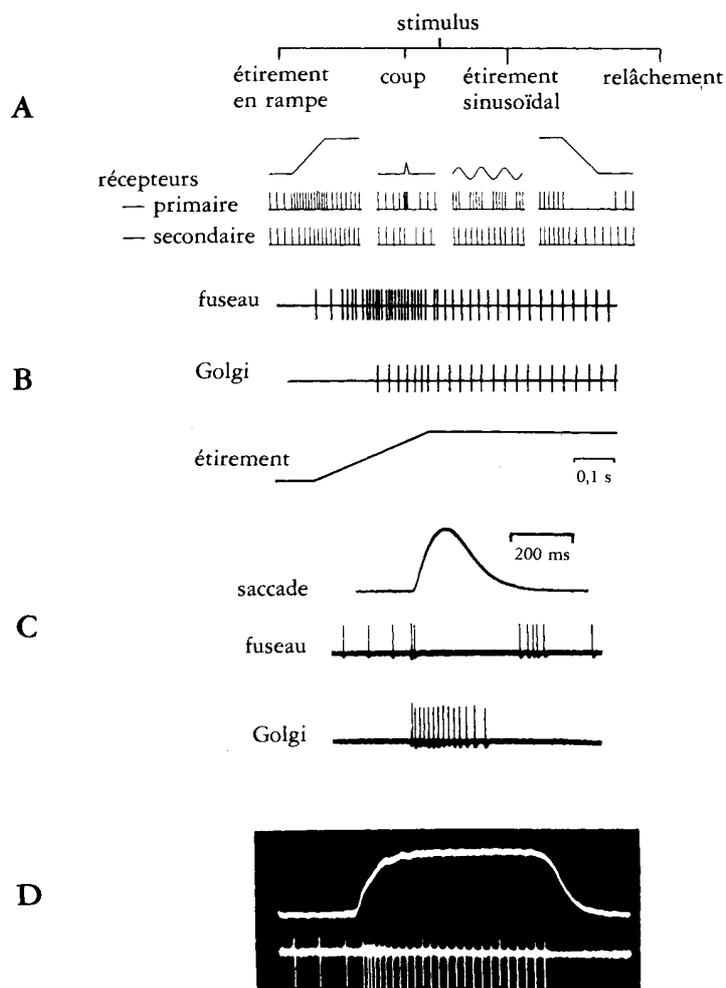
- (a) et (d) : fibres à sac dynamique b1 ;
- (b) et (e) : fibres à sac statique b2 ;
- (c) et (f) : fibres à chaîne.

Légende : courbes en *pointillés épais* : réponse à l'étirement liée aux seules fibres musculaires extrafusales ; courbes en *pointillés fins* : réponse à la stimulation fusimotrice lorsque le fuseau est maintenu à une longueur constatée.

Ces caractéristiques font des fuseaux neuromusculaires l'un des éléments essentiels du réflexe myotatique (réflexe lié à l'allongement du muscle), que ce soit lors de variations de **longueur** passives ou actives. Dans des conditions dynamiques, ce contrôle s'apparente à celui que Bernstein propose dans son modèle (voir page 13) : une variable de référence (ou point de consigne), ici la longueur désirée, est comparée à la longueur actuelle du muscle ; le résultat étant la contraction du muscle agoniste de ce réflexe. Si l'étirement est plus brutal, le réflexe myotatique entraîne également le relâchement du muscle antagoniste à celui qui a été étiré (réflexe d'inhibition réciproque). Suite au schéma originel proposé par Sherrington (1906), un système de rétroaction négative (servomécanisme) régulant la longueur du muscle a été proposé par Merton (1953). Ce modèle a ensuite été remplacé par un modèle de servo-assistance (Matthews, 1969 ; Matthews, 1972) qui présente l'avantage d'amplifier automatiquement la réponse d'un système pour assurer son fonctionnement d'ensemble. Le contrôle de **raideur** musculaire active est également dépendant d'un système servo-assisté impliquant le fuseau neuromusculaire, utilisé conjointement au récepteur tendineux, comme cela a été démontré par Houk (1978). Lors d'une capture de balle, nous devons absorber le choc. Ceci est rendu possible par une modulation de la raideur musculaire qui prend non plus sa source dans les informations proprioceptives, comme c'est le cas habituellement, mais dans des informations a priori, beaucoup plus efficaces, issues de réactions pré-programmées et prédites ; le servo-assistant cédant la place à un contrôle hiérarchiquement supérieur (Bennet *et al.*, 1994). Ce système se caractérise par son indépendance par rapport au niveau de contraction initial, lié à la raideur constante des muscles. Le SNC dispose ainsi d'un système lui permettant de prédire l'effet d'une force extérieure sur la position d'un membre (identifié par la variation de longueur musculaire ou d'angle articulaire) (Massion, 1997).

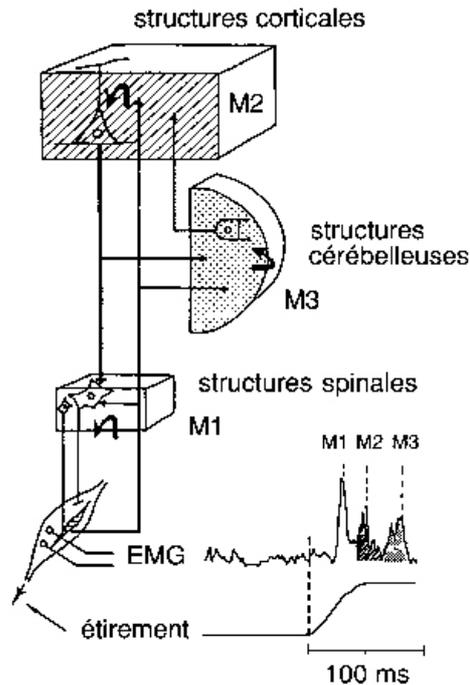
Le réflexe myotatique intervient aussi dans la régulation du tonus musculaire essentiel au maintien d'une posture et à l'anticipation des changements posturaux. Ce tonus est à l'origine de la tension minime et permanente dont nos muscles au repos sont le siège. Ce mécanisme disparaît lorsque l'on sectionne le nerf moteur ou la racine dorsale d'un groupe musculaire, ce qui suggère qu'il est sous le contrôle à la fois d'influences centrales et périphériques. Pour réguler ce mécanisme, deux informations sont nécessaires : celle provenant de la boucle  $\gamma$  et celle issue du circuit d'inhibition récurrente. La *première* est constituée de la fibre musculaire intrafusale qui reçoit une innervation motrice par les motoneurones de petite taille dont l'action est sous la dépendance cérébelleuse et réticulaire. Cette innervation entraîne une contraction des fibres musculaires intrafusales qui, à son tour, entraîne la déformation de la région équatoriale et

génère un influx afférent arrivant directement sur le motoneurone  $\alpha$  tonique. Cet influx accroît la le tonus musculaire (i.e. la fréquence de décharge) par une augmentation du nombre de fibres musculaires extrafusales mobilisées. Une diminution de l'activité des motoneurones  $\gamma$  entraînera une diminution du tonus musculaire. La *seconde* est un mécanisme de régulation supplémentaire de l'activité musculaire ; ce circuit est formé d'une cellule récurrente, c'est-à-dire provenant d'une collatérale du motoneurone  $\alpha$  homonyme, et de l'interneurone de Renshaw qui va diminuer l'activité de ce motoneurone (Windhorst *et al.*, 1988).



- A — Réponses des récepteurs musculaires primaires et secondaires à l'étirement en rampe et sinusoïdal et à un petit coup.
- B — Réponses des fuseaux neuromusculaires et des organes tendineux de Golgi à l'étirement en rampe.
- C — Relâchement du fuseau neuromusculaire et excitation du récepteur musculaire lors d'une saccade musculaire.
- D — Activation d'un récepteur tendineux de Golgi lors de la contraction d'une unité motrice isolée.

**Figure II-9. Les afférences proprioceptives musculaires (d'après Matthews 1972, In Rigal 1985)**



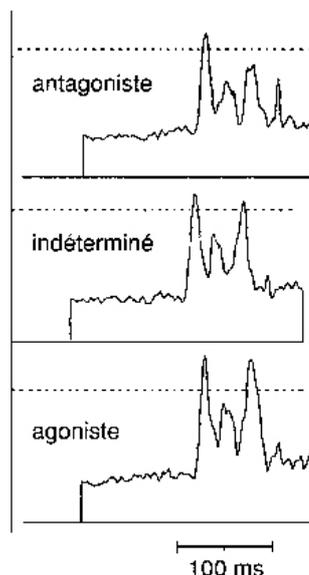
**Figure II-10 : Réflexe d'étirement chez l'homme et ses trois composantes (D'après Requin, 1984 In Bouisset et Maton, 1995).** L'étirement du muscle (50 ms) est provoqué par une mobilisation passive expérimentale d'une activation qui excite les fuseaux neuromusculaires inclus. La volée d'influx synchrones, déclenchée par la partie initiale de l'étirement se projette à tous les niveaux du SNC. Le changement de longueur du muscle est représenté en fonction du temps, par un trait fin dans la partie inférieure de la figure. Au-dessous, dans l'activité EMG (somme de 10 réponses), on distingue successivement les composantes M1 (spinales), M2 (transcorticales) et M3 (supposées transcérébelleuses) de la réponse réflexe.

Le fuseau neuromusculaire serait également impliqué dans un autre mécanisme de servo-assistance transcortical (Phillips, 1969; Wiesendanger *et al.*, 1975 ; Wiesendanger, 1978) qui permettrait de corriger rapidement des mouvements demandant une grande précision et serait impliqué dans l'apprentissage de mouvements rapides (Muellbacher, 2001). À la suite des travaux de Hammond sur « *l'influence des instructions préalables données au sujet sur la réponse neuromusculaire apparemment involontaire* » (Hammond, 1956), un certain nombre de données expérimentales semble corroborer l'existence d'une telle boucle transcorticale, pouvant intervenir dans le cas de contraintes opposées de manière soudaine au mouvement ou à la posture (Conrad & Brooks, 1974 ; Evarts, 1973 ; Marsden *et al.*, 1972). Evarts et ses collaborateurs (Evarts, 1968 ; Evarts, 1969 ; Evarts & Tanji, 1974, 1976 ; Tanji & Evarts, 1976) ont entraîné des singes à faire un mouvement bidirectionnel (pousser ou tirer une poignée par une flexion) et à réagir à une perturbation de sens opposé de leur bras en fonction de l'instruction qui leur était donnée précédemment à cette perturbation (phénomène de compensation de charge). La réponse

des neurones du tractus pyramidal de l'aire du cortex moteur contra-latéral (qui contrôle le bras mobilisé) possédait deux composantes qui ont déjà été montrées par ailleurs (Hammond, 1956 ; Melvill Jones & Milsum, 1971) : la première, à latence courte (15-25 ms), dépendait de la direction de la perturbation et correspond au réflexe myotatique lui-même, alors que la seconde à longue latence (40-50 ms) correspond à la mise en jeu de la boucle transcorticale (**Figure II-10**).

Elle était modulée par l'instruction préalablement donnée et apportait des corrections aux mouvements en cours avant que n'apparaisse la troisième réponse, celle du mouvement volontaire de correction. Evarts a ainsi montré que l'augmentation de la fréquence de décharge compensait exactement l'augmentation de charge à laquelle on doit résister (Evarts, 1969). Les récepteurs musculaires jouent un rôle crucial dans la stabilité posturale et les ajustements précis de la commande motrice (Evarts & Wise, 1984) et dans la préparation à l'action, permettant ainsi une modulation de la commande motrice en fonction des instructions données antérieurement (**Figure II-11**). Les réflexes ne seraient donc pas, comme on l'a souvent vu écrit, des réponses stéréotypées, mais plutôt des réponses « état-dépendantes ».

Ce dernier point est très important lorsque l'on s'intéresse au contrôle moteur avec l'implication de la notion de préparation motrice qui peut entraîner des effets très différents dans une même expérience, comme nous le montrerons avec nos propres résultats expérimentaux (Conrad & Meyer-Lohmann, 1985).



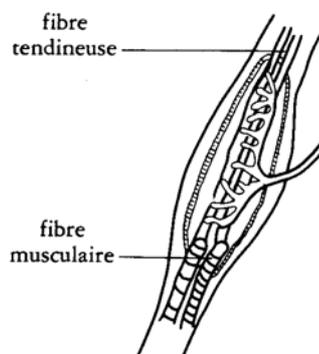
**Figure II-11 : Effets de la consigne sur l'amplitude des activités réflexes lors d'un étirement provoqué expérimentalement (d'après Requin, 1984 *In* Bouisset et Maton, 1995).**

### II.2.1.2. Organes tendineux de Golgi

Les organes tendineux de Golgi (OTG) sont le second type de récepteurs intramusculaires. Ils sont situés au niveau de la jonction myotendineuse entre les aponévroses musculaires et tendineuses. Il y a très peu d'OTG dans le tendon du fait de leur position anatomique. L'OTG s'insère par un pôle à l'aponévrose et par l'autre à la fibre musculaire extrafusale : il est donc disposé en série (**Figure II-12**).

L'OTG est constitué d'une innervation sensitive de type Ib (dont la vitesse de conduction est similaire à celle de type Ia) qui s'attache sur les fibres de collagènes en prolongement de certaines fibres musculaires extrafusales, le tout étant enfermé dans une capsule. L'OTG ne possède aucune efférence.

Durant un étirement passif, l'activation de l'OTG requiert une force de 2 Newton (N) alors que la contraction d'une seule fibre musculaire (30 à 90 $\mu$ N) suffit à l'activer dans des conditions de force active (Binder *et al.*, 1977). Un seul OTG est capable de détecter l'activation d'une seule unité motrice (Jami, 1992). Les OTG répondent donc fortement à la **contraction musculaire** (**Figure II-9** et **Figure II-13**).

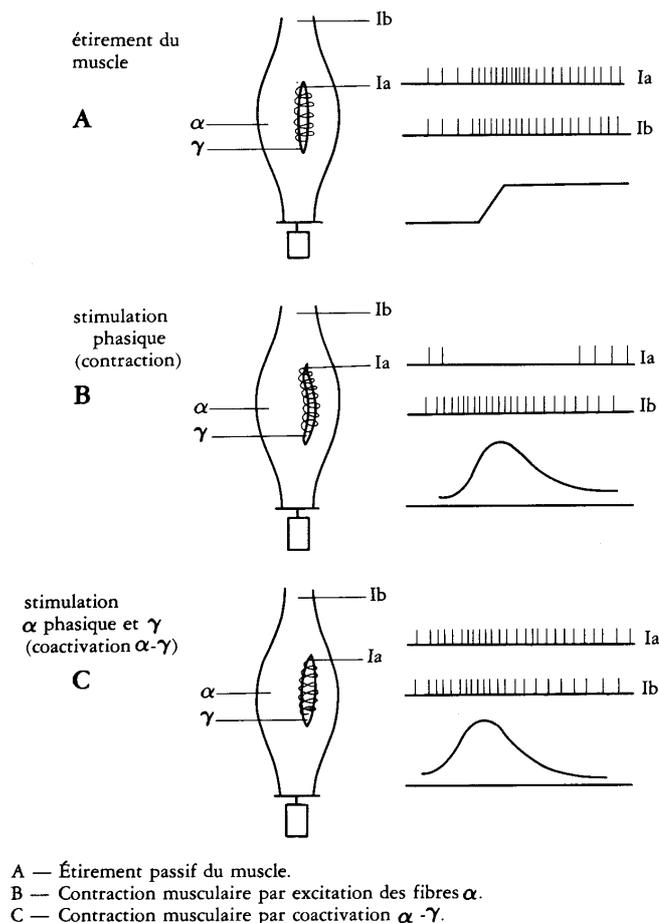


**Figure II-12. Récepteur tendineux (description et rôle proprioceptif dans le texte, d'après Rigal, 1985).**

L'augmentation du potentiel du récepteur tendineux se fait en parallèle à l'augmentation de tension liée à une stimulation des fibres musculaires extrafusales (Al-Falahe *et al.*, 1990) ; elle est pratiquement linéaire pour une gamme de force allant jusqu'à 100 mg (Burke *et al.*, 1976 ; Fukami & Wilkinson, 1977 ; Houk *et al.*, 1980 ; Vallbo, 1970) et elle calque parfaitement les profils de fréquence de stimulation de l'axone moteur (Horcholle-Bossavit *et al.*, 1989). Les OTG détectent les variations de force grâce à leur sensibilité dynamique. Il existe également une

différence de sensibilité en fonction du stress : on observe donc des pentes différentes entre les OTG par rapport à la tension liée à des unités motrices différentes au niveau de leur caractéristique contractile. De même, il y a des différences de déformation entre les OTG : ceci explique en partie le fait que celui qui aura la raideur la plus élevée sera aussi le moins déformable et donc celui qui déchargera à la fréquence la plus élevée (Fukami & Wilkinson, 1977).

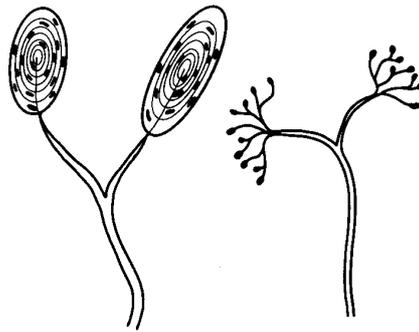
L'OTG est à l'origine du réflexe d'inhibition autogénique (ou réflexe myotatique inverse) qui permet le contrôle de la force de contraction. C'est en quelque sorte un système de régulation de la force exercée par les unités motrices sur les tendons qui n'agirait (par l'intermédiaire de l'inhibition Ib) que lorsque la force du muscle varie dans des proportions pouvant nuire à l'intégrité de la jonction myotendineuse. Il entre, lui aussi, dans le complexe de régulation de la raideur musculaire active exposé plus haut.



**Figure II-13 : Comparaison des effets des récepteurs musculaires et tendineux pendant un étirement passif, ou une contraction musculaire (Rigal, 1985).**

### II.2.1.3. Récepteurs articulaires

Contrairement aux récepteurs musculaires et tendineux, ils varient tant dans leur localisation que dans leur fonction. Leur sensibilité statique et dynamique ainsi que la sélectivité angulaire de leur réponse en font des récepteurs essentiels de la proprioception (Berthoz, 1978) et le contrôle du mouvement (Clark *et al.*, 1986 ; Gandevia *et al.*, 1980).



A — Récepteur capsulaire de Pacini.  
B — Récepteur capsulaire de Ruffini.

**Figure II-14. Récepteurs articulaires.**

- Les corpuscules de Ruffini, présents dans la partie superficielle de la capsule articulaire, sont activés pour un secteur angulaire de l'articulation donné, généralement situés aux amplitudes extrêmes. Ils déchargent durant le mouvement, lorsque l'articulation se trouve dans sa plage de stimulation, avec une fréquence qui augmente ou diminue en fonction de la direction et la vitesse du mouvement angulaire. Ils peuvent également signaler la pression intra-articulaire.
- Les organes de Golgi-Mazzoni, similaires à ceux que l'on trouve dans les tendons, sont localisés dans la partie profonde de la capsule articulaire et dans les ligaments. Ils sont sensibles à la pression interne de l'articulation pour les premiers, et aux même informations que les corpuscules de Pacini pour les seconds avec une fréquence de décharge plus faible (dû à un seuil de sensibilité plus élevé) et un secteur de stimulation plus grand.
- Les corpuscules de Vater-Pacini se trouvent dans les capsules mais en nombre moins important que les corpuscules de Pacini. Ils ont un seuil de déclenchement au stress mécanique relativement bas et peuvent ainsi détecter les accélérations angulaires de l'articulation. Par contre, ils ne déchargent pas lorsque l'articulation est immobile.

- Les terminaisons libres se trouvent près des capsules et donnent une information essentiellement nociceptive. Elles déchargent lorsqu'une articulation est sujette à un stress mécanique inhabituel ou lorsque des agents chimiques pénètrent dans l'articulation.

L'intérêt de ces capteurs dans le mouvement normal a été démontré de façon indirecte dans les changements d'activation des muscles suite à une pathologie articulaire (Young *et al.*, 1987). Par exemple, au cours d'une arthroscopie (Iles *et al.*, 1990), l'injection de liquide de contraste pour l'imagerie entraîne une diminution de l'activité fonctionnelle du quadriceps fémoral, même en l'absence de douleur, qui est de l'ordre de 30 à 90 % de la force maximale volontaire en fonction de la quantité de produit injectée. L'inverse peut se produire lorsque, après une ménisectomie (Shakespeare *et al.*, 1985), du liquide synovial est retiré de l'articulation. Ferrell et ses collaborateurs ont également rapporté que la locomotion pouvait être altérée chez le chat après une anesthésie totale de l'articulation du genou (Ferrell *et al.*, 1985) et que des imprécisions dans les positions angulaires au niveau des phalanges pouvaient également être observées lorsque les afférences articulaires et cutanées étaient supprimées (Ferrell & Smith, 1989).

