



HAL
open science

Perception de l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur : Rôle des systèmes oculomoteur, otolithique et somesthésique

Aurore Paillard

► **To cite this version:**

Aurore Paillard. Perception de l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur : Rôle des systèmes oculomoteur, otolithique et somesthésique. Psychologie. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2010. Français. NNT: . tel-00449574

HAL Id: tel-00449574

<https://theses.hal.science/tel-00449574>

Submitted on 22 Jan 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université de Grenoble

ECOLE DOCTORALE INGENIERIE POUR LA SANTE,
LA COGNITION ET L'ENVIRONNEMENT - EDISCE



THESE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT de l'UNIVERSITE JOSEPH FOURIER-GRENOBLE

Spécialité : Sciences cognitives, psychologie et neurocognition.

Présentée et soutenue publiquement le 07 janvier 2010 par

Aurore PAILLARD

**Perception de l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur:
Rôle des systèmes oculomoteur, otolithique et somesthésique**

Sous la direction du Dr. C.CIAN et du Pr. P.DENISE

Composition du jury

Dr. Corinne CIAN, CRSSA, La Tronche

Directeur

Pr. Giles CLEMENT, ISU, Illkirch-Graffenstaden

Rapporteur

Pr. Pierre DENISE, INSERM ERI-27, Caen

Directeur

Pr. Théophile OHLMANN, CNRS UMR-5105, UPMF, Grenoble

Président de jury

Pr. Philippe PERRIN, UFR STAPS, INSERM U 954, Nancy

Rapporteur

Cette thèse a bénéficié des moyens financiers fournis par le Centre de Recherches du Service de Santé des Armées-La Tronche, de l'INSERM ERI27-Caen (Faculté de Médecine de Caen), ainsi que de l'INSERM U846-Lyon (Université de Lyon 1).

*à Baptiste,
à mes parents,
à mes sœurs...*

Premier vol motorisé des frères Wright, le 17 décembre 1903.



Table des matières

Table des matières

Introduction	1
Cadre théorique	7
CHAPITRE 1 PERCEPTION VISUELLE DE L'HORIZON GRAVITAIRE	7
1.1. Définition et terminologie	9
1.1.1. <i>L'horizon visuel gravitaire et l'axe du regard</i>	9
1.1.2. <i>L'horizon visuel gravitaire : une tâche semi-égocentrée</i>	10
1.2. Les informations sensorielles impliquées dans l'horizon visuel gravitaire	13
1.2.1. <i>Perception visuelle égocentrée</i>	13
- <i>Données anatomo-fonctionnelles -</i>	14
- <i>Rôle des informations rétiniennes -</i>	15
- <i>Rôle des informations extra-rétiniennes égocentrées -</i>	16
1.2.2. <i>Perception de son corps dans l'espace</i>	17
- <i>Le système vestibulaire -</i>	18
a) Les organes otolithiques : un 'capteur de l'orientation statique par rapport à la verticale' (Young, 1984)	20
b) Les réflexes otolitho-oculaires	24
- <i>Le système somesthésique : un capteur multiforme de la gravité -</i>	25
a) L'extéroception	26
b) La proprioception	29
c) L'intéroception	30
- <i>Traitement central des informations graviceptives -</i>	31
a) Intégration sensorielle	32
b) Modèles internes	34
- <i>Perception visuelle de l'horizon gravitaire : Conclusion -</i>	35
Chapitre 2 ESTIMATION DE L'HORIZON VISUEL EN MILIEU GRAVITO-INERTIEL SUPERIEUR A 1G	38
2.1. De la gravité à la résultante gravito-inertielle	38
2.2. Effets de l'accélération linéaire sur les mécanismes d'orientation spatiale	41

2.2.1. Ambiguïté inclinaison/translation du système otolithique	42
2.2.2. Théories de résolution de l'ambiguïté otolithique	43
- Différenciation des forces de cisaillement appliquées sur l'utricule et le saccule -	44
- L'apport de la réponse canalaire -	45
a) L'hypothèse de l'interaction otolithico-canaliculaire	47
b) Différences de stimulation canaliculaire	48
-Un modèle interne de gravité pour différencier une inclinaison réelle et une inclinaison simulée-	49
2.2.3. Une conséquence de l'ambiguïté otolithique : l'illusion somatogravique	52
2. 3. L'illusion oculogravique, corrélat visuel de l'illusion somatogravique	53
2.3.1. Illusion oculogravique et perception de l'horizon visuel gravitaire	54
2.3.2. Inclinaison réelle et inclinaison simulée en tangage: effets différenciés	56
- Perception de son corps dans l'espace -	56
- Perception visuelle -	57
- Estimation de l'horizon visuel en milieu dans un milieu gravito-inertiel supérieur à 1G : Conclusion -	58
<u>Chapitre 3</u> OBJECTIFS ET HYPOTHESES EXPERIMENTALES	61
3.1. Inclinaison réelle et simulée : rôle de l'intensité de AGI sur l'estimation visuelle de l'horizon gravitaire	63
3.2. Rôle des perceptions corporelle et visuelle égocentrée dans l'estimation visuelle de l'horizon gravitaire	65
3.3. Rôle de la sensibilité otolithique dans la perception visuelle de l'horizon en milieu d'hyperpensateur	69
3.4. Implication des informations somesthésiques vs. otolithiques dans la perception visuelle de l'horizon en milieu d'hyperpesateur	71
<u>Partie expérimentale</u>	76
<u>Chapitre 4</u> INCLINAISON REELLE ET SIMULEE : ROLE DE L'INTENSITE DE AGI DANS L'ESTIMATION VISUELLE DE L'HORIZON GRAVITAIRE	76
4. 1. Méthode	77
- Sujets -	77