#### II.2.1.4. Récepteurs cutanés

Les mécanorécepteurs cutanés principalement ceux des mains et des pieds fournissent exclusivement une information sur le monde extérieur concernant la pression cutanée, la température et la douleur. Les afférences cutanées sont les premières à être sollicitées lors du toucher. Mais elles participent également au sens de la position, du mouvement et au contrôle du mouvement (Moberg, 1983).

Ce n'est qu'avec les travaux remarquables du suédois Johansson et de ses collaborateurs (Johansson & Westling, 1984, 1987a,b ; Westling & Johansson, 1987 ) que les mécanorécepteurs ont été considérés comme faisant partie des récepteurs proprioceptifs participant à la régulation de la force. Les expériences menées par son groupe ont permis de comprendre le rôle essentiel que ces récepteurs jouaient dans la manipulation active d'objet (soulever et poser un objet). En effet, les afférences cutanées sont les mieux placées pour donner des informations sur l'objet manipulé, en particulier sa texture et son poids, deux informations essentielles si l'on veut réussir à le saisir et le soulever sans qu'il ne tombe.

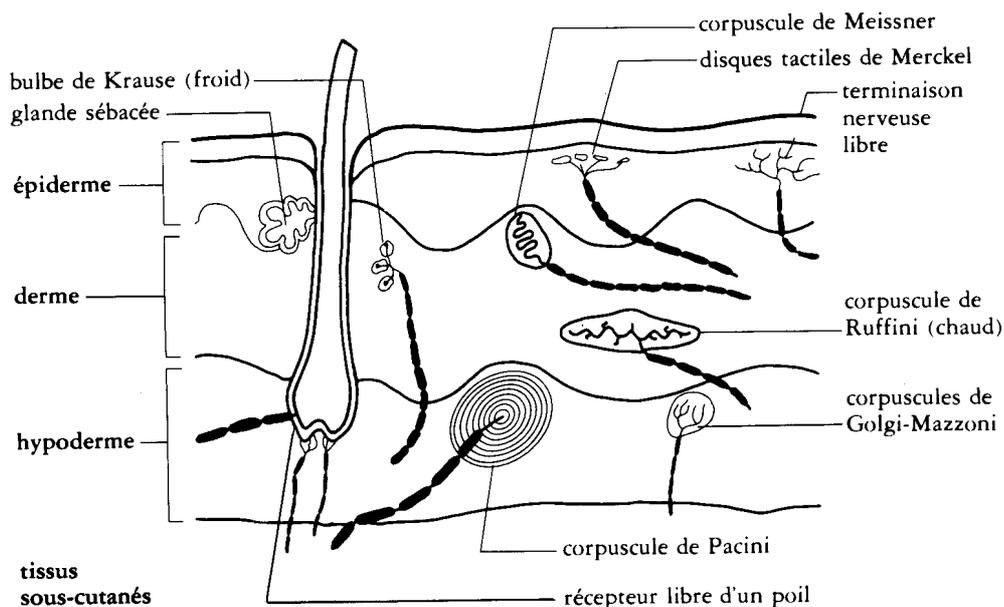


Figure II-15 : Mécanorécepteurs cutanés (Rigal, 1985).

La force développée lors de ces manipulations peut être décomposée en deux forces : l'une liée à la saisie, l'autre liée au poids de l'objet. En effet, en anesthésiant la peau et les articulations de sujets, tant volontaires que courageux, par des injections sous-cutanées et intra-articulaires (extrêmement douloureuses), Johansson et Westling (1984) ont noté que la force initiale de saisie devenait anormalement élevée ; tout se passe comme si les sujets n'arrivaient plus à apprécier correctement les caractéristiques de l'objet à manipuler. Par ailleurs, en réalisant la même expérience avec des textures différentes (soie, lin, papier de verre), la force était parfaitement adaptée à chacune d'elles, en stabilisant son intensité à une valeur dépendant strictement à la propriété de ces textures. Enfin, tout glissement est immédiatement signalé par un message tactile dont les caractéristiques sont spécifiques à la vitesse de glissement et à son origine spatiale par rapport à la zone de contact entre l'objet et les doigts. Les ajustements notés durant ces glissements sont extrêmement rapides (0.06 à 0.08 s) indiquant clairement que les mécanismes neuraxiaux sous-jacents opèrent de façon automatique (Johansson & Westling, 1984). Ces différences de sensibilité sont rendues possibles par les récepteurs à adaptation rapide de type I.

Ces propositions du contrôle de la force durant la manipulation des objets ont été renforcées par une série d'expériences qui ont montré que, suite à la suppression des afférences

articulaires et musculaires par anesthésie, il subsiste une sensibilité kinesthésique (Ferrell *et al.*, 1985 ; Ferrell & Craske, 1992 ; Ferrell & Smith, 1987).

Il a été également démontré l'importance des afférences plantaires dans le maintien et le contrôle de l'équilibre postural notamment par le rôle des forces de pression qui s'exercent sur la plante des pieds en position debout pour le contrôle postural (Asai *et al.*, 1994 ; Do *et al.*, 1990 ; Gurfinkel *et al.*, 1994 ; Hamalainen *et al.*, 1992 ; Horak *et al.*, 1990 ; Ivanenko *et al.*, 1997b ; Kavounoudias *et al.*, 1998, 1999a, 1999b, 2001 ; Magnusson *et al.*, 1990 ; Maki *et al.*, 1999 ; Okubo *et al.*, 1980 ; Perry *et al.*, 2000 ; Watanabe & Okubo, 1981 ; Wu & Chiang, 1997).

Enfin, Collins et coll. (2000) ont montré récemment qu'une coopération pouvait exister entre les différents récepteurs en rapportant que les fuseaux neuromusculaires et les mécanorécepteurs articulaires et cutanés collaboraient activement à la perception des doigts et que ces derniers permettaient de savoir quel doigt était mobilisé dans des conditions sensorielles conflictuelles (application de vibration).

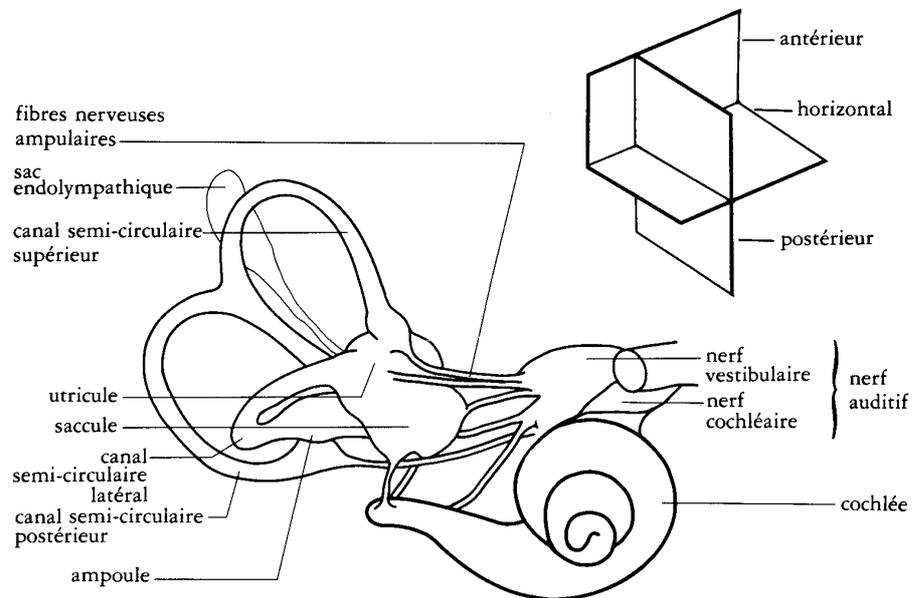
## **II.2.2. Informations vestibulaires**

Jusqu'à présent, nous avons vu que les informations obtenues par les capteurs proprioceptifs étaient liées aux mouvements « relatifs » des masses corporelles les unes par rapport aux autres.

Il existe une autre catégorie de capteurs sensoriels qui nous permet d'avoir des informations sur nos mouvements « absolus », c'est-à-dire en relation avec notre environnement. Ces informations sont essentielles :

- au maintien de la posture verticale sur les pieds ou sur les mains (certes moins courante, mais familière des gymnastes et des acrobates) ;
- à nos déplacements locomoteurs de la vie quotidienne par sa participation à la stabilisation de la tête, et par là même du regard, dans l'espace (voir nos expériences sur le pointage locomoteur) ;
- aux activités sportives mobilisant de façon plus complexe notre corps dans l'espace (par exemple : gymnastique, trampoline, plongeon, saut acrobatique à ski) et nécessitant la participation de tous les récepteurs, pour le contrôle continu des rotations par exemple.

Ces informations sont issues des capteurs vestibulaires situés dans l'oreille interne. Ils comprennent deux sacs (l'utricule et le saccule) et trois canaux refermés sur eux-mêmes, les canaux semi-circulaires (**Figure II-16**).



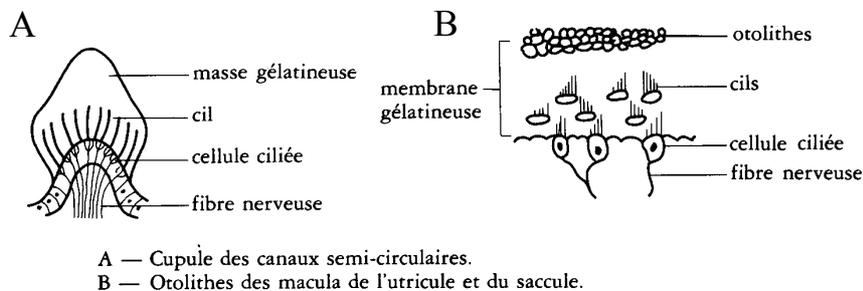
**Figure II-16 :** Description de l'appareil vestibulaire et plan des canaux semi-circulaires.

#### II.2.2.1. Mesure des accélérations linéaires

Les sacs contiennent une plaque épithéliale sensorielle (*macula*) située approximativement dans le plan horizontal pour l'utricule alors qu'elle est verticale dans le saccule. La *macula* contient des cellules sensorielles : un kinocil sur un bord, à côté duquel sont alignés des stéréocils de taille décroissante à mesure qu'on s'éloigne du kinocil. Au-dessus de la *macula* se trouve une masse gélatineuse, l'endolymphe, enfermant de petites concrétions très denses, les otolithes. Les cils sont enchâssés dans cette membrane otolithique.

Sous l'effet de la pesanteur ou des forces d'inertie (comme celles qui interviennent lorsque l'on accélère ou que l'on freine en voiture), les otolithes vont, par leur inertie plus importante, entraîner le déplacement de l'endolymphe par un mouvement de cisaillement. Ce mouvement incline les cils dans le même sens, et déclenche un signal : soit une dépolarisation (activation) lorsque les stéréocils basculent vers le kinocil, soit une hyperpolarisation (inhibition) dans le

sens inverse. « Pendant l'immobilité, les otolithes signalent l'inclinaison de la tête en mesurant la composante de la gravité dans le plan, et pendant le mouvement ils intègrent l'accélération, et par conséquent se comportent comme des capteurs de vitesse. » (Berthoz, 1978, pp. 201-202).



**Figure II-17. Récepteurs sensitifs vestibulaires (In Rigal, 1985)**

La réponse dynamique des otolithes dépend du délai d'application de l'accélération linéaire car ils intègrent les signaux. La détection des accélérations linéaires et la force de gravité se fait avec un délai qui varie en fonction de la magnitude de l'accélération. Cette relation n'est pas linéaire mais de forme exponentielle : les délais les plus longs correspondent aux accélérations les plus faibles (par exemple, il faut 5 s pour détecter une accélération de 0.01 g et 1 s pour une accélération de 0.8 g ; Young *et al.*, 1983). Malheureusement, ces capteurs « inertiels » présentent une faiblesse : selon le principe d'équivalence de Einstein, des capteurs inertiels mesurent de la même façon une accélération linéaire et la gravité (Berthoz, 1997 ; Merfeld *et al.*, 1993, 1999), le SNC ne peut « distinguer entre la gravité et une accélération de même grandeur (9,81 m/s<sup>2</sup>) due à un mouvement. [...] (Ils) confondent inclinaison de la tête, accélération et décélération. D'où le besoin d'une interaction avec la vision pour lever cette ambiguïté » (Berthoz, 1997, pp. 39-40).

Ces informations sont utiles pour évaluer nos déplacements, montrant ainsi leur capacité à réaliser une double intégration (permettant de passer d'une mesure d'accélération à une mesure de déplacement). Ils participent à la perception de nos déplacements linéaires passifs (Berthoz *et al.*, 1995 ; Israel *et al.*, 1993, 1997 ; Israel & Berthoz, 1989) ou actifs (Glasauer *et al.*, 1994 ; Mittelstaedt, 1991 ; Mittelstaedt & Glasauer, 1993a). Cette utilisation des informations vestibulaires a été également mise en évidence chez des patients vestibulaires ayant des atteintes bilatérales (Glasauer *et al.*, 1994) et chez des astronautes après un séjour de 8 à 14 jours (Glasauer *et al.*, 1995) (séjour dont on sait qu'il conduit à un changement au niveau des

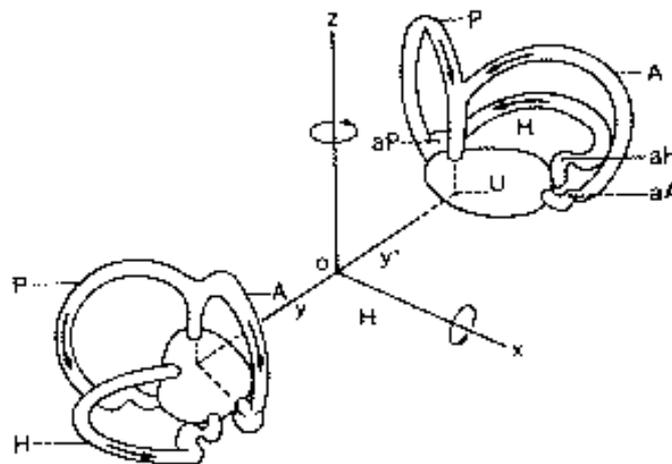
afférences proprioceptives et vestibulaires (Clement *et al.*, 1984 ; Lackner & Dizio, 1993 ; Mittelstaedt & Glasauer, 1993b ; Roll *et al.*, 1998 ; von Baumgarten, 1987).

#### II.2.2.2. Mesure des accélérations angulaires

Les canaux semi-circulaires, par leur composition et leur forme géométrique, vont mesurer un autre type d'accélération.

Ils se composent de trois anneaux perpendiculaires entre eux : le plan horizontal (canal latéral), le plan sagittal (canal vertical-antérieur), le plan frontal (canal vertical-postérieur). Ils communiquent avec l'utricule et le saccule au niveau d'un renflement, l'ampoule. C'est à cet endroit que se trouve le capteur sensoriel de chaque canal. Ils renferment eux aussi de l'endolymphe sécrétée par l'épithélium non sensoriel de l'appareil labyrinthique (sac endolymphatique).

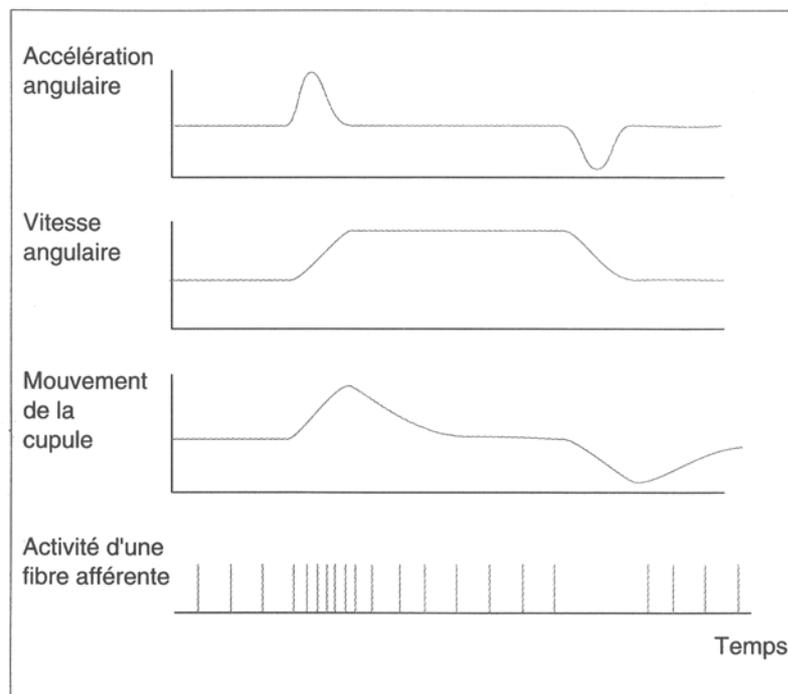
Ils forment ce que l'on appelle un repère orthonormé en langage mathématique. Le plan « horizontal » des canaux fait un angle  $30^\circ$  avec l'horizontale de référence. Ils communiquent deux à deux : par exemple, le canal sagittal d'un côté est relié au canal frontal de l'autre de sorte qu'ils peuvent détecter ces mouvements puisqu'ils sont disposés à  $45^\circ$  par rapport aux axes X et Y conventionnels (**Figure II-18**).



**Figure II-18. Disposition spatiale des appareils labyrinthiques.**

L'ampoule contient un renflement, la crête ampullaire, de laquelle une masse gélatineuse, la cupule, s'étend jusqu'à l'utricule en obstruant entièrement la lumière du canal. La cupule ne

peut donc se déplacer que dans un seul plan, ce qui rend le signal très spécifique du stimuli qui déclenche la décharge. La crête ampullaire enferme des kinocils qui sont eux aussi orientés vers l'utricule et enchâssés dans la cupule (à l'instar des otolithes dans la macula). La différence de consistance de la cupule fait qu'elle est plus déformable en son centre qu'à sa périphérie. D'autre part, le système endolymphe-cupule possède une inertie importante, ce qui a permis de comparer son fonctionnement à celui d'un pendule sur-amorti et d'en modéliser le comportement avec plus ou moins de justesse par rapport à la réalité.



**Figure II-19. Exemple de profil d'accélération et de données sensorielles que l'on pourrait enregistrer D'après Richard et Orsal, 1994, (tome 1), p. 215.**

Le stimulus qui permet de déclencher la décharge du récepteur est l'accélération angulaire de la tête dans le plan du canal, dans la mesure où celui-ci est de forme circulaire. Considérons le profil d'accélération de la Figure II-19. L'inertie de l'endolymphe, par rapport aux parois du canal qui la renferme, l'empêche de bouger aussi vite que lui lors du mouvement de la tête ; ceci correspond à un mouvement de l'endolymphe dans le sens opposé à celui de la tête qui l'amène à exercer une pression sur la cupule et à déclencher ainsi un influx nerveux. Comme pour les otolithes, selon le sens de rotation, l'influx sera une dépolarisation ou une hyperpolarisation. Puis, les frottements entraînent l'endolymphe dans le sens de la rotation de la tête avec la même

vitesse<sup>6</sup> : la sensation de rotation disparaît alors qu'elle existe toujours et l'influx nerveux revient à sa valeur de repos. Enfin, à l'arrêt de la rotation, les phénomènes inverses se produisent : par inertie, l'endolymphe continue son mouvement pendant un court instant donnant l'illusion que la rotation continue et entraînant un influx de sens opposé à celui du départ ; l'inertie de la cupule est telle qu'il lui faut environ 30 secondes pour retrouver sa position de repos et que l'influx retrouve à nouveau sa valeur de repos. Il est très facile de reproduire ces effets sur un tabouret ou un fauteuil tournant à l'aide d'un moteur dont on peut régler le profil de vitesse, et en prenant soin de masquer la vision afin de profiter pleinement des sensations provoquées par le déroulement de la rotation utilisée ci-dessus<sup>7</sup>.

Une nouvelle fois, la sensibilité des canaux semi-circulaires est fonction de la magnitude de l'accélération angulaire, de sa durée, et de l'orientation de la rotation par rapport au plan du canal (si le plan du canal est situé dans le plan de la rotation, l'effet est maximal). La sensibilité des canaux horizontaux est la plus élevée ; on rapporte généralement des valeurs de  $0,14^\circ/s^2$  pour ceux-ci et  $0,5^\circ/s^2$  pour les autres. La loi de Mulder (valable pour des temps inférieurs à 5 s) stipule que la perception d'une accélération n'est effective que si le produit de son intensité par sa durée est égal à  $2,5^\circ/s^2$ . En d'autres termes, une accélération de  $5^\circ/s^2$  qui dure 0,5 s sera perçue alors que ce ne sera pas le cas pour une accélération de  $10^\circ/s^2$  d'une durée de 0,1 s. La latence physiologique de la perception est donc liée à l'intensité de l'accélération angulaire. Comme pour les accélérations linéaires, l'analyse des déplacements plus complexes comme ceux étudiés par Ivanenko *et al.* (1997b) a permis de démontrer leur implication dans l'estimation des trajets et la mesure des angles en l'absence de vision.

### **II.2.3. Informations visuelles**

La vision constitue, à n'en pas douter, le canal privilégié par lequel nous explorons, évoluons et interagissons avec notre environnement. Nous devons pouvoir à la fois détecter la position et/ou le mouvement et identifier les objets qui s'y trouvent. Ces informations (position, vitesse, accélération) sont des plus utiles pour résoudre les problèmes liés à la capture d'un objet

---

<sup>6</sup> Cet effet est similaire à celui que l'on éprouverait en tant que conducteur au moment de l'accélération brutale de notre véhicule : le mouvement de la voiture se fait vers l'avant mais notre corps est écrasé sur le fauteuil dans le sens opposé toujours pour des raisons d'inertie.

<sup>7</sup> Ces phénomènes sont d'ailleurs mis à profit dans l'entraînement physique des cosmonautes.

ou à son évitement ; en effet, ces informations permettent d'estimer le temps d'approche ou de contact entre les objets et nous.

Ces opérations peuvent se faire à l'aide de mouvements oculaires spécialisés. L'anatomie du système visuel fait que nos yeux sont situés dans le même plan (frontal) et distants l'un de l'autre, ce qui permet de faire des estimations de distance par triangulation grâce à la vergence.

L'organisation hiérarchique des traitements des signaux issus de la rétine permet au cerveau de disposer d'une information structurée directement utilisable dans d'autres mécanismes liés à la prise de décision, comme ceux impliqués dans les tâches où l'anticipation joue un rôle important. Dans des situations comme celles que l'on rencontre dans certaines activités physiques et sportives, le sujet doit à la fois exécuter et contrôler une action avec une grande précision en direction d'un objectif (grâce à l'utilisation d'informations prévues), et détecter les informations non prévues (venant de son adversaire par exemple) afin de déclencher l'action appropriée. Or, ces dernières informations sont essentiellement fournies par la vision périphérique qui participe au système de détection des mouvements. Elles présentent donc un intérêt évident pour les sports d'opposition individuels ou collectifs.

Différentes situations peuvent être envisagées : le sujet se déplace et l'objet est immobile dans l'environnement, le sujet est immobile et l'objet se déplace par rapport à l'environnement, enfin le sujet et l'objet se déplacent tous les deux dans l'environnement. Dans ce dernier cas, on peut envisager également que leurs mouvements se fassent avec une coordination totale (même sens, direction et grandeur), partielle (seulement un ou deux des paramètres cités co-varient) ou sans aucun point commun l'un par rapport à l'autre.

### *II.2.3.1. Deux systèmes visuels*

Quelques études importantes (Goodale & Milner, 1992 ; Jeannerod, 1974 ; Milner & Goodale, 1993 ; Milner & Goodale, 1995 ; Trevarthen, 1968) ont permis de montrer de façon évidente que deux systèmes visuels coexistaient dans le système nerveux : l'un dédié aux fonctions perceptives (par exemple : apprentissage visuel discrimination, reconnaissance des objets : formes, couleurs, estimation des distances, etc.) : le système rétino-géniculo-strié (RGS) ; l'autre ayant la capacité de détecter les déplacements afin de déclencher rapidement les mouvements orientés vers la cible détectée : le système rétino-géniculo-tectal (RGT). Ce dernier a été qualifié par certains de « détecteur de mouche » chez les amphibiens (Barlow, 1953 ;

Mach, 1959). Cette voie est donc impliquée dans le contrôle des habiletés motrices (par exemple : préhension, saisie, attraper, etc.).

Cette distinction (démontrée tant chez le patient atteint d'agnosie visuelle que le sujet sain ; (Marotta *et al.*, 1997 ; Servos, 2000) se prolonge jusqu'au cortex (Ungerleider & Mishkin, 1982). La détection des mouvements par ce système est facilitée par la présence de « cartes rétinienne ou rétinotopiques » dans le colliculus supérieur (préalablement organisées au niveau du corps genouillé latéral *pars dorsalis*). En effet, les cellules de cette formation sont distribuées selon une organisation topologique qui rend compte de l'espace visuel à partir des champs récepteurs rétiniens correspondant. Ainsi, elles offrent la possibilité de coder la position absolue d'un stimulus dans l'espace, que cette position soit liée à la stimulation d'une zone rétinienne donnée ou qu'elle résulte de la fixation du regard dans une direction donnée (Mays & Sparks, 1980 ; Peck *et al.*, 1980 ; Robinson & Wurtz, 1976 ; Sparks & Mays, 1983 ; Sparks & Porter, 1983).

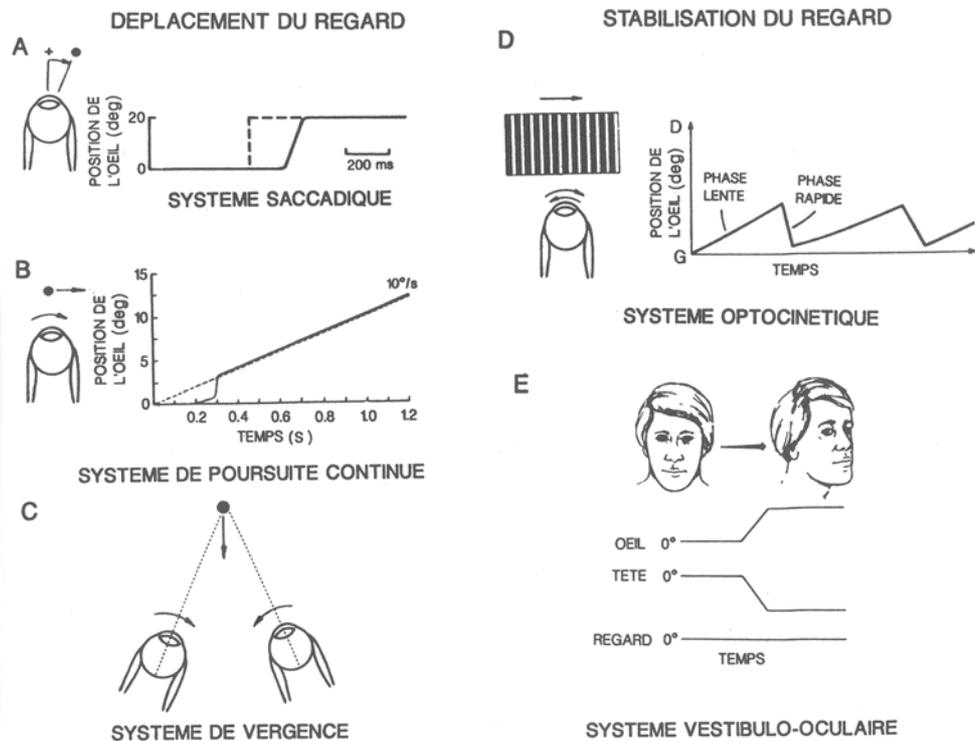
Signalons ici que cette même structure contient des neurones qui s'activent avant et durant les mouvements du bras vers des cibles visuelles (Werner *et al.*, 1993) démontrant, par là même, que des liens anatomiques et fonctionnels privilégiés existent entre l'œil et la main, offrant ainsi un support neural qui sous-tend les tâches visuo-motrices sur lesquelles nous reviendrons plus loin.

Dans des situations de la vie quotidienne, avec le développement de certains mouvements oculaires et l'amélioration des performances du système RGS, l'action du système RGT semble être masquée par celle du RGS car ce dernier est capable de déclencher et d'orienter la position du corps afin de préparer le mouvement d'un membre. Au niveau du cortex visuel, le mouvement serait traité plus spécifiquement par certaines aires dont l'aire MT qui possède une grande sensibilité à la vitesse et à la direction du mouvement (Albright, 1984 ; Rolls, 1990 ; Zeki, 1976). Une autre particularité intéressante de cette aire MT est de coder des mouvements complexes. Certains neurones répondent à la direction globale véridique du mouvement d'une forme composite, c'est-à-dire la somme vectorielle des directions des mouvements des composantes d'une forme mobile (Rodman & Albright, 1989).

### *II.2.3.2. Mouvements oculaires*

Les mouvements oculaires sont essentiels dans les actions motrices que nous allons explorer au cours de nos expériences. Nous allons simplement décrire dans quelles circonstances ils sont mis en jeu et aborder quelques aspects théoriques liés à l'anticipation et au contrôle

moteur qui seront indispensables pour la suite de notre exposé. Nous invitons le lecteur à lire les revues consacrées à ces mouvements, qui sont généralement associés à ceux du membre supérieur (Bizzi, 1981 ; Barnes, 1993 ; Desmurget *et al.*, 1998).



**Figure II-20. Les différents mouvements oculaires. D'après Crommelinck et Guillon In : Richelle et coll., 1994, (tome 1), p. 658 (commentaires dans le texte).**

Cinq mouvements oculaires (**Figure II-20**) sont impliqués dans l'exploration de notre champ visuel et dans la détection des déplacements d'un objet ou de nos propres déplacements. Trois participent au centrage de l'objet sur la fovéa alors que deux mouvements réflexes permettent de maintenir l'image de l'objet sur la fovéa lors des mouvements lents ou rapides de la tête :

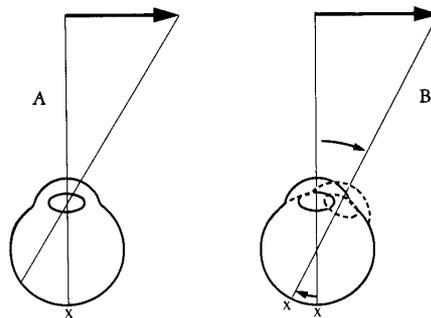
- La vergence permet de regarder un objet situé dans la partie latérale du champ visuel et de déplacer l'image de l'objet sur la fovéa de chacun des yeux ; selon que l'objet s'éloigne ou se rapproche, il y aura des mouvements de divergence ou de convergence par rapport aux axes optiques. Ces mouvements sont déclenchés s'il y a disparité entre les images de l'objet formées sur les deux rétines.

- La poursuite intervient lorsque l'on veut suivre une cible dont la vitesse est inférieure à 120-150°/s. Le déplacement angulaire des yeux dans leur orbite se fait alors à une vitesse très proche de la cible. La présence d'une cible en mouvement dans le champ visuel suffit à déclencher ces mouvements volontaires.
- La saccade intervient pour des vitesses de la cible supérieure à 150°/s. Elle peut atteindre des vitesses allant de 150 à 900°/s pour des angles de quelques minutes à plusieurs degrés, et durer 10 à 80 ms. Ce mouvement permet un balayage de l'environnement de façon très rapide en quelques saccades entrecoupées de pause de l'œil de 150 à 300 ms. Ces mouvements sont préprogrammés.
- Le réflexe vestibulo-oculaire est mis en jeu pour stabiliser l'image rétinienne sur la fovéa lors de mouvements rapides de la tête. Dès que le mouvement de la tête est engagé, les canaux semi-circulaires sont stimulés. L'information vestibulaire permet de déclencher immédiatement un mouvement réflexe de l'œil d'amplitude et de vitesse identiques mais de sens opposé (une sorte de principe d'action-réaction entre l'œil et la tête). Le gain de ce réflexe est réglé par la comparaison entre les vitesses de rotation de la tête et de l'œil. De la même manière, lorsque l'on déplace l'œil avec une saccade vers une cible située dans la périphérie du champ visuel, l'œil fixe la cible et la tête (dont l'inertie est plus élevée) et va se diriger à son tour, mais plus tardivement, dans cette même direction. Pour éviter que l'œil ne quitte la cible pendant la rotation de rattrapage de la tête, un mouvement réflexe de celui-ci va se faire dans le sens opposé à la rotation de la tête afin de garder la cible sur la ligne de visée. Ce mouvement est lui aussi sous la dépendance du réflexe vestibulo-oculaire. Dans ce cas, le nystagmus commencera par un mouvement rapide de l'œil, suivi d'un mouvement lent. Alors que c'est l'inverse dans le premier cas.
- le réflexe optocinétique intervient pendant que la tête est fixe et que le champ visuel se déplace. C'est par exemple le cas lorsque, en voiture, on regarde les lignes discontinues du bas côté de la route. Il se produit à nouveau un nystagmus c'est-à-dire une alternance de mouvements lents dans le sens du déplacement de point fixé (poursuite) suivis de mouvements rapides dans le sens opposé (saccades vers un nouveau point de fixation).

Nous verrons que certains de ces mouvements sont utilisés dans des modèles visant à expliquer comment nous réussissons à gérer les tâches d'interception ou de capture de balle par exemple.

### II.2.3.3. Détection du mouvement et afférences visuelles

Mais attardons nous un instant sur la **Figure II-21** pour comprendre comment les informations visuelles peuvent fournir des indications sur le déplacement d'une cible dans l'environnement et comment nous sommes capables de distinguer ce mouvement (cible mobile/sujet immobile) de celui associé à notre propre déplacement (cible immobile/sujet mobile ou, plus complexe, cible mobile/sujet mobile). Un objet, initialement sur notre ligne de visée, se déplace vers la droite. Deux possibilités s'offrent à nous (identiques pour les deux yeux) :



**Figure II-21. Détection du mouvement d'un objet dans l'environnement et mouvements oculaires** (Jung, 1973, p. 90). Le symbole X représente la position de la fovéa.

- soit nous gardons notre œil fixe et la projection de l'objet initialement sur la fovéa va se déplacer vers la partie gauche de la rétine périphérique et exciter l'ensemble des cellules situées sur son trajet (**Figure II-21A**) ; l'image de l'environnement reste fixe par rapport à la rétine tandis que celle de l'objet est mobile ;
- soit nous suivons le déplacement de cet objet avec notre œil (**Figure II-21B**) en utilisant différents mouvements oculaires en fonction de la vitesse de l'objet ; l'image de l'objet reste fixe par rapport à la fovéa tandis que celle de l'environnement bouge par rapport à la rétine.

Dans les deux cas, nous pouvons utiliser les informations visuelles périphériques pour détecter le mouvement de l'objet, c'est-à-dire celles relatives aux mouvements de celui-ci par rapport à l'environnement, grâce aux informations contenues dans le flux optique (voir plus loin paragraphe II.3.1). Par contre, dans le second cas, on peut faire intervenir un autre type d'informations sensorielles : celles issues des afférences proprioceptives des muscles extra-oculaires et celles issues de la décharge corollaire ou copie d'efférence (von Holst &

Mittelstaedt, 1950) oculomotrice. Ainsi, de même que la position ou la vitesse d'un segment par rapport à un autre peut être déterminée par les informations proprioceptives, celles de l'œil dans l'orbite peuvent être déterminées par des informations dites extra-rétiniennes. Les signaux de position rétiniens et extra-rétiniens sont intégrés au niveau du colliculus (Robinson & Wurtz, 1976).

Il est important de rappeler que le contrôle des mouvements oculaires est associé à des informations *a priori* dont l'objectif est de prévoir les événements et conséquences de nos actions. « *Ces événements et résultats sont codés en signes et symboles, c'est-à-dire en représentations internes qui ont une signification abstraite et un contenu d'information qualitativement différent et bien plus complexe que de simples valeurs de paramètres mémorisés et corrigés périodiquement* » (Steinman *et al.*, 1990, p. 1852). Comme le souligne aussi Crommelinck et Guitton, « *le système oculomoteur humain est un système "intelligent", hautement prédictif, capable de travailler selon un mode top-down, c'est-à-dire à partir de modèles internes ou même d'informations symboliques de niveau supérieur. Il n'est pas réductible à un simple servomécanisme de longueur et de vitesse pouvant être approché par des techniques classiques de modélisation. De nombreux travaux expérimentaux illustrent ce comportement prédictif basé sur des modèles internes. Ces modèles internes ou schémas sont construits en unités de connaissance, chacune d'elles correspondant à la représentation d'un domaine d'interaction avec l'environnement, constamment remise à jour à partir des données actuelles* » (In Richelle, 1994, p. 660). Certaines données électrophysiologiques concernant le contrôle de stabilité perceptive lors de la vision vont dans le sens d'un contrôle anticipé par le simple intention du mouvement. Duhamel *et coll.* (1992) ont montré que le champ récepteur de certains neurones du cortex pariétal anticipait le changement de position lié à la saccade oculaire de plusieurs dizaines de millisecondes. Tout se passe comme si la carte rétinienne était recalibrée par l'intention du mouvement qui va être réalisé. Cette anticipation ne peut se faire que par rapport à la connaissance de la position initiale de l'œil qui semble essentiellement fournie par la copie d'efférence (Mays & Sparks, 1980 ; Sparks & Mays, 1983).

Un autre point intéressant concernant les muscles extra-oculaires est que leur vibration entraîne des effets sur la posture des sujets mais également sur la localisation spatiale des objets. Roll *et coll.* (1991) ont fait une revue de ces effets. Ces auteurs rapportent entre autres des mouvements d'illusion du corps et des réponses « involontaires » de certains segments corporels comme du corps entier. Ces mouvements sont fonction à la fois du muscle vibré et de la position

initiale des segments (posture de départ du sujet). Ceci tendrait à prouver que les messages proprioceptifs des muscles extra-oculaires participent à l'information extra-rétinienne utilisée pour coder, dans un référentiel spatial, une cible initialement codée dans un référentiel rétinien.

#### II.2.3.4. Estimation de la trajectoire d'un objet pour sa capture

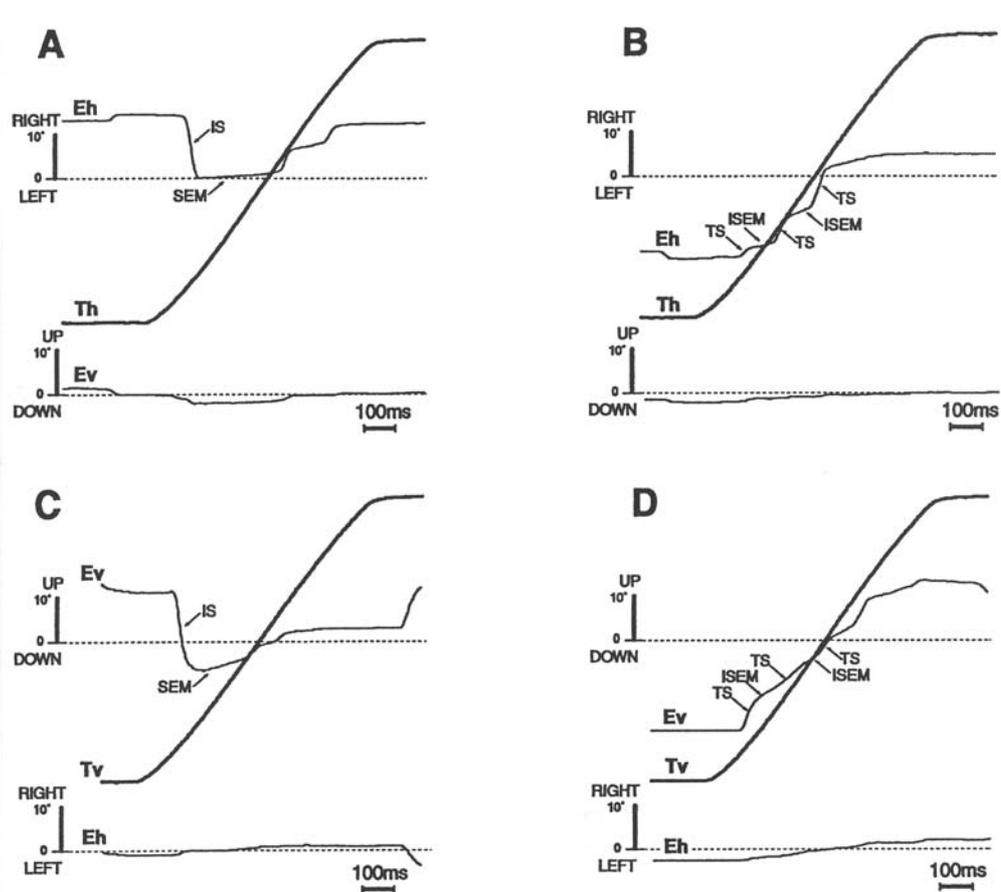
Il est théoriquement possible de connaître les paramètres cinématiques du mouvement d'un objet par une méthode utilisant la poursuite (vitesse de la cible inférieure à 100-150°/s) ou le suivi de la cible (« tracking » ; vitesse de la cible supérieure à 150-200°/s) où plusieurs types de mouvements oculaires sont utilisés conjointement. Ces mouvements oculaires sont généralement associés à des mécanismes prédictifs qui vont permettre d'extrapoler la trajectoire à partir des informations préalablement perçues et apporter une correction au prochain mouvement afin que l'image de l'objet reste sur la fovéa. Généralement, cette possibilité apparaît lorsque le stimulus comporte une certaine structure (spatiale et/ou temporelle), ce qui permet d'anticiper les variations de mouvement de la cible par un mouvement adéquat de l'œil. Ce contrôle prédictif se déclenche dès que cette régularité est détectée, puis les mouvements des yeux sont calés automatiquement sur le patron du mouvement perçu (Bahill & McDonald, 1981 ; Barnes *et al.*, 1987 ; Barnes & Asselman, 1991). Ces mouvements peuvent persister même après que la cible ait été masquée, montrant par là même que le patron du mouvement de la cible a parfaitement été intégré et mémorisé grâce à un échantillonnage estimé aux alentours de 100 ms chez l'homme (Gellman & Carl, 1991 ; Keller & Johnsen, 1990 ; Prablanc *et al.*, 1979 ; Prablanc & Jeannerod, 1975 ; Ron *et al.*, 1989).