- Matériel -	77
- Protocole expérimental -	79
4. 2. Résultats	82
4. 3. Discussion	83

Chapitre 5 ROLE DES PERCEPTIONS D'ORIENTATION CORPORELLE ET EGOCENTREE DANS L'ESTIMATION VISUELLE DE L'HORIZON GRAVITAIRE **86**

5.1. Méthode	87
- Sujets -	87
- Matériel -	87
- Protocole expérimental -	90
5.2. Résultats	92
- Estimations horizontale, égocentrée, et corporelles -	92
- Analyse inter-groupe -	94
5.3. Discussion	96

Chapitre 6 ROLE DE LA SENSIBILITE OTOLITHIQUE DANS LA PERCEPTION VISUELLE DE L'HORIZON EN MILIEU D'HYPERPESANTEUR **101**

6.1. Méthode	102
- Sujets -	102
- Mesures de l'horizon visuel et du 'droit devant soi' en milieu d'hyperpesanteur -	103
- Mesures des propriétés otolithiques -	107
6. 2. Résultats	111
- Diode vs. Direction du regard -	111
- Direction du regard : illusion d'élévation et oculogravique -	112
- Analyse des propriétés otolithiques -	114
- Analyse des tâches de direction du regard en fonction des propriétés otolithiques -	114
6. 3. Discussion	115

Chapitre 7 IMPLICATION DES INFORMATIONS SOMESTHESIQUES VS. OTOLITHIQUES DANS LA PERCEPTION VISUELLE DE L'HORIZON EN MILIEU D'HYPERPESANTEUR **118**

7.1. Méthode	119
---------------------	------------

- Sujets -	119
- Matériel -	120
- Protocole expérimental -	122
7.2. Résultats	123
- Expérience 1 : Stimulation somesthésique vs. otolithique -	123
- Expérience 2 : Modification de la configuration corporelle -	124
7.3. Discussion	126
<u>Conclusion générale</u>	<u>130</u>
C1. L'ambiguïté otolithique : inclinaison réelle vs. inclinaison simulée	130
C2. Rôle de l'intensité vs. direction de AGI dans les estimations visuelles égo-centrées et exo-centrées	132
- Perception de l'horizon visuel gravitaire -	133
- La perception de soi dans l'espace -	133
- Localisation visuelle égo-centrée -	133
C3. Les illusions d'élévation et oculogravique : similitudes et différences	135
C4. Perspectives de recherche	137
- L'orientation spatiale en hyperpesanteur, un regard vers l'avenir : Conclusion -	139
<u>Bibliographie</u>	<u>140</u>
<u>Annexes</u>	<u>160</u>

Introduction

Introduction

L'orientation dans l'espace est une préoccupation majeure pour les êtres vivants qu'ils soient élémentaires ou complexes, humains ou végétaux, doués de mouvement ou non. Dès le 18^{ème} siècle, la communauté scientifique remarque l'orientation verticale de bon nombre d'organes végétaux : l'hypothèse d'une influence de la gravité sur l'orientation des végétaux est alors émise. En effet, lorsqu'une racine croît initialement dans un milieu gravitaire, et qu'elle est placée par la suite perpendiculairement à la gravité, l'apparition d'une courbure tend à ramener la pointe de la racine dans la direction gravitaire (Figure 1A). Les végétaux auraient donc des capteurs gravitaires dans les racines qui leur permettraient de s'enfoncer verticalement dans le sol terrestre. De plus, les expériences réalisées en condition d'apesanteur (i.e. absence de gravité) ont permis d'observer une croissance désorientée atypique des racines (i.e. exemple des graines de lentilles par Darbelley et al., 1986). Ces observations illustrent le caractère universel des effets de la gravité sur le monde biologique.