Cependant, ce mécanisme prédictif semble très sensible à la fréquence du mouvement de la cible et à l'amplitude de l'angle visuel, comme cela a été récemment confirmé par Kveraga *et al.* (2001). Ces auteurs ont demandé aux sujets de suivre des yeux les mouvements sinusoïdaux verticaux d'une cible sur un écran, dont les phases d'inversion de la trajectoire étaient masquées. Les sujets étaient parfaitement capables de calquer le mouvement de leurs yeux sur celui de la cible, même après disparition momentanée de cette dernière, démontrant ainsi qu'ils avaient intériorisé son mouvement en se construisant un modèle à partir de la vitesse de la cible, comme cela avait déjà été suggéré par Barnes et coll. (1997, 1999). De plus, les prédictions sur le mouvement de la cible étaient telles que les sujets pouvaient produire des décélérations et des accélérations. Malgré cela, le modèle a ses limites : les performances des sujets se dégradaient avec l'augmentation de la fréquence du stimulus et/ou la diminution de l'amplitude du déplacement de la cible visible, ce dernier facteur entraînant une dégradation de la performance

plus importante. La connaissance *a priori* de la direction du mouvement influence très nettement les premières étapes du processus visuel de perception du mouvement. Ceci facilite vraisemblablement la coordination entre les mouvements des yeux, ainsi que le jugement perceptif et le suivi par anticipation du mouvement d'une cible (Krauzlis & Adler, 2001).

Les paramètres de vitesse et d'accélération semblent accessibles au niveau des aires traitant les informations visuelles. Les neurones de l'aire MT modulent leur activité par rapport à la vitesse (préférentielle) de l'image mais aussi en fonction des changements de vitesse de l'image (Lisberger *et al.*, 1981) ; ces changements sont détectés après que le stimulus ait accéléré pendant environ 130 ms comparé à la vitesse préférentielle (Lisberger & Movshon, 1999). Ce point est très important pour la capture d'objet car, d'une part, l'accélération de l'image est un signal primordial pour que l'œil ne prenne pas de retard (dû essentiellement aux délais des boucles de rétroactions) par rapport à la cible au cours de la conduite de la poursuite ou le suivi oculaire et, d'autre part, il semble que le système nerveux soit capable de dériver un signal d'accélération à partir de l'activité des neurones de l'aire MT (même si cela n'a pas encore été démontré de façon explicite que les hommes perçoivent directement l'accélération de l'image). Pour y arriver, le SNC pourrait tirer avantage des informations issues des muscles extra-oculaires, comme cela a été proposé dans certains modèles (Krauzlis & Lisberger, 1989, 1996), pour piloter l'accélération des yeux dans la poursuite d'une cible.

Récemment, des résultats très intéressants ont été rapportés par Klam et coll. (2001) concernant l'influence des entrées visuelles dans le choix des mouvements les mieux adaptés à la capture visuelle d'une cible en mouvement pour la suivre des yeux. Ils ont étudié les mouvements du regard lors du déplacement d'une cible à vitesse constante dans différentes directions chez des chats non-entraînés.



**Figure II-22. Deux stratégies de suivi oculomoteur.** Données brutes des mouvements de la cible et des yeux montrant les deux stratégies utilisées. **A,C** *Stratégie d'interception* respectivement dans les directions horizontale et verticale. Lorsque le regard est loin de la cible au moment où elle commence à bouger, le chat génère une saccade d'interception (*IS*) vers la cible, puis un mouvement lissé de l'œil (*SEM*) dans la direction de la cible. **B,D** *Stratégie de suivi* respectivement dans les directions horizontale et verticale. Le regard est initialement près de la position initiale de la cible, et le chat suit la cible avec une série de saccades de suivi (*TS*) et des mouvements oculaires intersaccadiques lissés. Les lignes pointillées représentent la position de l'œil et de la cible lorsqu'ils sont alignés avec le centre de l'écran devant l'animal (représenté par 0). Tracés de l'œil et de la cible exprimés en degré (*Eh*, *Ev* positions horizontale et verticale de l'œil ; *Th*, *Tv* positions horizontale et verticale de la cible). (D'après Klam et coll. 2001).

Deux stratégies oculomotrices sont apparues (**Figure II-22**), dont le choix était fonction de l'importance de l'erreur entre la position actuelle de l'œil et celle de la cible, au début du mouvement de cette dernière :

- Lorsque l'erreur était grande, les chats faisaient une saccade d'interception vers la cible mais dans une direction opposée à son déplacement, suivi de mouvements de poursuite : il s'agit d'une *stratégie d'interception* (Figure II-22 A et C). Dans ce cas, l'amplitude de la saccade était corrélée avec l'erreur enregistrée 100 ms avant le début de celle-ci. Le vecteur de la saccade était dirigé vers une position située en avant de celle de la cible, le long de sa trajectoire. Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés chez l'homme dans des tâches d'interception visuo-motrices. Smeets et coll. (Brenner *et al.*, 1998 ; Smeets & Brenner, 1995 ; Smeets & Kosslyn, 2001) ont en effet montré que lors de l'interception visuo-manuelle d'une cible en mouvement rapide, les sujets déplaçaient leur main vers une position que la cible allait occuper quelques millisecondes plus tard, ce qui suggère l'existence d'un contrôle prédictif basé non seulement sur la prise en compte de la **position** de la cible, mais aussi de sa **vitesse**. L'efficacité de cette stratégie vient du fait que les saccades d'interception sont très rapides et que leur latence est indépendante de l'erreur de la position initiale de l'œil, permettant ainsi de pouvoir suivre une cible même lors de changements de direction imprévisibles.
- Lorsque l'erreur était faible, ils suivaient la direction du déplacement de la cible avec des saccades entre-coupées de mouvements oculaires lents intersaccadiques réduisant l'angle entre la ligne de visée et la direction de la cible: il s'agit d'une *stratégie de poursuite* (Figure II-22 B et D). Cette stratégie met également en jeu des mécanismes prédictifs utilisant le même échantillonnage (100 ms) permettant de prédire la position future de la cible et de programmer les premières saccades à partir du vecteur du mouvement (position et vitesse) de la cible. Il s'en suit que des mouvements d'ajustement apparaissent afin d'éviter une trop grande avance ou un trop grand retard de l'œil ; il semble que le signal régulateur soit l'erreur de position (de Brouwer *et al.*, 2001, 2002). Contrairement à la première stratégie, celle-ci implique un contrôle essentiellement intermittent des mouvements oculaires comme cela a déjà été montré dans les mouvements de suivi d'une cible à l'aide du bras (Hanneton *et al.*, 1997 ; Miall *et al.*, 1993).

Ces résultats sont à mettre en rapport avec ceux de Edelman et coll. (2001). Ces auteurs ont décrit une dépendance de l'activité des neurones de la couche intermédiaire du colliculus supérieur (appelées « cellules du mouvement visuellement déclenché » ; Mohler & Wurtz, 1976) à la saccade réalisée en la présence ou l'absence temporaire de la cible visuelle. Les décharges liées à la saccade étaient proportionnelles au temps d'exposition de la cible visuelle.

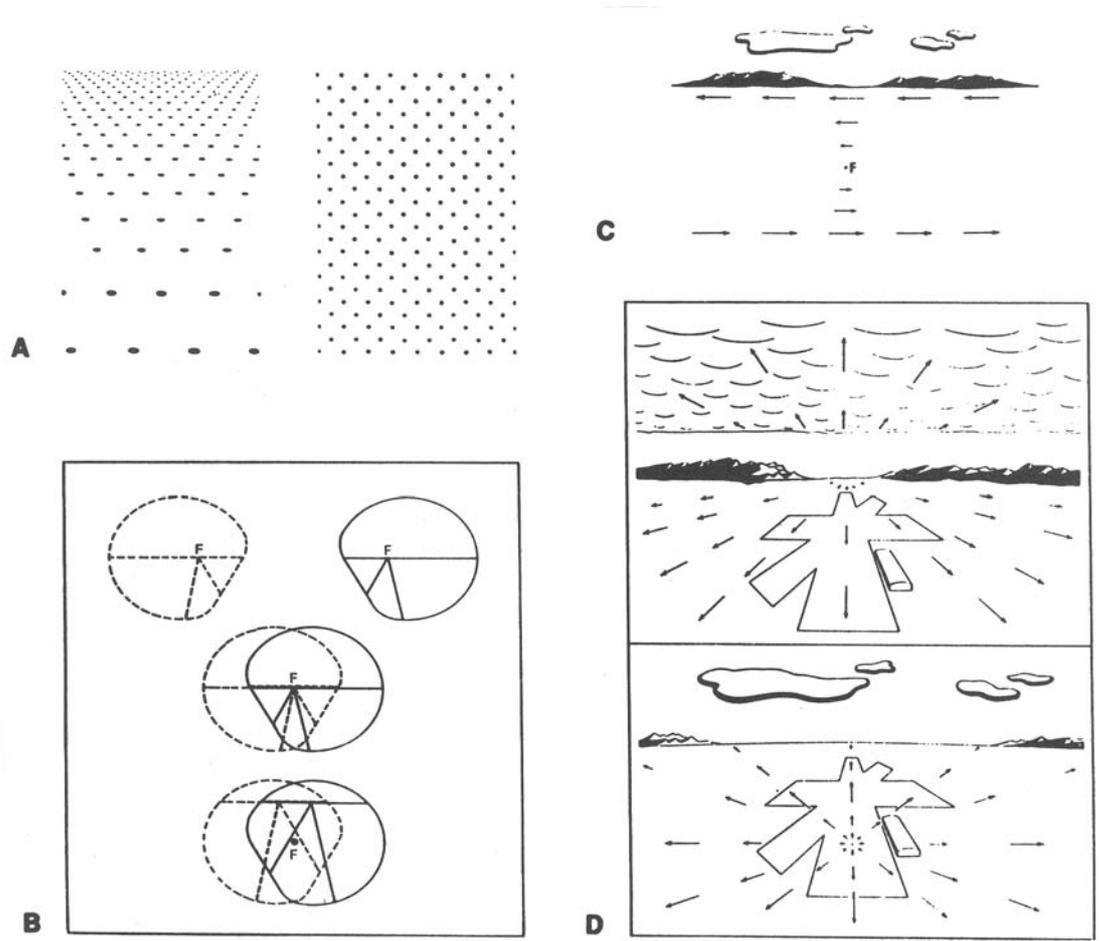
## ***II.3. Particularités liées à l'utilisation des entrées sensorielles***

### **II.3.1. Utilisation des informations visuelles dans le contrôle visuo-moteur**

#### *II.3.1.1. Approche écologique*

Deux approches s'opposent quant à leur façon d'intégrer les informations visuelles dans le contrôle moteur. La première, qualifiée d'**écologique**, stipule que l'utilisation des informations optiques n'implique aucunement un traitement cognitif puisque la texture de notre environnement ou les déplacements du sujet (ou d'un objet) dans cet environnement constituent une information *visuo-kinesthésique* donnant *directement* accès à des « variables d'ordre supérieur ». Ce sont ces variables qui sont utilisées dans le contrôle moteur (Gibson, 1951 ; Gibson, 1958 ; Gibson, 1966 ; Gibson, 1977 ; Gibson, 1979).

Le **flux optique**, qui véhicule ces deux types d'informations, et l'**affordance** sont les deux éléments au centre de cette approche. Le flux optique se définit comme les transformations de l'image rétinienne liées au mouvement (généralement associées à un point d'expansion de l'image), c'est-à-dire au résultat de l'interaction entre le défilement de la scène visuelle, la vitesse et l'orientation du sujet durant son déplacement. L'affordance est avant tout ce qui permet de rendre compte de l'adaptation immédiate de l'individu à son environnement. C'est une perception qui renvoie aux caractéristiques ou invariants que l'environnement fournit directement au sujet ; par ce concept, Gibson introduit une distinction entre ce qui est présent dans l'environnement (variable physique ou « *extérosécificique* ») et ce que le sujet perçoit de son environnement (variable perceptive ou « *propriosécificique* ») (**Figure II-23**). Ainsi, le sujet peut percevoir la structure de son environnement (fonction extéroceptive de la vision) (**Figure II-24**) mais il peut également percevoir son mouvement (fonction proprioceptive de la vision) dès lors qu'il se déplace dans son environnement comme dans la locomotion, ou qu'un objet se déplace vers lui comme dans la capture d'une balle (**Figure II-25**). L'affordance permet une adaptation immédiate du sujet à son environnement et aux objets qu'il contient, sous la forme d'une action qui tient compte de la perception.



**Figure II-23. Gradients de simulation visuelle associés à la perception de la profondeur.** (D'après Gibson, 1951 In : (Richelle, 1994 ), p. 170).

**A** : à gauche, gradient de *texture* visuelle produit par la présentation en perspective d'une surface de points (ce gradient contribue à spécifier la distance relative en profondeur de deux triangles) ; à droite, vue frontale de la même surface.

**B** : gradient de *disparité* des projections rétiniennes binoculaires d'une route vue en perspective. En haut : champs monoculaires de l'œil gauche (traits discontinus) et de l'œil droit (trait continu) lorsque le point de fixation (F) binoculaire est sur l'horizon. Au centre : la combinaison des deux champs monoculaires entraîne une variation progressive (de haut en bas) de la disparité des deux images de la route en deçà du point de fixation (gradient de disparité croisée). En bas : lorsque F se trouve en deçà de l'horizon, il y a double gradient de disparité. La portion d'image située au-delà du point de fixation (partie supérieure du champ visuel) est en disparité homonyme et celle en deçà (partie inférieure) en disparité croisée.

**C** : gradient de *parallaxe* de mouvement d'un terrain vu latéralement à partir d'un véhicule se dirigeant vers la gauche. Au-delà du point F centré par le regard, les mouvements du flux optique du terrain ont la même direction que celle du véhicule et en deçà, la direction est contraire. Le gradient consiste dans la variation de vitesse de ces mouvements du flux (longueur des vecteurs).

**D** : gradient de parallaxe de mouvement lors du vol horizontal longitudinal (en haut) et de l'atterrissage (en bas) d'un avion. Le seul point fixe dans le champ visuel est celui vers lequel se dirige l'avion. Le reste comporte une expansion de flux optique. Ici encore, la longueur des vecteurs représente la vitesse des diverses composantes de ce flux.

De façon indirecte, l'astrophysicien Sir F. Hoyle a provoqué un regain d'intérêt pour cette théorie écologique. Dans sa nouvelle de science fiction *The Black Cloud* (1957), il décrit un nuage noir, localisé à une certaine distance en dehors du système solaire, dont l'angle solide sous-tendu à la surface de la Terre augmentait alors que son centre restait parfaitement dans la même direction. La question posée aux scientifiques de la Terre était de savoir combien de temps il restait avant que le nuage n'entre en collision avec notre planète. Sous certaines conditions (nuage considéré comme un objet solide se déplaçant à vitesse constante,  $d\theta/dt$  – donc sans expansion propre –, et avec un angle solide,  $\theta$ , inférieur à  $10^\circ$ ), l'un des héros du roman de Hoyle proposa d'utiliser l'équation :  $T = \theta / (d\theta/dt)$ <sup>8</sup> pour déterminer le temps  $T$  restant avant la collision entre le nuage et la Terre (Kaiser & Mowafy, 1993 ; Regan, 1997 ; Regan & Gray, 2000). Ce paramètre correspond au ratio entre l'angle solide sous-tendu au point d'observation et de son taux de variation temporel. Il donne directement le temps avant la collision sans qu'il soit nécessaire de connaître la distance ou la vitesse de l'objet. Cette formulation de  $T$  a été reprise et dénommée  $\tau$ -margin (marge de  $\tau$  que nous noterons  $\tau_m$ ) par D.N. Lee. (Nous reviendrons sur la description de ce paramètre, p. 59).

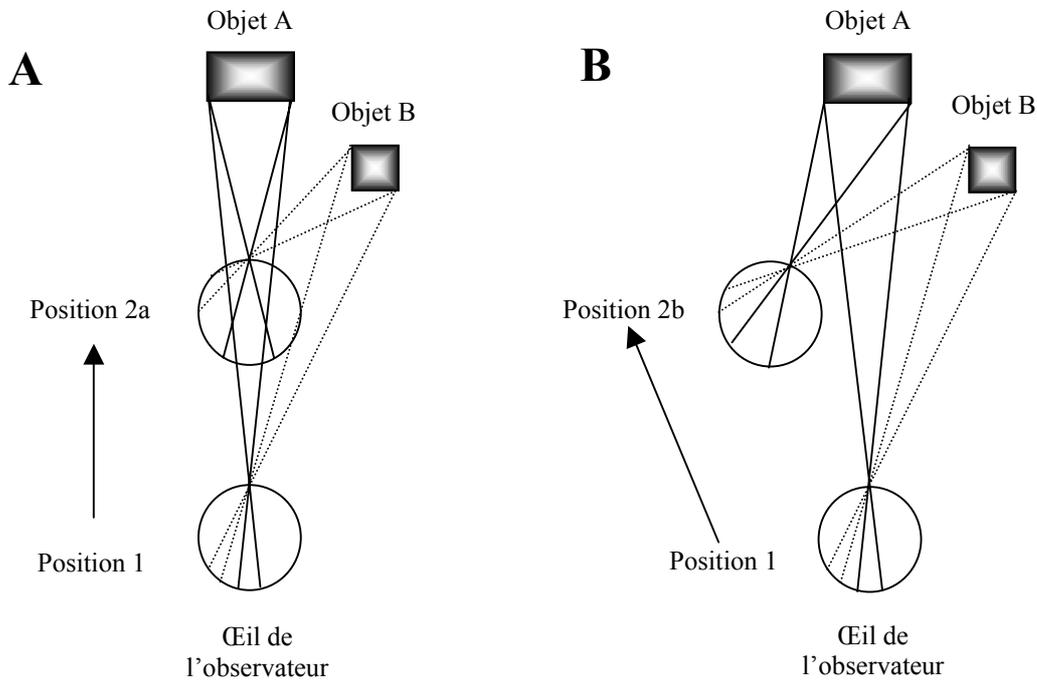
Les développements apportés par D.N. Lee à la théorie gibsonienne ont renforcé le rôle proprioceptif de la vision dans la planification et la synchronisation de nos mouvements. Il a en particulier proposé une description mathématique (Lee, 1976) dont l'objectif est de rendre compte de la façon dont le SNC gère des activités motrices très diverses tel que : le plongeon (chez les fous de Bassan) (Lee & Reddish, 1981), le vol (des colibris) (Lee *et al.*, 1991), la conduite automobile ou la collision entre deux corps (Lee, 1976), la frappe de balle (Lee *et al.*, 1983), le saut (Lee, 1980, Lee & Young, 1985), la locomotion (Lee, 1974), le saut en longueur (Lee *et al.*, 1982), pour ne citer que celles-ci.

Ces activités nécessitent toutes de gérer le minutage de certains événements les uns par rapport aux autres et/ou de synchroniser nos actions par rapport à un moment précis; ce dernier est identifié comme étant 1°) le moment du contact entre nous et un objet soit pour l'éviter (éviter une collision), soit pour atteindre une position précise de l'espace (comme dans le pointage locomoteur ou dans le saut en longueur), ou bien comme 2°) le moment où l'on pourra intercepter un objet (capture ou frappe de balle par exemple).

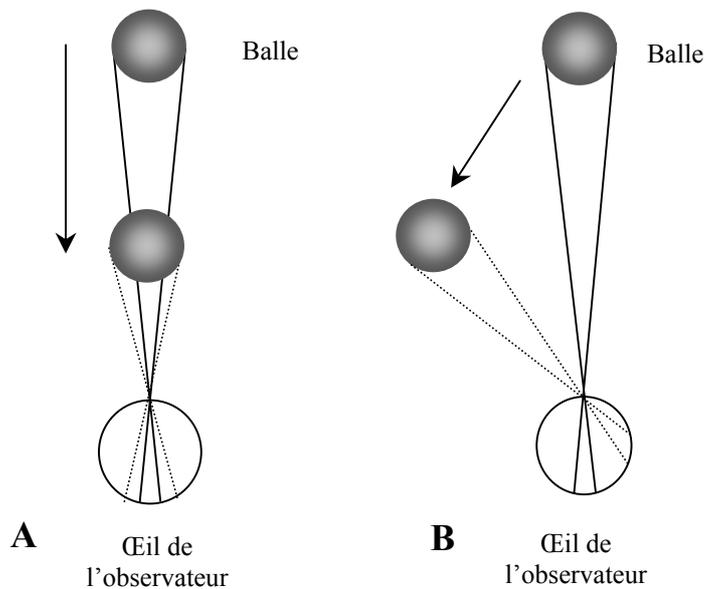
---

<sup>8</sup> Purdy (1958) et, plus tard, Schiff (1965) ont repris cette équation pour leurs travaux consacrés à la perception de l'espace et à l'analyse du temps avant une collision (e.g. Schiff & Detwiler, 1979, p.649).

Comment le flux optique peut-il fournir des informations sur le déplacement et la vitesse d'un objet (ou de nous-même) dans l'environnement, informations qui seront ensuite utilisées pour déterminer un temps d'arrivée/ de collision/ au contact/ de passage ?



**Figure II-24. Flux optique lorsque l'observateur est mobile.** Elle spécifie la direction et la vitesse de déplacement (d'un seul œil pour simplifier) d'un observateur dans un environnement contenant les objets A et B (D'après Schmidt, 1998, p. 75).



**Figure II-25. Flux optique lorsque l'observateur est immobile.** Le flux optique fournit des informations sur la vitesse et le direction du déplacement de la balle par rapport à un observateur fixe (D'après Schmidt, 1993, p. 77).

Deux exemples sont donnés par les figures **Figure II-24** et **Figure II-25**. Les projections et le glissement des images rétiniennes des objets de notre environnement (via les effets de parallaxe) nous donnent des informations tant sur la direction que la vitesse soit sur notre propre déplacement, soit sur celui d'un objet lorsque nous sommes immobiles. Par exemple, dans la **Figure II-24A**, pendant le déplacement de l'observateur de la position 1 à la position 2a, l'image de l'objet A se dilate tout en restant centrée sur la fovéa alors que celle de l'objet B se dilate moins mais se déplace de façon continue vers la gauche sur la rétine. Ainsi, la vitesse peut être détectée *directement* tant par les changements d'angle entre les facettes des objets que par le mouvement de la projection rétinienne ; des mouvements plus rapides entraînant des changements de ces angles ou des glissements dans les mêmes proportions. La distinction entre les directions des déplacements par rapport à l'environnement, illustrées par la **Figure II-24A** et la **Figure II-24B**, se fera par les variations relatives des angles des objets présents : dans la première situation l'image de l'objet A reste centrée sur la fovéa, alors que ce n'est pas le cas dans la seconde ; cette différence suffit à indiquer que la direction des deux mouvements relative à l'environnement (et aux objets présents) n'est pas la même dans les deux situations. Lorsque l'objet est mobile et que l'observateur est immobile, comme c'est le cas dans la **Figure II-25**, la direction de la trajectoire et la vitesse de l'objet peuvent être obtenues, elles aussi, par les dilations et les glissements de l'image rétinienne de l'objet. Ainsi, la vision périphérique est primordiale pour ce genre de tâches.

Lee (1976, 1980, Lee & Young 1985) a montré que pour un objet en approche sur la ligne visée, le temps d'approche ou temps restant au contact ( $t_c$ ) était donné par le rapport entre la distance actuelle ( $Z$ ) divisée par la vitesse d'approche instantanée ( $V = -dZ/dt$ ). Cette quantité physique ( $Z/V$ ) donne  $t_c$  à la condition que la vitesse reste constante pendant toute l'approche. Pour des raisons de clarté, Lee a dénommé « tau-margin » ( $\tau_m$ ) la relation de 1<sup>er</sup> ordre donnant  $t_c$  (c'est-à-dire ne prenant pas en compte les accélérations). Par ailleurs, Lee (1976) a démontré que le taux de dilatation ( $\phi$ ) sur la rétine d'un objet en approche à vitesse constante sur la ligne de visée, était donné par la réciproque de  $\tau_m$ , soit :

$$\tau = \frac{d\phi / dt}{\phi} = -\frac{dZ / dt}{Z} = \frac{1}{\tau_m} \quad [1]$$

où  $\tau$  représente la **quantité optique** et  $\tau_m$  la **quantité physique**. Ainsi, plusieurs niveaux interviennent dans l'estimation  $t_c$ .

Wann (1996) résume les différentes références comme suit :

$$\begin{array}{ccccccccc} \text{Référence} & & \text{Référence} & & \text{Référence} & & \text{Référence} & & \text{Référence} \\ \text{temporelle :} & & \text{environnementale} & & \text{optique} & & \text{rétinienne} & & \text{théorique} \\ t_c & = & Z/\dot{Z} & = & \alpha/d\alpha & = & r/rd & = & \tau \end{array}$$

où  $t_c$  est le temps-au-contact,  $Z$  la distance de la tête par rapport à l'objet,  $\alpha$  l'angle visuel soutenu par l'objet,  $r$  est la taille de l'image rétinienne, et  $\tau$  est la marge de  $\tau$  pour un objet donné. Concernant les phases d'approches avec décélération, Lee a proposé que la tâche soit gérée en maintenant constant le taux de variation de la valeur de  $t_c$  (appelée «  $\tau$  dot » par les anglo-saxons, et notée  $\dot{\tau}$ ), ce que résume la relation suivante :

$$\begin{array}{ccccc} \text{Référence} & & \text{Référence} & & \text{Référence} \\ \text{théorique :} & & \text{environnementale} & & \text{rétinienne} \\ \dot{\tau} & = & 1 - Z\ddot{Z} / \dot{Z}^2 & = & 1 - r\ddot{r} / \dot{r}^2 \end{array}$$

À partir de ces relations, il est possible d'obtenir  $t_c$  selon trois méthodes. Celles-ci ont fait l'objet d'une taxonomie par Tresilian (1990, 1991) dont l'objectif était de clarifier l'interprétation des différents résultats liés à l'utilisation des différentes informations optiques. Cette nomenclature a le mérite de montrer quel type d'informations peut être utilisé en fonction des situations auxquelles le sujet doit faire face. Mais, elle montre également qu'une distinction doit être faite entre les tâches utilisant une première catégorie qualifiée de « *globale* » (estimation faite à partir de la radiale du flux optique pendant la translation d'un observateur) et celles qui utilisent l'autre catégorie nommée « *locale* » (estimation faite à partir des transformations de l'image rétinienne de la surface d'un élément de l'environnement sans utiliser la vitesse de déplacement). Nous préciserons cette distinction ci-après, à mesure que nous détaillerons les méthodes permettant d'accéder à  $t_c$  grâce aux variables optiques.

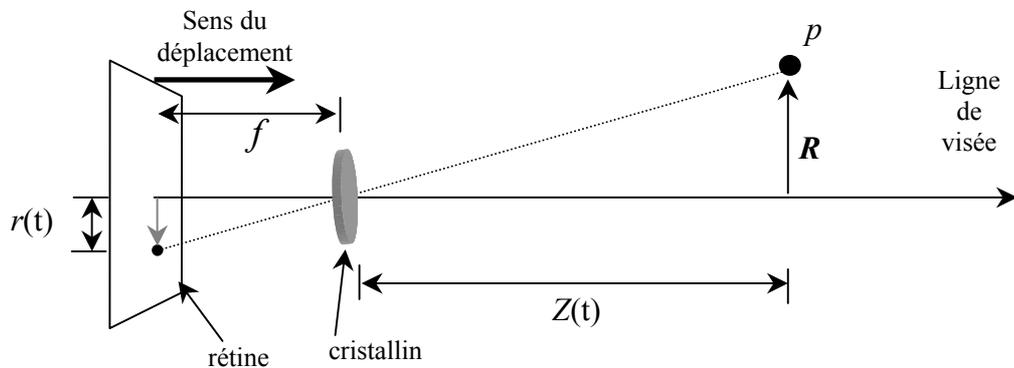
### ***Méthodes pour estimer le temps restant avant le contact***

La **première** des trois méthodes s'intéresse au mouvement des points d'un flux optique qui se projettent sur la rétine durant le mouvement d'un observateur. Considérons un élément de texture ( $p$ ) de l'environnement situé à une certaine distance  $Z(t)^9$  de l'œil. Le point  $p$  se projette

---

<sup>9</sup> L'indice (t) indique que la mesure est réalisée à un instant donné, t, et que cette information est disponible pendant tout le mouvement.

sur la rétine à une certaine distance  $r(t)$  du foyer d'expansion, et s'éloigne de ce foyer à une certaine vitesse rétinienne  $\dot{r}(t)$  (**Figure II-26**).



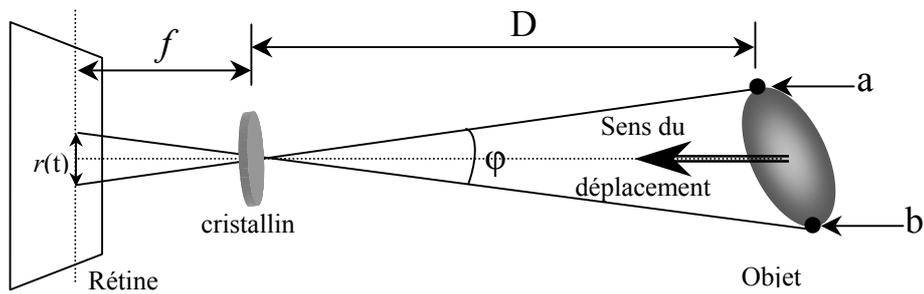
**Figure II-26. Relations optiques entre un point immobile et un observateur en mouvement.**  $D(t)$ , distance entre l'objet et l'œil ;  $f$ , la distance focale.  $R$ , excentricité par rapport à la ligne de visée.  $r(t)$ , distance entre le foyer et la projection du point sur la rétine.

En utilisant l'égalité géométrique des triangles et en dérivant par rapport au temps, on obtient à

un instant donné :  $\frac{Z(t)}{\dot{Z}(t)} = \frac{r(t)}{\dot{r}(t)} = \tau_m(t)$  (où  $\tau_m(t)$  permet de prendre en compte le fait que cette

valeur est disponible en continu tel que l'a proposé D.N. Lee). Si l'observateur se déplace à vitesse constante,  $\tau(t)$  est égal au  $t_c$  d'un élément de la texture de l'objet situé dans un plan perpendiculaire à l'œil. Puisque ce paramètre est défini à partir de caractéristiques de la vitesse du champ visuel, il est appelé  $\tau$  global (noté  $\tau_G$  dans la nomenclature de Tresilian). Il nécessite non seulement que l'observateur soit en mouvement dans son environnement à vitesse constante, mais également que la détection des coordonnées du point de dilatation se fasse dans un système de coordonnées rétinien, ce qui est tout à fait possible comme nous l'avons vu plus haut (cf. II.2.3.1).

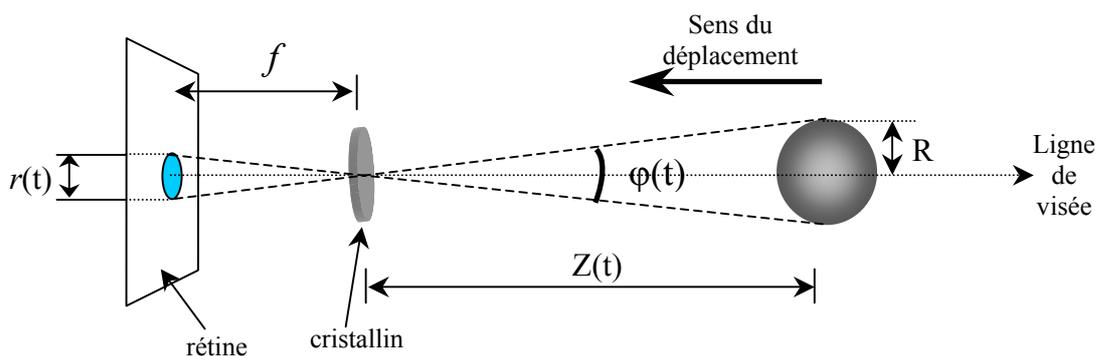
Pour la **seconde** méthode, nous devons considérer une surface solide quelconque en mouvement vers un observateur. La méthode permettant d'obtenir  $\tau_m(t)$  utilise le *taux relatif de séparation entre deux points de cette surface en mouvement sur la ligne de visée* (**Figure II-27**), mais sous certaines conditions : l'angle solide sous-tendu par l'objet en mouvement est petit, l'objet possède une vitesse constante et aucune vitesse angulaire (surtout s'il n'est pas sphérique).



**Figure II-27. Relations optiques entre deux points d'une surface quelconque en mouvement vers un observateur immobile.** Les paramètres sont les mêmes. Ici, on considère non plus un point mais deux points (a et b) dont la projection sur la rétine permet de former un angle  $\alpha(t)$ .

De la même façon que précédemment, on peut obtenir  $\tau(t)$  à partir de l'angle  $\varphi(t)$  et de son taux de dilatation sur la rétine  $\dot{\varphi}(t)$ , qui correspond au degré de séparation entre deux points de la surface d'un objet (ne possédant par de vitesse angulaire).  $\tau(t)$  est alors égal à :  $\varphi(t) / \dot{\varphi}(t)$ . Cette variable correspond au  $\tau$  local de la nomenclature de Tresilian (noté  $\tau_L^{[1]}$ ).

La **troisième** fait également appel au *taux de dilatation de l'image de l'objet (ici sphérique) en mouvement sur une surface de projection (ici la rétine)* sous les mêmes conditions que précédemment (**Figure II-28**).



**Figure II-28. Relations optiques de l'image d'une sphère en approche vers un observateur immobile.** R, rayon de la sphère ;  $Z(t)$ , distance entre la sphère et l'œil ;  $\varphi$ , angle solide sous-tendant la sphère à partir du point d'observation. La sphère se déplace vers l'observateur immobile à vitesse constante.

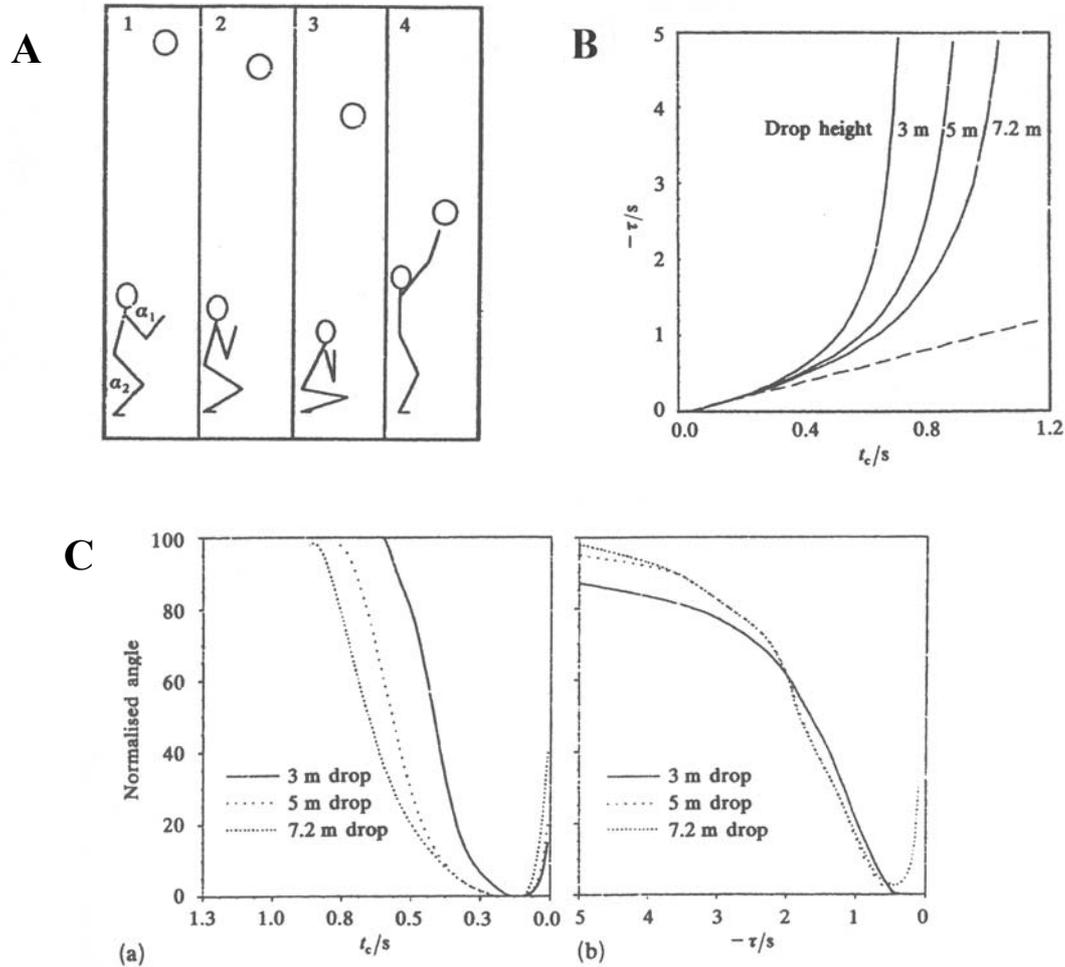
Lee et Young (1985) ont défini la variable  $\tau(t)$  comme étant elle aussi égale à :  $\varphi(t) / \dot{\varphi}(t)$ . Cette quantité donne  $t_c$  si l'objet se déplace à vitesse constante et correspond au  $\tau_L$ <sup>[2]</sup> de la taxonomie de Tresilian.

Tresilian (1993) rappelle que « si la réponse d'un organe sensoriel à un stimulus  $\sigma$  est proportionnel à  $\log_{\sigma}$  [...], alors la dérivé de cette réponse est égale à la réciproque de  $\tau$ -margin » (p. 672). En effet, Bootsma et Oudejans (1993) ont montré que les accélérations, qui correspondent mathématiquement à la dérivée seconde de la position par rapport au temps, n'étaient pas forcément calculées de la sorte par le système visuel. « Un accéléromètre construit sur la base d'un cristal piezo-électrique ne calcule pas l'accélération en dérivant deux fois. Au contraire, il la donne directement » (p. 1042). Puisque  $d(\ln x) / dt$  est égal à  $1/x * dx / dt$ , les équations données plus haut peuvent s'écrire :  $\tau = \frac{1}{\tau_m} = \frac{\dot{\sigma}}{\sigma} = \frac{d(\ln \sigma)}{dt}$ .

L'erreur liée à l'utilisation de  $\tau_m$  étant négligeable, il serait alors possible de se passer des accélérations dans les estimations de  $t_c$ . C'est ce qu'ont voulu démontrer Lee et coll. (1983) en utilisant un paradigme dans lequel les sujets devaient sauter et frapper une balle qui était lâchée à des hauteurs différentes (et donc accélérant sous l'effet de la gravité). Leurs résultats montrent que les sujets ne gèrent pas la tâche en prenant en compte le temps réel restant avant le contact mais en utilisant  $\tau_m$  pour déclencher leur saut et la frappe (**Figure II-29**). L'action est déclenchée à un instant (t), où  $t_c(t)$  et  $\tau_m(t)$  ont des valeurs proches.

Par ailleurs, Regan et ses collaborateurs (1986b, 1989, 1973, 1978, 1979) ont apporté certaines preuves de l'existence de détecteur de dilatation de l'image rétinienne (appelé encore « looming ») dans le système visuel de l'homme. Chez le pigeon, Frost et ses collaborateurs (Sun & Frost, 1998 ; Wang & Frost, 1992). Plus récemment, Rind et Simmons (1997, 1999) ont montré que des neurones semblent coder cette information (éventualité d'une collision) à la fois dans la ligne de visée (notée « on-axis ») mais aussi selon une trajectoire variant par rapport à leur angle d'approche (notée « off-axis »). Ces neurones font partie de la zone dorso-postérieure du noyau rotundus, un noyau cérébral situé en aval du toit optique. Ces neurones voient leur activité augmenter à un moment fixe avant la collision indépendamment de la taille absolue, de la norme de la vitesse ou de l'angle d'approche de l'objet (comme cela a été proposé par Lee, 1976). L'équivalent de ces cellules sensibles au moment de collision ont été trouvées chez le criquet (Rind & Simmons, 1999). Ces résultats corroborent les hypothèses de Koenderink (1985, 1986, 1990 ; Werkhoven & Koenderink, 1990a, 1990b) concernant les relations structurelles

locales entre certains détecteurs de mouvement rétinien qui permettraient de détecter entre autre le grossissement de l'image sur la rétine.



**Figure II-29. Données de l'expérience de Lee et coll. (1983).** En A, décomposition de la tâche de frappe de balle. Les angles  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$  correspondent respectivement aux angles du coude et du genou. En B, tracé montrant comment  $\tau_m$  ( $-\tau$ ) varie par rapport à  $t_c$  pour un objet en chute libre (la droite représente la condition où l'accélération est nulle). En C, tracés des données de l'un des trois sujets (MA) avec a) l'angle du coude normalisé et tracé par rapport à  $t_c$ , b) l'angle du coude normalisé et tracé par rapport à  $\tau_m$  ( $-\tau$ )

Les  $\tau_L$  (notamment celui de la troisième méthode) sont plus intéressants pour la capture et la frappe de balle, alors que  $\tau$  global est plus spécifiquement attaché à la locomotion dans la mesure où il requiert un déplacement du sujet (Kaiser & Mowafy, 1993 ; Tresilian, 1990a, 1991).

### *Limites à la généralisation de $\tau$*

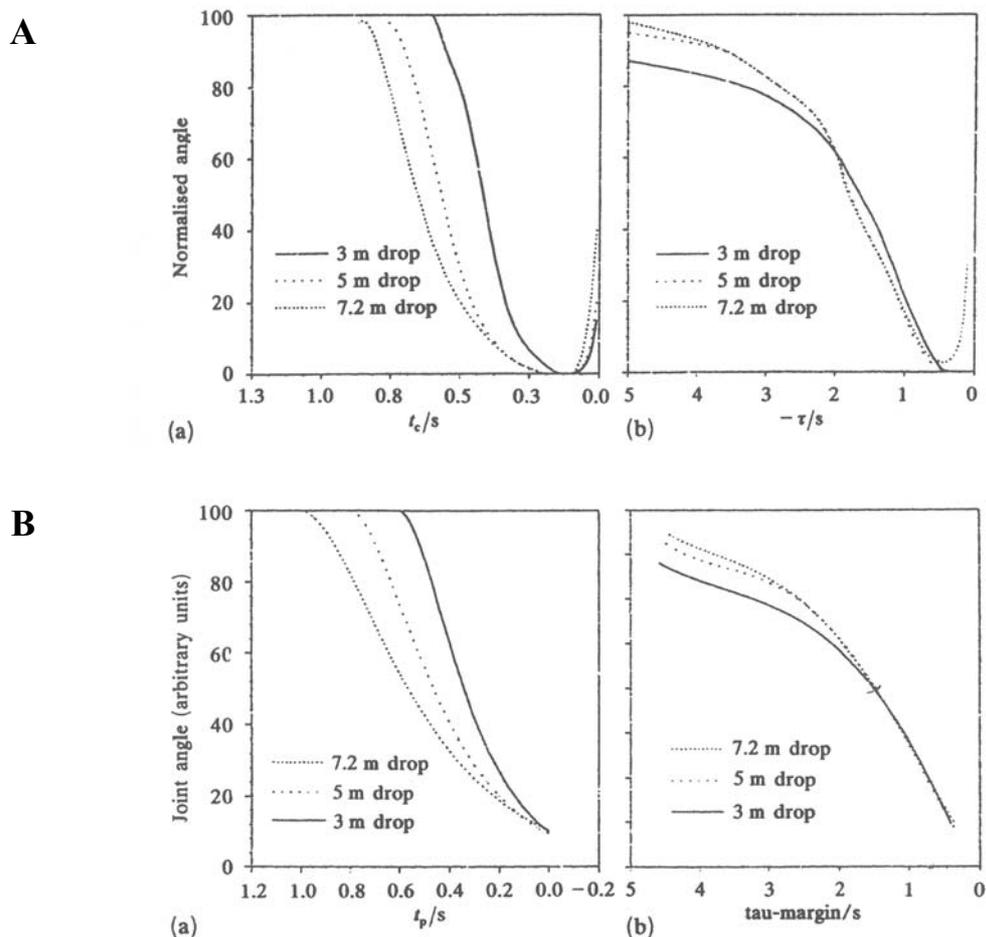
Lee a proposé que l'information fournie par  $\tau$  était l'une des principales informations utilisées pour estimer le temps au contact, quelles que soient les circonstances. Pour autant qu'elle soit séduisante, il semble que ce ne soit pas toujours le cas. Plusieurs expériences ont montré que  $\tau$  pouvait être associé à d'autres paramètres pour l'estimation de  $t_c$ , ou qu'il pouvait tout simplement ne pas être utilisé car non fiable pour la tâche en question. Par conséquent, une attitude plus prudente serait de considérer que le SNC utilise un ensemble d'indices perceptifs et cognitifs pour estimer  $t_c$  (DeLucia & Liddell, 1998 ; Lacquaniti & Maioli, 1989 ; Oudejans *et al.*, 1999 ; Smith *et al.*, 2001 ; Tresilian, 1995, 1999 ; Wann, 1996). Cela semble plus raisonnable dans la mesure où de nombreux travaux montrent qu'un système sensoriel défaillant, ou détruit, peut être remplacé temporairement, ou définitivement, par un autre pour que le SNC puisse malgré tout continuer à gérer les mouvements. On peut citer par exemple le cas où les informations visuelles sont utilisées en remplacement des informations proprioceptives chez des sujets désafférentés (Blouin *et al.*, 1993 ; Fleury *et al.*, 1994 ; LaRue *et al.*, 1975a, 1995 ; Taub *et al.*, 1975) ou vestibulaires chez les patients vestibulaires (uni- ou bi-latéraux) ou les sujets ayant fait un séjour en microgravité (Glasauer *et al.*, 1994 ; Glasauer *et al.*, 1995).

Une autre conséquence de l'hypothèse de  $\tau$  est que le contrôle du mouvement se fait en continu dans la mesure où l'information visuelle est disponible en permanence. Or, les données sur lesquelles Lee s'appuie pour justifier cette hypothèse sont critiquables. Tresilian (1993) a montré (**Figure II-30**, p. 664) que le décours temporel (par rapport à  $t_c$  ou  $\tau$ ) des données obtenues par Lee et coll. (1983) concernant le frapper de balle avec flexion du membre inférieur (et accompagnée ou non d'un saut), pouvaient très bien être reproduites à l'aide d'un autre type de relation faisant appel à l'hypothèse selon laquelle la dynamique qui caractérise les mouvements segmentaires lors d'un saut sur place est similaire à celle d'un système dynamique linéaire de second ordre de la forme :  $m\ddot{a} + b\dot{a} + ka = 0$ , soit un système masse-ressort<sup>10</sup> (Bizzi *et al.*, 1984 ; Feldman, 1966). Ainsi, « les données de Lee et coll. ne peuvent servir de base à la distinction entre l'hypothèse selon laquelle les mouvements sont continuellement contrôlés par l'utilisation de l'information relative à  $\tau$ -margin durant une approche accélérée, et celle d'un modèle dans lequel le mouvement balistique est déclenché par une information obtenue

---

<sup>10</sup> Le modèle de type masse-ressort a déjà donné des résultats intéressants concernant le contrôle moteur (Cavagna, 1977 ; Saltzman & Kelso, 1987 ; Seyfarth *et al.*, 1999). Smeets et Brenner ont également utilisé une équation de type masse-ressort pour modéliser le comportement de sujets qui devaient frapper une cible en mouvement (Smeets & Brenner, 1995).

seulement au début de l'acte » (Tresilian, 1993, p. 664). Ce point est très important car le contrôle continu du mouvement est l'un des soubassements de cette théorie écologique. Ceci nous intéresse tout particulièrement dans la capture de balle car, dans ce genre de tâches, les temps de mouvement sont très brefs (100-300 ms) ; la question sous-jacente est de savoir comment le SNC peut passer outre les délais visuel et moteur pour contrôler ce genre de tâche motrice. Certains auteurs ont rapporté cependant plusieurs résultats qui s'orienteraient vers un couplage perception-action de façon continu dans certaines tâches motrices (Laurent & Thomson, 1988 ; Lee *et al.*, 2001 ; Montagne *et al.*, 1999 ; Peper *et al.*, 1994 ; Savelsbergh *et al.*, 1993).



**Figure II-30. Comparaison d'un modèle de premier ordre et d'un modèle de second ordre censé rendre compte de la synchronisation des mouvement lors d'une frappe de balle.** Comparaison des courbes de variations des angles entre les segments des membres inférieurs durant un saut vertical pour frapper une balle lâchée de différentes hauteurs ; en **A**, les données recueillies par Lee et coll. 1983 et tracées par rapport au temps actuel  $t_c$  et le paramètre théorique  $\tau$  ; en **B**, les données obtenues par Lee et coll. (1983) simulées à l'aide d'un modèle masse-ressort et rapportée également au temps actuel ( $t_p$ ) et  $\tau_m$ .

Dans le cadre de l'estimation de  $t_c$ , Tresilian (1995) a proposé de réviser la théorie de Lee afin de prendre en compte 1°) les différentes variables optiques disponibles pour estimer  $t_c$ , 2°) les processus cognitifs pouvant intervenir dans cette estimation, et 3°) les différentes entrées sensorielles dont dispose le SNC et dont il peut tirer partie pour faire cette estimation.

Plusieurs indices, autres que  $\tau$ , peuvent participer à l'estimation du  $t_c$ . On peut citer les informations binoculaires qui, grâce aux informations proprioceptives des muscles extra-oculaires pourraient apporter leur contribution à l'obtention d'une valeur de  $\tau$  pour l'estimation de  $t_c$ , notamment par la détection instantanée de la direction du mouvement de l'objet (voir page 48). Mais, les informations binoculaires liées à la géométrie optique fournissent également des indices grâce à l'effet de parallaxe lié au déplacement du sujet dans son environnement ou à l'approche de la cible sur la ligne de visée ou non (Bennett *et al.*, 1999 ; Judge & Bradford, 1988 ; Laurent *et al.*, 1996 ; Regan, 1997 ; Regan & Gray, 2000 ; Tresilian, 1993d ; van der Kamp *et al.*, 1999). Récemment, Rushton et Wann (1999) ont préféré proposer un modèle prenant en compte à la fois les informations de disparité binoculaire et de dilatation rétinienne de l'image de l'objet (modèle dipôle). Ces deux paramètres sont susceptibles de fournir une estimation de  $t_c$  (Gray & Regan, 1997 ; Regan & Hamstra, 1993). ; le premier étant plus efficace pour les objets de petites tailles et le second pour les objets de grandes tailles. En introduisant une pondération sur chacun de ses paramètres en fonction de sa capacité à estimer  $t_c$ , ils ont montré que le choix du paramètre se faisait implicitement en faveur de celui qui donne la meilleure estimation de  $t_c$  (temps d'arrivée le plus précoce). Néanmoins, la disparité relative d'une balle en vol nécessite de faire référence à un élément fixe de l'environnement.

Un sujet est capable d'attraper un objet qui tombe en chute libre ou de taper une balle alors qu'ils passent l'un comme l'autre à une certaine distance (comme c'est le cas dans les sports comme le base-ball ou le tennis). Cette situation est intéressante car il a été démontré que l'estimation de  $t_c$  d'un objet suivant une trajectoire passant à proximité du sujet de façon non perpendiculaire était meilleure que celle faite sur un objet arrivant sur la ligne de visée (Schiff & Oldak, 1990). Ceci laisse à penser que le modèle initial proposé par Lee n'est qu'un cas particulier des situations plus générales que peut rencontrer le sujet.

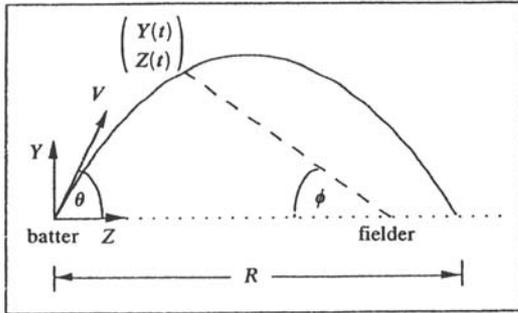
Un sujet ne laisse généralement pas un objet entrer en collision avec lui (il préfère l'éviter). Il peut aussi capturer un objet avant qu'il n'arrive sur lui (comme c'est le cas dans le base-ball). Il faut donc prendre en considération la distance en avant du sujet (capot de la voiture ou

longueur du bras par exemple) dans l'estimation du temps au contact, ce qui n'est pas le cas dans les propositions faites par Lee (Tresilian, 1991).

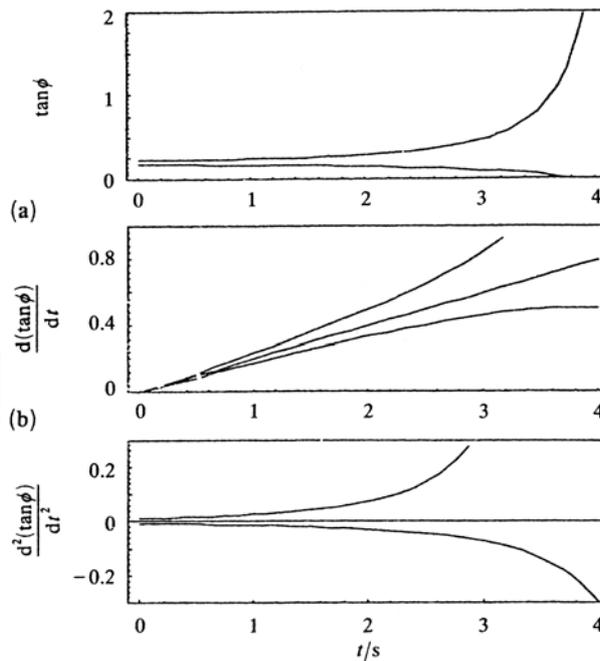
### II.3.1.2. *Autres approches*

#### ***Des approches sans $\tau$ pour la capture de balle***

Pour reprendre les critiques faites sur l'hypothèse  $\tau$ , Tresilian (1990, 1991) a rappelé que l'une des principales critiques faites au modèle de Lee était qu'il ne prenait pas en compte les accélérations (Lee *et al.*, 1983 ; Lee & Reddish, 1981 ; Todd, 1981). Lee considère que ce point n'est pas préjudiciable à la généralisation de sa théorie compte tenu de la faiblesse du système visuel humain dans la détection des accélérations (Gottsdanker *et al.*, 1961 ; Nakayama, 1985 ; Regan *et al.*, 1986 ; Runeson, 1974, 1975). En effet, ce système a besoin, d'une part, d'un **certain délai** (fenêtre temporelle allant, selon les auteurs, de 100 à 300 ms) car il ne détecte pas directement les variations de vitesse. D'autre part, cette détection ne peut se faire qu'à partir d'un **seuil de variation** de la magnitude de la vitesse qui oscille entre 15 et 25% environ mais qui serait plus sensible en ce qui concerne les variations de direction (Brouwer et coll., 2001 ; Werkhoven *et al.*, 1992). Pourtant, certains auteurs pensent qu'il est peut-être prématuré de considérer que les sujets sont incapables de prendre en considération l'accélération optique dans des tâches comme l'attraper de balle alors que le sujet est en mouvement (base-ball). Ce problème a déjà été soulevé par Chapman (1968) : sa solution consistait simplement à maintenir à zéro l'accélération verticale de la balle par nos propres mouvements (voir **Figure II-31** et **Figure II-32**) ; ceci implique que le sujet soit capable de détecter l'accélération de la balle (voir aussi McBeath *et al.*, 1995 ; McLeod & Dlenes, 1993 ; Michaels & Oudejans, 1992). Michaels et Oudejans (1992) (et avant eux Todd, 1981) ont effectivement rapporté que les sujets étaient capables de le faire. Pour autant, celle-ci n'était pas prise en compte de façon systématique. Elle restait néanmoins l'un des meilleurs paramètres utilisés par les sujets pour prédire si la balle allait atterrir en avant ou en arrière de la position actuelle du sujet, grâce à la stratégie d'annulation de l'accélération (similaire à une boucle de rétroaction négative). Michaels et Oudejans soulignent enfin qu'avec une accélération constante, il est nul besoin de prendre en compte des calculs préalables, ni de faire une présélection perceptive car la variable optique (qui fournit l'accélération) spécifie par elle-même ce qui doit être fait (Michaels & Oudejans, 1992, p. 220).



**Figure II-31. Coordonnées utilisées par Chapman (1968).** La balle est frappée par un batteur à l'origine, à une vitesse donnée,  $V$ . Elle parcourt une distance  $R$  avant de revenir à la hauteur à laquelle elle a été frappée. Un joueur de champ à une distance  $F$  du batteur voit la balle avec un angle d'élévation  $\phi$  quand elle est à la position  $[X(t), Y(t)]^T$  (T signifie une transposition). En considérant que les effets de l'air sont négligeables, si le joueur de champ est à la bonne place (point d'intersection entre la parabole et la droite parallèle au sol passant par l'origine (hauteur de la frappe), le taux d'augmentation de la tangente de l'angle d'élévation de la balle est constant. Pour toute autre position, ce taux n'est plus constant, mais il peut le redevenir si le joueur s'avance ou se recule (D'après Tresilian, 1993, p. 656).



**Figure II-32. a)** Dépendance de  $\tan\phi$  par rapport au temps,  $t$ , pour deux positions du joueur de champ : le *tracé inférieur*, joueur à une distance du batteur inférieure à  $R$  ; *tracé supérieur*, joueur à une distance du batteur supérieure à  $R$ . **b)** Taux de variation de  $\tan\phi$  pour les deux positions du joueur en (a). La ligne droite est le taux de variation vu tel qu'il est vu par le joueur à une distance  $R$  du batteur. **c)** Taux de variation de la fonction montrée en (b) (In : Tresilian, 1993, p. 657).

Le problème de cette « stratégie d'interception rétroactive » est que le joueur synchronise son arrivée avec celle de la balle à l'endroit où elle est censée tomber. Ceci peut paraître un peu « risqué » si l'on a pas droit à l'échec. McLeod et Dienes (1996) ont proposé une alternative. Leur stratégie est similaire à celle d'une personne qui veut prendre un bus en connaissant l'endroit et le moment où il va s'arrêter. En s'y rendant **un peu en avance**, on est plus sûr de l'avoir. Mais dans ce cas, on ne se situe plus dans une stratégie d'interception à proprement parler. De plus, il semble hasardeux de supposer que la personne (le joueur) puisse connaître, dès le début du mouvement de la balle, l'endroit où elle va atterrir. Todd (1981) et Saxberg (1987a, 1987b) ont en effet montré que cette information, peu fiable au départ, devient de plus en plus précise à mesure que la balle s'approche du sujet. Ces données vont donc à l'opposé de la « stratégie du bus » qu'ont proposé McLeod et Dienes.

### *Autres approches dans la capture d'objet*

Parmi les autres approches possibles, il y a celle que l'on qualifie de **cognitive**<sup>11</sup>, et qui met en avant les **processus de traitement et de transformation** de l'information, chacun renvoyant à des étapes différentes selon le type d'encodage utilisé pour se représenter les objets, l'environnement et leurs relations spatiales, ou tout simplement pour utiliser cette information (Kosslyn, 1991). Elle insiste également sur les **processus attentionnels** qui jouent un rôle primordial avant ou pendant l'action et qui influent, par conséquent, sur la vitesse de traitement de l'information (Posner, 1978). Cette approche implique l'utilisation de **référentiels** égocentrés ou allocentrés qui ne sont pas équivalents au niveau coût de traitement central dans l'élaboration d'une construction mentale de l'environnement (Amorim *et al.*, 1997) et dont l'objectif est de simplifier l'analyse et le traitement du flux informationnel. Enfin, elle fait appel à des **représentations** sous forme d'informations stockées (en mémoire de travail ou en mémoire à long terme) et catégorisées, qui doivent permettre d'accélérer les traitements et les identifications ultérieurs. Dans ce contexte, la notion de « **modèle interne** », dont nous allons parler plus loin, prend une autre coloration.

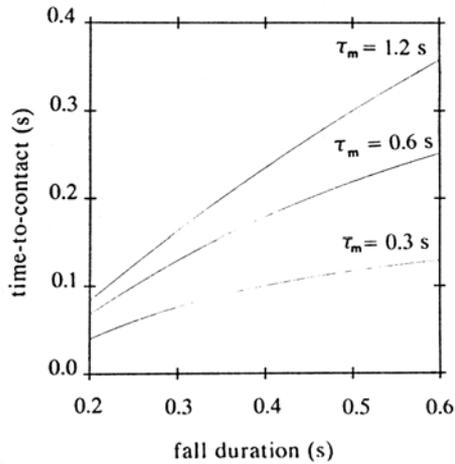
---

<sup>11</sup> On doit à cette approche des lois très connues qui montrent, d'une part, que le temps de réponse (lorsqu'un choix doit être fait à partir de plusieurs réponses possibles) est en relation linéaire avec la quantité d'information qui doit être traitée pour diminuer l'incertitude et amener le sujet à choisir la bonne réponse (loi de Hick, 1952) et, d'autre part, que le temps de mouvement est une fonction linéaire d'un indice de difficulté du mouvement à réaliser, qui est égal à :  $\text{Log}_2(2A/W)$ , où A est l'amplitude du mouvement et W la largeur de la cible (loi de Fitts, 1954).

Concernant la capture d'objet, Tresilian a montré que  $t_c$  peut être néanmoins spécifié de façon optique lors de situation où l'objet subit une accélération linéaire, mais avec des expressions plus complexes que celles impliquant une vitesse constante (Tresilian, 1991). Ces expressions nécessitent que plusieurs variables optiques soient accessibles, généralement angulaires. C'est par exemple le cas de la chute libre, soit en approche directe sur la ligne de visée (Lee *et al.*, 1983), soit en approche non-directe (c'est-à-dire par rapport à un point d'interception qui n'est pas situé sur la ligne de visée mais à une certaine distance du sujet) (Lacquaniti & Maioli, 1989a). Une première façon de contourner cette faiblesse serait de considérer que, pour les objets ayant des vitesses très élevées, le sujet fait appel à une stratégie consistant à utiliser une approximation de  $\tau$ . Mais cela ne peut expliquer la réussite des sujets dans certaines tâches visuo-motrices.

Si l'on considère le cas où un sujet doit attraper un objet en chute libre, sa main positionnée sur la trajectoire de l'objet afin de n'avoir à gérer qu'une variable temporelle (fermer la main au bon moment) et que l'on considère également que le sujet utilise  $\tau_m$  pour déclencher l'activité musculaire nécessaire à la fermeture de sa main sur la balle, on se trouve dans une situation où le sujet ne pourra réaliser correctement cette tâche. Lacquaniti et coll. (1993) ont utilisé l'équation de Lee et Reddish (1981) permettant de prédire  $t_c$  durant une chute libre et évaluer le temps d'initiation de l'activité musculaire correspondant.

La **Figure II-33** montre que l'utilisation de la variable optique  $\tau$  pour déclencher les activités musculaires ( $\tau_m$ ) entraîne une surestimation de  $t_c$  lorsque l'objet est accéléré. Plus précisément, l'application de l'hypothèse de  $\tau$  à la chute libre permet de prédire que plus le temps de chute est long (i.e. plus la balle tombe de haut), plus le sujet va initier son activité musculaire tôt.



**Figure II-33. Prédiction du  $t_c$  sous l'hypothèse de  $\tau$  dans le cas d'une capture de balle en chute libre.** Elle est obtenue grâce à l'équation de Lee et Reddish (1981) :  $t_c = \tau_m + d - (\tau_m^2 + d^2)^{1/2} - \delta$ , où  $\tau_m$  correspond à la valeur prédéfinie de la variable optique  $\tau$  et  $\delta$  le délai visuo-moteur (environ 0.1 s).

Les travaux de Lacquaniti et coll. (1992, 1989a, 1989b) ont montré que les sujets qui attrapaient une balle lâchée à des hauteurs différentes (donc en chute libre), activaient systématiquement leurs muscles par anticipation, en moyenne 100 ms avant l'impact (principalement le biceps puisque c'est un muscle équivalent de la flexion du coude – Bouisset, 1973). Or, si l'on applique la théorie de Lee à cette tâche, les sujets auraient dû activer leur biceps de plus en plus tôt par rapport à l'impact à mesure qu'augmentait la hauteur de lâcher.

Au contraire, il a été suggéré (Lacquaniti *et al.*, 1993 ; Tresilian, 1995 ) que les réponses motrices pourraient être synchronisées sur une estimation précise du  $t_c$  réel à partir de l'estimation directe de la hauteur du lâcher (hauteur dont les sujets avaient connaissance avant le lâcher puisqu'ils voyaient la position initiale de la balle), donné par l'équation :  $t_c = d - v(t) / g$ , où  $d$  est la distance actuelle de la balle,  $v(t)$  est la vitesse instantanée et  $g$  la gravité. L'estimation de la hauteur, qui correspond en fait à l'estimation de la distance entre la position de la balle et le sujet, peut être obtenue visuellement (la vision binoculaire étant plus efficace que la vision monoculaire), que cette distance soit estimée explicitement (de façon verbale) ou implicitement (par l'analyse des paramètres cinématiques de la saisie, notamment le pic de vitesse) (Bishop, 1989 ; Foley & Held, 1972 ; Goodale, 1996 ; Morrison & Whiteside, 1984 ; Servos, 2000).

Une autre solution serait que  $t_c$  devait être obtenu d'une façon différente, probablement à partir de plusieurs composantes du flux optique puisque, dans le cas d'un attraper de balle qui passe à une certaine distance devant soi, il existe une composante de translation qui s'ajoute à celle de la dilatation de l'objet. Les sujets humains sont en effet sensibles à cette double information (Schiff & Detwiler, 1979 ; Bootsma & Oudejans, 1993).

Compte tenu du fait que les tâches d'interception sont de très courte durée et que les effets de la gravité peuvent être considérés comme négligeables (pendant ce laps de temps, la gravité

n'a pas suffisamment accéléré l'objet), il est probable que les sujets peuvent utiliser une stratégie basée sur une approximation de la vitesse de l'objet considérée comme constante puisque les processus de contrôle sont directement reliés en continu à ceux qui vont extraire  $t_c$  (Bootsma & van Wieringen, 1990 ; Lee *et al.*, 1983 ; McLeod *et al.*, 1985 ; Tresilian, 1994).

Par ailleurs, les mouvements des yeux pourraient contribuer également à l'estimation du  $t_c$  (Sharp & Whiting, 1975) puisqu'il a été montré qu'ils extrapolent la position future de la cible (voir Glass *et al.*, 1989 ; Ron *et al.*, 1989 ; mais également les résultats de Klam et coll., 2001, p. 51). « *La sommation de la copie efférente de la commande encodant la vitesse de l'œil et celle de l'erreur de vitesse rétinienne fournissent un signal proportionnel à la vitesse de la cible* » (Lacquaniti et coll., 1993, p. 387).

Citons enfin que les accélérations peuvent être utilisées par les sujets dans le cas d'extrapolation d'un mouvement montré (voir masqué) grâce à l'utilisation d'un modèle interne de sa trajectoire (Jagacinski *et al.*, 1983 ; Runeson, 1975). Les informations visuelles seraient intégrées et interprétées par rapport au contexte dans lequel se déroule l'action motrice et par rapport aux modèles internes élaborés par le SNC (modèle intégrant ici la gravité), notamment pour faciliter le traitement du flux continu des informations sensorielles en vue de planifier au mieux les mouvements.

Ainsi, des systèmes sensoriels autres que la vision peuvent jouer un rôle important dans la détermination de  $t_c$  (Heuer, 1993 ; Shaw *et al.*, 1991 ; Tresilian, 1990a ; Tresilian, 1994).

### ***Autres approches pour la locomotion***

Lorsque l'on a les yeux ouverts, il est certes possible d'utiliser les informations du flux optique comme le propose Gibson ou Lee. Mais, en l'absence de vision (yeux fermés), le guidage de la locomotion ne peut plus se faire avec ces informations. Il faut faire alors appel à toutes les autres informations sensorielles disponibles (proprioceptive, vestibulaire), y compris les informations cognitives (mettant en jeu la mémoire spatiale en l'occurrence).

Dans les travaux qui se sont penchés sur ce problème, les sujets ont réalisé les tâches locomotrices les yeux ouverts, puis les yeux fermés (Thomson, 1980 ; Amorim & Stucchi, 1997 ; Fukusima *et al.*, 1997 ; Glasauer *et al.*, 1994 ; Glasauer *et al.*, 1995 ; Loomis *et al.*, 1992 ; Mittelstaedt, 1991 ; Philbeck *et al.*, 1997 ; Philbeck & Loomis, 1997 ; Steenhuis & Goodale, 1988). Ils ont apporté un éclairage nouveau concernant la perception visuelle et son utilisation,

tant dans l'exploration de notre espace visuel que dans la gestion de nos déplacements dans notre environnement.

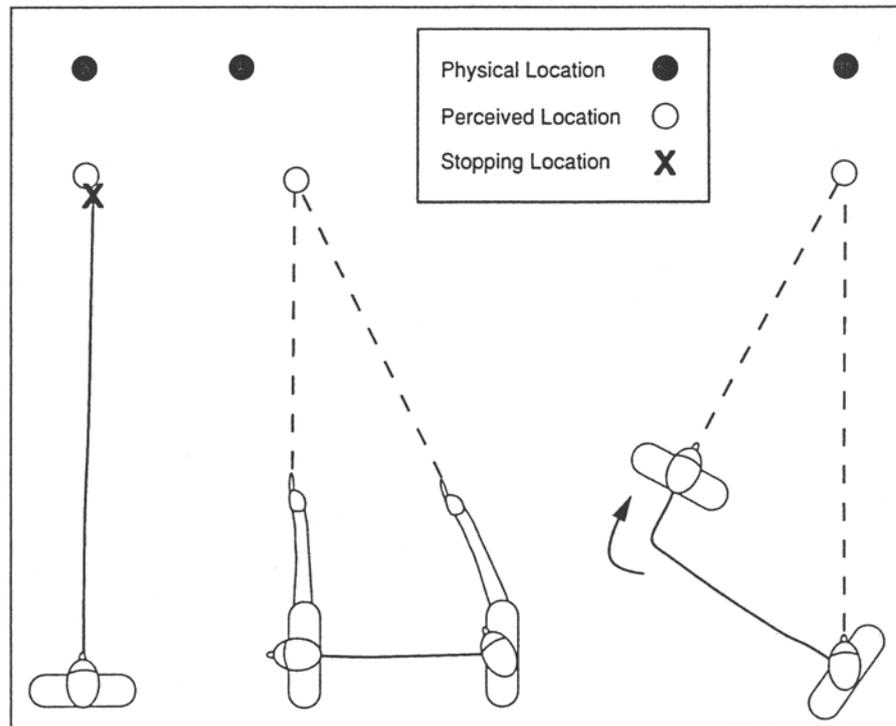
Thomson (1980, 1983) a été le premier à proposer un protocole où le sujet devait marcher vers une cible mémorisée, montrant dans une première expérience, un effet de la **distance** parcourue pour atteindre la cible mémorisée (au-delà de 9 m la précision diminuait fortement) puis, dans une seconde, un effet du **temps** mis pour atteindre cette même cible (au bout 8 s, la qualité de mémorisation de la cible chutait brutalement entraînant par là même une diminution de la précision du pointage locomoteur).

Ces résultats n'ont pu être reproduits (Rieser *et al.*, 1990 ; Steenhuis & Goodale, 1986). Au contraire, leurs résultats ont montré que les sujets devenaient **moins précis au-delà d'une distance** de 3 m lorsqu'ils avaient les yeux fermés : c'était donc la distance à parcourir qui était le facteur contrôlant la précision de la performance. La diminution de précision liée à la détérioration de la mémoire à court terme de la position de la cible se ferait non pas de façon abrupte mais plutôt de façon linéaire (Dale, 1973 ; Skavenski & Steinman, 1970 ; Steenhuis & Goodale, 1988). Dans les tâches de triangulation par pointage manuel ou par la marche (**Figure II-34**), il semble que la précision de la performance dépende aussi de la distance (Fukusima *et al.*, 1997 ; Loomis *et al.*, 1992 ; Philbeck & Loomis, 1997), les capacités de rétention de la position de la cible (Corlett *et al.*, 1985 ; Corlett, 1992 ; Steenhuis & Goodale, 1988), mais également de la vitesse de locomotion (Mittelstaedt, 1991).

Une première proposition expliquant la qualité de la locomotion les yeux fermés a été avancée par Rieser et coll. (Rieser *et al.*, 1990). Il a proposé un modèle dans lequel la tâche locomotrice pourrait fort bien être réalisée les yeux fermés car l'absence de vision inciterait le sujet à simuler directement le flux informationnel lié à la locomotion, notamment le flux biomécanique. Cette proposition est à rapprocher du modèle de Droulez et coll. dans lequel le cerveau est assimilé soit à un contrôleur, soit à un simulateur d'action.

Il s'avère que ce modèle pourrait trouver un corrélat neurophysiologique notamment avec les travaux de Decety et ses collaborateurs. Ils ont démontré que 1°) le temps mis pour exécuter une tâche locomotrice ou le temps mis pour s'imaginer en train de la faire mentalement sont quasiment identiques (Decety *et al.*, 1989) ; 2°) les patrons d'activation des aires cérébrales d'une action imaginée se sont révélés être similaires à ceux de l'action réellement exécutée (Decety, 1996a ; Jeannerod, 1995) ; 3°) le cortex préfrontal serait à l'origine de la création et du maintien de représentations explicites permettant de guider la pensée et l'action (Decety, 1996b).

Ces résultats ont été enrichis chez l'homme par la démonstration que l'imagerie motrice avait une influence tant sur les fonctions végétatives (rythme cardiaque, respiration, sudation, etc.) (Decety *et al.*, 1991) que sur les voies réflexes spinales (Bonnet *et al.*, 1997), renforçant l'idée que le cerveau joue un rôle essentiel en tant que **simulateur**.



**Figure II-34. Trois tâches d'actions visuellement guidées.** De la gauche vers la droite, sont représentées la marche visuellement dirigée, la triangulation par pointage et la triangulation par la marche. Les lignes solides représentent les distances parcourues durant la locomotion. Les lignes à tiret représentent les directions du pointage ou d'orientation vers la cible perçue. La croix correspond à l'endroit où le sujet s'est arrêté (D'après Loomis, 1996).

Un autre aspect important est celui de l'étude de la perception visuelle au cours de ces différentes tâches de pointage locomoteur (**Figure II-34**). Elles ont permis de mettre en évidence, elles aussi, que 1°) la perception des distances égocentriques étaient assez bien estimées (erreurs inférieures à 30 cm pour des distances allant de 4 à 15 m) dans des conditions de vision normales (Fukushima *et al.*, 1997 ; Loomis *et al.*, 1992) ; 2°) les trajets locomoteurs

directs ou indirects convergent vers un point commun qui correspond à la position perçue du sujet, et dont la précision est fonction des informations disponibles avant la réalisation de la tâche (Philbeck & Loomis, 1997). En d'autres termes, la position perçue est la variable de contrôle de l'action qui va suivre, quel que soit le trajet locomoteur ou les conditions de vision utilisées pour s'y rendre. Au cours de la marche les yeux fermés, cette position va être mémorisée au préalable et va servir de balise pour guider la locomotion, comme on le fera en navigation. Toute information, autre que visuelle, pourra être utilisée pour mettre à jour la représentation interne que le sujet a construit de son environnement ; c'est ce genre de calibrage que propose Rieser et coll. (1990) dans leur modèle d'« apprentissage perceptif ».

## ***II.4. Modèles internes et cadres de référence dans le contrôle moteur***

Nous avons précédemment mentionné l'intérêt des modèles internes dans le contrôle moteur en rappelant ici trois aspects qu'il nous semble important de rappeler. Ils permettent : 1°) de simuler nos actions dans - et en interaction avec - l'environnement qui nous entoure, 2°) d'anticiper les réponses motrices réponses liées aux changements de cet environnement et 3°) de faciliter le traitement et l'analyse des informations sensorielles à l'aide d'un référentiel adapté au capteur utilisé. Généralement chaque capteur possède déjà son propre système de référence, le SNC devant alors intégrer ces différentes informations de façon multi-modale dans un cadre de référence plus général permettant leur interprétation en rapport avec l'objectif visé.

### *II.4.1.1. Schéma corporel*

L'un des premiers modèles que nous construisons est probablement celui de notre propre corps. Il renvoie à la notion de « schéma corporel » (Gurfinkel & Levik, 1979 ; Head & Holmes, 1912), c'est-à-dire la représentation interne de la géométrie, de la dynamique et de l'orientation corporelle par rapport à la gravité.

### ***Pour moitié innée***

Ce modèle interne du corps tout comme celui de la gravité procède des informations visuelles, proprioceptives et vestibulaires (Gurfinkel, 1994 ; Massion, 1994) présentées dans le chapitre précédent. Des expériences utilisant l'étirement tendineux direct ou la vibration tendineuse ou musculaire (Capaday & Cooke, 1981) ont été menées. Ces stimulations (Calvin-Figuere *et al.*, 1999, 2000 ; Gilhodes *et al.*, 1986 ; Matthews & Simmonds, 1974 ; McCloskey *et al.*, 1983 ; Prochazka & Trend, 1988 ; Ribot-Ciscar *et al.*, 1996, 1998 ; Roll *et al.*, 1989a ; Wierzbicka *et al.*, 1998) évoquent la sensation de mouvements alors que le corps ne bouge pas. Ces études ont démontré de façon originale l'implication des afférences proprioceptives (Gordon *et al.*, 1995), et surtout du mouvement (Piaget, 1969 ; Thelen & Cooke, 1987 ; Wallon, 1941 ; Wallon, 1959), dans l'affinement ou la stabilisation du schéma corporel. De même, les expériences sur les membres fantômes (par exemple, la sensation de la présence d'un segment

corporel alors qu'il a été amputé) suggèrent que la sensation de notre corps peut exister même en son absence.

Le schéma corporel serait en grande partie inné. Il a été en effet rapporté que, peu après la naissance (quelques minutes ou quelques heures seulement), les nouveaux-nés peuvent imiter des mouvements du visage et de la tête réalisés par des adultes placés face à eux (Meltzoff, 1990). Le cerveau semble donc prédisposé à modéliser le corps humain sans qu'il soit nécessaire d'avoir une correspondance entre le corps modélisé et le corps réel. C'est en tout cas ce que semblent confirmer les travaux menés chez des enfants nés sans l'un de leurs membres (Grouios, 1996 ; Saadah & Melzack, 1994). Les bases neurales de ce modèle interne sous-tendant les mouvements d'imitation très simples du système visuo-moteur seraient sollicitées lors de l'observation d'autrui ou lors de la répétition du même mouvement (Gallese *et al.*, 1996). L'entraînement ou la sollicitation répétée renforcerait l'élément du modèle relatif à la partie du corps ainsi mobilisée (Nudo *et al.*, 1996 ; Recanzone *et al.*, 1992 ).

### ***Pour moitié acquis***

Le schéma corporel constitue une référence égocentrée à partir de laquelle le SNC va pouvoir programmer et/ou corriger ses actions. Cela lui permet, dès le plus jeune âge, de développer des réponses motrices génétiquement prédéterminées qui pourront, par la suite, s'affiner avec la maturation.

Hadders-Aglra et coll. (1996a) l'ont démontré notamment dans le contrôle postural : ils ont observé des réponses posturales spécifiques aux directions de la perturbation imposée à des enfants assis (même chez ceux qui n'étaient pas en âge de se tenir seuls dans cette position). Ces réponses sont déclenchées grâce à la détection de la perturbation en relation avec une référence (centre de masse – CM – par rapport à la verticale de la gravité et à la surface de sustentation) et de leur orientation (bascule du CM vers l'avant ou vers l'arrière). Cependant, ces réponses posturales sont sollicitées d'une façon pour le moins désordonnée au départ ce que dénote une très grande variabilité des enregistrements électromyographiques (EMG). Par la suite, il apparaît progressivement une réduction de cette variabilité qui atteste vraisemblablement du déroulement de deux phénomènes en parallèle : la sélection des réponses les plus appropriées en fonction de la perturbation posturale et leur renforcement pour optimiser leur effet (Hadders-Algra *et al.*,

1996b). Ces résultats corroborent l'existence d'un modèle de CPG<sup>12</sup> à deux niveaux pour le contrôle postural proposées Forssberg et Hirschfeld (1994), dont le second n'entrerait en action qu'à partir du moment où l'enfant arrive à se tenir seul assis. L'entraînement faciliterait la sélection des réponses et leur modulation s'il est réalisé à une période donnée de la maturation, ce qui accélérerait le développement de ces ajustements posturaux (Hadders-Algra *et al.*, 1996b).

Des expériences menées chez l'adulte ont montré que le schéma corporel était relativement stable, mais qu'il pouvait également changer lentement si les contraintes biomécaniques et neurales l'imposaient (Clement *et al.*, 1983 ; Gurfinkel *et al.*, 1993 ; Lestienne & Gurfinkel, 1988). Dans le cas de mouvements segmentaires, il peut aller jusqu'à « obliger » le cerveau à trouver de nouvelles solutions au problème lié à l'absence de pesanteur (Clement *et al.*, 1984 ; Massion *et al.*, 1993). Donc, il peut être d'une grande utilité pour l'estimation des distances extrapersonnelles (corps-objet) pour savoir, par exemple, si une balle est suffisamment proche pour être attrapée (Lacquaniti & Maioli, 1989a). Il peut participer à l'intériorisation des caractéristiques (masse, longueur, inertie, etc.) de nos segments corporels (comme cela a été démontré dans le cas du membre supérieur (Ghez *et al.*, 1990 ; Gordon *et al.*, 1990 ; Lacquaniti *et al.*, 1992) et peut être re-calibré après une période particulière au cours de laquelle de nombreux changements du contexte se sont produits (adaptation à de nouvelles conditions environnementales – par exemple microgravité –, croissance, entraînement).

#### *II.4.1.2. Percevoir l'orientation de la gravité et celle de notre corps*

Pour réaliser bon nombre de tâches motrices, le SNC a besoin de coordonner les entrées sensorielles et l'activité motrice. D'où la nécessité de construire ce que l'on appelle des cadres de référence ou référentiels qui vont faciliter tant la perception que l'action (Berthoz, 1991 ; Lacquaniti *et al.*, 1997 ; Paillard, 1991).

L'orientation verticale peut être détectée à l'aide de la gravité puisque la verticale de la gravité constitue un référentiel « géocentrique » ou vecteur « géotropique » (Paillard, 1971), nous donnant la perpendiculaire au sol grâce à la correspondance entre les **informations vestibulaires** et l'orientation de capteurs de l'oreille interne (voir page 41).

---

<sup>12</sup> La moelle épinière est le siège d'activités automatiques que l'on regroupe sous le terme anglo-saxon « central pattern generator », CPG (générateur central de patrons). Ces activités sont supportées par des réseaux de neurones. On trouve ainsi des CPG pour la marche, la nage, le grattage chez le chat (e.g. Grillner, 1981).

Cette verticale de la gravité n'est pas la seule à être utilisée par les sujets pour la détection de la verticale. La **vision** participe à la perception de l'orientation visuelle de notre environnement ; après un séjour dans l'espace, les cosmonautes affichent d'ailleurs une préférence très nette pour les entrées visuelles dans leur estimation de la verticale suite à leur adaptation à l'absence de gravité (Young *et al.*, 1993). Cette verticale « visuelle » se distingue de la verticale « absolue » liée à la gravité comme l'ont montré des expériences de psychophysiques : lorsque les sujets sont inclinés latéralement par rapport à leur environnement, ils perçoivent une direction intermédiaire entre la verticale de la gravité et la verticale visuelle (Asch & Witkin, 1992 ; Mittelstaedt, 1983 ).

Mittelstaedt (1992, 1995, 1998) a proposé d'ajouter des **récepteurs somatiques** dans les capteurs permettant de détecter la gravité. Ils seraient localisés dans le tronc et auraient pour rôle essentiel de renseigner le SNC sur l'orientation de l'axe longitudinal du tronc dans l'espace ou vecteur « idiotropique ». Tout comme pour la verticale « visuelle », il est possible de mettre en évidence une distinction entre le vecteur idiotropique et la verticale « absolue ». En l'absence de vision des sujets, inclinés latéralement, vont indiquer une direction intermédiaire entre le vecteur géotropique et le vecteur idiotropique. Donc, tout comme pour la vision, le SNC effectue un traitement multi-modal des informations pour en donner une résultante correspondant à une direction intermédiaire entre celle de la gravité et celle obtenue à l'aide d'un capteur particulier.

Nous avons détaillé plus haut les différents capteurs proprioceptifs (voir paragraphe II.2.1) de l'importance des fuseaux neuromusculaires et des afférences plantaires pour le maintien de la posture. Lors de l'inclinaison du tronc vers l'avant ou l'arrière, l'utilisation conjointe des informations issues de la pression sous la plante des pieds et des étirements des muscles de la cheville vont permettre de détecter la direction du moment de la gravité par rapport à l'axe de rotation de la cheville et effectuer les corrections nécessaires au maintien de la posture debout (Ivanenko *et al.*, 1997b ; Kavounoudias *et al.*, 1999b ; Kavounoudias *et al.*, 2001). Gurfinkel *et coll.* (1999) ont rapporté que les mouvements volontaires de rotation de la tête par rapport au tronc n'entraîne pas de mouvement du CG. Par contre, la vibration (40 Hz) par alternance des muscles *deltoïdeus* pendant les mêmes mouvements de rotation de la tête entraîne des oscillations du CG dans le sens opposé à la rotation de la tête. L'augmentation de la fréquence à 70 Hz divise par 3 ou 4 l'amplitude des oscillations du CG pendant les rotations de la tête.

Ces résultats mettent en évidence l'interaction multisensorielle qui préside au contrôle de la posture debout et à la fusion des différentes entrées pour aboutir à la formation d'un référentiel commun pour construire un modèle interne de la posture (schéma corporel) et des perturbations externes. Chacune des entrées est pondérée selon un facteur qui donnerait la priorité aux entrées visuelles comme semblent le confirmer les résultats obtenus par Ivanenko et coll. (Ivanenko *et al.*, 1999) : en demandant au sujet de tourner leur tête dans une direction (pendant la vibration des muscles du cou) et les yeux dans une autre direction, ces auteurs ont observé que le CG des sujets se déplacent systématiquement dans une direction correspondant à celle du **regard** (qui, nous rappelons, est égale à la somme des mouvements des yeux dans la tête et de la tête dans l'espace), et ce, quelle que soit l'orientation de la tête sur le tronc, des yeux dans la tête ou du tronc par rapport aux pieds, que les yeux soient ouverts ou fermés. Ce biais n'existe pas pour la position médiane de la tête sur le tronc. L'effet disparaît lorsque les sujets maintiennent leur tête dans la position initiale pendant 1 min avant une seconde stimulation : l'inclinaison se fait alors selon l'axe antéro-postérieur de la tête. Les mêmes conditions répétées pendant une stimulation galvanique du système vestibulaire montrent que l'inclinaison du corps est biaisé par la direction du regard. Les inclinaisons se dirigent selon une direction perpendiculaire à la ligne de visée. Ces résultats suggèrent deux choses : 1°) les **informations proprioceptives extraoculaires** semblent importantes dans le contrôle postural (Roll *et al.*, 1989b) et l'interaction entre le corps et son environnement ; 2°) durant le contrôle postural, les informations proprioceptives et vestibulaires sont traitées dans un **référentiel centré sur le regard**, ce que semble confirmer une expérience menée en microgravité (Lipshits & McIntyre, 1999 ; McIntyre *et al.*, 2001).

L'étude de certaines lésions cérébrales a apporté un nouvel éclairage concernant l'utilisation des différentes entrées sensorielles. Par exemple, Davies (1985) a rapporté le cas de sujets hémiparétiques, possédant des systèmes visuel et vestibulaire intacts (leur capacité à percevoir l'orientation de leur environnement visuel n'est pas altérée) et qui, en position assise ou debout, s'inclinent *passivement* du côté paralysé (18° en moyenne, ce qui est très important par rapport aux données mesurées chez les sujets sains) s'ils ne résistent pas *activement* en basculant leur corps du côté contra-lésionnel à l'aide de leur bras et/ou leur jambe non atteint(s). Récemment, Karnath et coll. (Karnath *et al.*, 2000) ont émis l'hypothèse de deux systèmes de traitement des informations sensorielles indépendants pour expliquer ce syndrome. : l'un serait dédié à la **perception de l'orientation du monde visuel** et l'autre à la **perception de la gravité**. Il est admis que la représentation corticale du premier est sous la responsabilité du « cortex vestibulaire » récemment identifié chez l'homme (Brandt *et al.*, 1994). La perception de

l'orientation de la gravité serait, selon Karnath et coll., sous la responsabilité des noyaux latéro- et ventro-postérieurs situés dans le thalamus postéro-latéral. Cette structure ne serait pas seulement un simple relais mais bien directement impliquée dans le contrôle de notre posture debout.

#### *II.4.1.3. La gravité : variable externe ou interne ?*

Une hypothèse, plus séduisante et plus économique d'un point de vue contrôle moteur, serait que la gravité et les effets quelle exerce sur nous comme sur les objets (trajectoire, inertie, accélération) serait **intériorisée**. Cela paraît vraisemblable car c'est une force omniprésente dans notre environnement, qui peut aussi bien aider le mouvement que le contre-carrer. Il ne serait donc pas surprenant que le SNC l'ait intégré soit comme référence externe, soit comme paramètre interne. En fusionnant, les informations issues de nos capteurs sensoriels (visuels, proprioceptifs, vestibulaires), pourraient participer à cette intériorisation. Par ailleurs, l'ontogenèse et l'apprentissage sont deux facettes du développement d'un individu au cours desquelles peut s'opérer cette intégration de la gravité (Lacquaniti *et al.*, 1993 ; Tresilian, 1991).

#### ***La gravité en tant que variable externe***

L'étude de l'interaction entre posture et mouvement est très intéressante à cet égard car elle montre comment le SNC réussit à gérer l'interaction entre les contraintes internes liés à notre organisme et les contraintes externes liées à notre environnement gravitationnel (Massion, 1992, 1994).

La gravité peut être utilisée pour initier le mouvement comme l'ont montré Brenière et ses collaborateurs (Breniere *et al.*, 1981, 1987 ; Breniere & Do, 1986, 1987) dans leur analyse de l'initiation de la marche. Pour cela, le SNC déclenche des activités musculaires modifiant la posture de façon anticipée et dont le résultat correspond à ce que l'on appelle plus communément en sport une « prise d'élan ». Grâce à la désactivation des *soleus* (environ 300 ms avant le lever du talon ; muscles « anti-gravité»), il provoque une dissociation entre la projection du centre de pression (CP) et du centre de gravité (CG) (condition essentielle à la création du mouvement de la marche – (Winter, 1990) – qui permet de créer un moment gravitationnel autour de l'axe de la cheville) et fait se déplacer le CP vers l'arrière (dans la limite du polygone de sustentation) afin de libérer l'autre jambe ; puis l'activation de *tibialis anterior* entraîne l'accélération du CG vers l'avant avec l'appui de la gravité. Le déplacement du CP vers l'arrière est proportionnel à la

vitesse de locomotion que le sujet veut adopter, avant que ne commence le mouvement proprement dit (Lepers & Breniere, 1995).

Nous avons donné quelques exemples de situation où la gravité peut être utilisée pour le contrôle de la posture assise chez le jeune enfant. Nous pouvons y ajouter le cas de la posture debout chez l'adulte. A la suite des travaux novateurs du neurologue Babinski (1899), Belenky et coll. (1967) ont observé que, durant le lever rapide du bras pendant la position debout, les premiers muscles à s'activer 50 à 100 ms avant le *primium movens* (*deltoïdeus anterior*), sont ceux des membres inférieurs, alors qu'ils sont normalement impliqués dans le contrôle postural. Ces activations, qui se déclenchent préalablement au mouvement intentionnel, ont été nommées **ajustements posturaux anticipés (APA)**. On peut les observer dès que des mouvements segmentaires sont réalisés pendant le maintien d'une posture donnée (Bazalgette *et al.*, 1987 ; Benvenuti *et al.*, 1990 ; Bouisset & Zattara, 1981, 1987 ; Cordo & Nashner, 1982 ; Crenna *et al.*, 1987 ; Lee, 1980 ; Lee *et al.*, 1987 ; Mouchnino *et al.*, 1992, 1993 ; Zattara & Bouisset, 1988). Ces ajustements sont spécifiques à chacun de nos mouvements puisqu'ils varient (tant en intensité qu'en durée) avec les conditions initiales du mouvement (mouvements uni- ou bilatéraux avec ou sans charge additionnelle). L'existence de ces ajustements montre que **les conséquences de nos mouvements sont anticipées**. Elles sont prises en compte dès la planification des mouvements volontaires et font l'objet de « corrections » préalables qui font partie intégrante du programme moteur (Bouisset, 1991). En d'autres termes, les APA exercent un contrôle de type proactif (Bouisset & Zattara, 1987 ; Crenna *et al.*, 1987 ; Friedli *et al.*, 1984 ; Massion, 1992 ; Massion *et al.*, 1992). Des études, menées au cours de changement de gravité (Berthoz, 1991 ; Massion *et al.*, 1993 ; Massion *et al.*, 1997 ; Mouchnino *et al.*, 1996) ont confirmé la présence de ces APA.

Une première interprétation donnée à leur existence est que ces synergies musculaires fonctionnelles sont sélectionnées en vue de contre-carrer la perturbation posturale liée aux accélérations locales créées par les mouvements segmentaires subséquents et d'assurer ainsi la conservation de l'équilibre (Babinski, 1899 ; Martin, 1967, 1977 ; Mouchnino *et al.*, 1996 ; Zattara & Bouisset, 1988) en maintenant le CG au-dessus du support plantaire. Dans ce cas, il devient difficile d'expliquer pourquoi elles disparaissent lorsque les mêmes mouvements sont réalisés plus lentement (Crenna *et al.*, 1987 ; Horak *et al.*, 1984, 1989 ; Oddsson, 1990), de même que leur apparente indépendance aux contraintes gravitationnelles (Massion *et al.*, 1995 ;

Mouchnino *et al.*, 1996). Ce qui suggère qu'elles seraient plus liées à la stabilisation de la posture en relation avec le schéma corporel postural (Gurfinkel *et al.*, 1993).

Une autre interprétation a été proposée récemment par Stapley et ses collaborateurs (Mourey *et al.*, 1996, 2000 ; Stapley & Pozzo, 1998 ; Stapley *et al.*, 1998, 1999, 2000), sous l'éclairage de résultats obtenus en normo- et micro-gravité. Ils rapportent que lors de mouvements de saisie d'un objet posé sur le sol à différentes distances des pieds des sujets (et non pas une tâche de pointage comme cela avait été utilisé jusque là), le CG se déplace d'abord vers l'arrière puis vers l'avant dans les limites du polygone de sustentation et ne semble donc pas stabilisé, ce qui va à l'opposé de ce qu'ont rapporté les études antérieures. Au contraire, il est animé d'un mouvement similaire à celui décrit par Brenière et coll. dans l'initiation de la marche. Stapley et coll. ont donc proposé que les APA ne seraient pas seulement dédiées à la stabilisation du CG mais aussi à initier le mouvement du (des) bras vers l'objet à saisir.

### ***La gravité en tant que paramètre interne***

Plusieurs études (Merfeld *et al.*, 1999, 2001) ont montré récemment que le SNC peut développer une estimation non nulle de l'accélération linéaire même lorsque aucune vraie accélération linéaire est présente, et lever ainsi l'ambiguïté de la mesure de la force gravito-inertielle à partir d'estimations neurales de la gravité et des accélérations linéaires.

Des preuves de plus en plus nombreuses semblent corroborer l'hypothèse d'une intériorisation de la gravité, notamment celles obtenues en comparant des tâches motrices exécutées en normo- et en microgravité. Cette intériorisation de la gravité présente un avantage : elle permet d'anticiper les effets mécaniques de celle-ci sur la posture et d'optimiser la programmation de nos mouvements par rapport à sa direction privilégiée.

Le champ de gravité affecte la planification du mouvement vertical du bras (Papaxanthis & Pozzo, 1996), contrairement à ce qui a été démontré pour les mouvements horizontaux (Gordon *et al.*, 1994). Dans une tâche de mobilisation du membre supérieur vers le haut et le bas, avec ou sans charge additionnelle, les mouvements dans le sens de la gravité sont moins courbes et durent moins longtemps que les mouvements dans le sens opposé (Papaxanthis *et al.*, 1998a). La courbure plus importante des mouvements vers le bas persiste en microgravité (Papaxanthis *et al.*, 1998b, 1998c, 1998d). Ces résultats suggèrent que : 1°) la force de la gravité, cet invariant de l'environnement avec lequel nous avons grandi et dans lequel nous avons appris à réaliser des

tâches motrices très diverses, est intégrée (à un stade très précoce au niveau central) dans les modèles internes que nous utilisons pour élaborer les programmes moteurs et 2°) son intégration peut se faire à deux niveaux : soit en tant que **direction de référence** (verticale de la gravité), soit en tant que **contrainte mécanique** qui s'oppose ou aide au mouvement. Dans le premier cas, elle aura une influence sur la cinématique des mouvements et dans le second sur leur dynamique.

#### *II.4.1.4. Informations a priori sur nos mouvements*

Nous l'avons vu précédemment, le SNC est capable de prévoir les conséquences des actions et de prévoir les ajustements de la commande motrice correspondante. L'expérience dite du « garçon de café » (Dufossé *et al.*, 1985 ; Hugon *et al.*, 1982) qui consiste en une tâche bimanuelle de délestage du bras, démontre, elle aussi, que l'information proprioceptive tant associée au poids de l'objet (carafe posée sur le plateau) que tient une personne que liée au mouvement de saisie de cet objet (soulevé de la carafe avec l'autre main), sont intégrées à un modèle interne qui permet au sujet de prévoir les conséquences du soulever de l'objet alors qu'il est posée sur l'autre. Cette prévision permet une anticipation de l'effet du délestage du bras porteur en utilisant vraisemblablement comme référence l'horizontalité du plateau par rapport à la gravité (Berthoz, 1997).

#### *II.4.1.5. Informations a priori sur les objets*

Les travaux de Johansson et coll. (Gordon *et al.*, 1991a,b,c, 1992, 1993 ; Jenmalm & Johansson, 1997 ; Johansson & Westling, 1984, 1987a,b, 1988 ; Westling & Johansson, 1984, 1987 ) ont apporté un éclairage particulier quant à l'utilisation d'informations *a priori* dans la planification et la régulation de nos mouvements. L'exemple de la coordination de la force de la pince de précision qui se manifeste dans les ajustements des patrons musculaires lors de manipulations d'objet illustre très bien ce point.

La force doit être régulée par rapport aux propriétés physiques de l'objet (forme, surface, friction et poids). Cela se passe en premier lieu au niveau des paramètres d'ajustement de la force développée en fonction d'un modèle interne de l'objet en question. En d'autres termes, la mémoire est utilisée pour conserver ces propriétés et construire à partir des informations visuelles et haptiques des modèles pertinents des objets qui nous entourent (Flanagan *et al.*,

1993 ; Flanagan & Wing, 1993, 1997a, 1997b). « *Ces modèles sont ensuite utilisés pour adapter la commande motrice avant son exécution. La formation des modèles et leur mise à jour avec les changements de propriétés des objets dépend cependant des signaux émanant des récepteurs tactiles des doigts.* » (Johansson, 1998).

Une connaissance *a priori* sur les objets qui nous entourent permet au SNC de faire des hypothèses sur les conséquences des actions qu'il peut mener dans son environnement et sur les interactions qui vont avoir lieu entre le corps et lesdits objets (Flanagan *et al.*, 2001).

## ***II.5. Résumé***

Nous avons successivement présenté :

1°) quelques uns des modèles qui nous semblent les plus proches de ce que devrait être un modèle « idéal » et généralisable du contrôle moteur, chacun ayant ses avantages (modèles internes relatifs au monde environnant et à notre corps pouvant être utilisés comme informations *a priori* pour la gestion de nos actions, variables de contrôle, stockage des informations pour leur utilisation future, possibilité de faire une action sans la faire dans la réalité) ;

2°) les différents types d'informations sensorielles, leurs caractéristiques et les signaux qu'elles sont susceptibles de fournir pour nous informer sur l'état initial dans lequel se trouve le corps avant de s'engager dans l'action, mais aussi sur la façon dont nous pouvons tirer profit de celles-ci pour la régulation de nos mouvements ;

3°) comment et dans quelles limites ces informations sensorielles peuvent participer au contrôle de nos mouvements ;

4°) comment une constante de notre environnement peut être intégrée dans notre SNC (modélisée) et utilisée comme référentiel (exocentré ou égocentré) en fonction des mouvements réalisés et des principales contraintes à gérer (cinématiques ou dynamiques).

Toutes ces données montrent que le SNC dispose d'une très grande souplesse et adaptativité au niveau de l'élaboration, du contrôle et de la régulation des actes moteurs. Une grande partie de cette adaptabilité est mise en jeu lors de la programmation de nos mouvements par anticipation mais aussi dans leur régulation.

Nous avons donné, lorsqu'elles étaient disponibles, des précisions concernant l'implication directe de ces différents points dans le contrôle visuo-moteur qui est au centre de nos préoccupations.

Nous les avons également rapprochées des tâches que nous allons explorer dans nos propres expériences.