Sur Terre, la gravité est un phénomène omniprésent. Elle constitue un invariant directionnel primordial qui ordonne l'environnement, mais également la posture de l'homme relativement à sa direction. Ainsi, l'orientation des corps sur Terre est organisée dans, et par, le champ de gravité terrestre. Tout corps se trouvant à l'intérieur de ce champ gravitaire subit une force F_p , ou poids du corps, avec $F_p=mg$ (m , la masse du corps et g étant l'accélération

de la gravité). La direction de l'accélération gravitaire G est dirigée de haut en bas, vers le centre de la Terre. L'intensité de l'accélération du champ de gravité, à peu près constante sur Terre, est égale à 9.81m.s^{-2} . La force F_p est compensée par une force, appelée force de résistance F_r , qui s'exerce en sens inverse sur le sol où le corps se situe. La force de résistance compense parfaitement la force de poids de corps de telle façon que $F_p - F_r = 0$ (Figure 2). Cet ensemble de forces est appelé *forces de réaction anti-gravitaires*. Tout sujet debout constitue ainsi une *situation dynamique statique* puisqu'il émet des forces pour lutter contre la gravité.

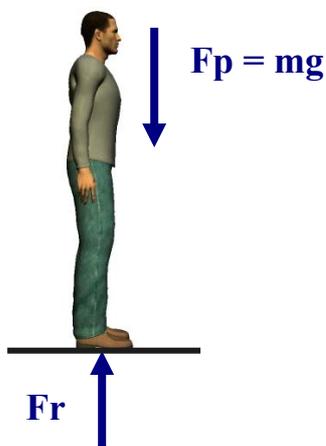


Figure 2. Poids et force de réaction s'exerçant sur le corps. $F_p = mg$ (g , la Gravité et m , la masse du corps). La direction de l'accélération gravitaire g est dirigée de haut en bas, vers le centre de la terre. F_p est compensée par la force F_r ($F_p - F_r = 0$).

L'existence de l'invariant gravitaire a constitué une contrainte développementale pour les êtres humains, lesquels, au cours de leur évolution, se sont adaptés à cette contrainte. Chez l'Homme, la station bipède est une forme évoluée de cette adaptation. L'Homme a été conditionné à se maintenir debout, marcher et percevoir son espace en étant soumis au champ de pesanteur terrestre. Cela a entraîné des modifications importantes, notamment au niveau du squelette et des muscles, du système cardiovasculaire pour irriguer l'ensemble du corps, et des organes gravicepteurs, comme l'oreille interne qui perçoit les accélérations. Ainsi, les trois systèmes perceptifs (i.e. systèmes visuel, vestibulaire et somesthésique) dont s'est doté l'homme au cours de son développement phylogénétique, portent la marque des contraintes spatiales de l'environnement et lui fournissent de façon continue des informations sur son

orientation référée à la direction de la gravité. L'Homme est capable d'élaborer une représentation de son corps dans l'espace en intégrant les informations issues de ces différents capteurs sensoriels, et ce, grâce à des processus intégratifs mettant en jeu des structures supérieures du système nerveux central. L'Homme est alors capable de construire son propre *sens de l'orientation spatiale* (Papaxanthis, 2004).

En permanence soumis à la gravité, l'être humain n'en a plus conscience mais son corps, lui, ne l'oublie jamais. Etant adapté aux contraintes d'une *vie gravitaire*, les êtres humains expérimentent avec difficulté d'autres conditions de pesanteur comme les conditions de micropesanteur (<1G) et d'hyperpesanteur (>1G). Par exemple, l'exposition à la micropesanteur affecte le contrôle et l'appréciation de la position et l'orientation du corps dans l'espace. Des problèmes apparaissent également lorsque l'Homme est placé dans des systèmes de locomotion entraînant des accélérations linéaires ayant une intensité, une direction et une fréquence qui ne concordent pas forcément avec celles habituellement vécues sur Terre en condition normale. Ces machines de locomotion (bateau, voiture, train, avion...) peuvent induire des dysfonctionnements perceptifs.

Prenons l'exemple de l'illusion somatogravique, définie comme une impression erronée d'inclinaison occasionnée par les accélérations linéaires (Figure 3). Lors des décollages catapultés de nuit à partir de porte-avions, les pilotes se sentent inclinés et ont l'impression que l'avion se cabre. Ils peuvent alors être tentés, après le décollage, de pousser sur le manche en avant pour corriger leur assiette, au risque de venir percuter les flots. Dès 1952, Graybiel décrit cette sensation : *'le changement évident de position consiste en une sensation curieuse d'être incliné sans à-coup, mais fermement, en arrière. L'axe de rotation est vaguement perçu comme étant dans la région de contact avec le siège, le tronc semble incliné vers l'arrière et les jambes vers le haut. Ce décalage évident de position s'installe*

assez rapidement au début, puis doucement, jusqu'à ce que le sujet ignore tout autre changement. En plus de la sensation de se sentir incliné en arrière, le sujet sent aussi que la structure le supportant s'incline de la même manière.' (Graybiel, 1952, traduit).

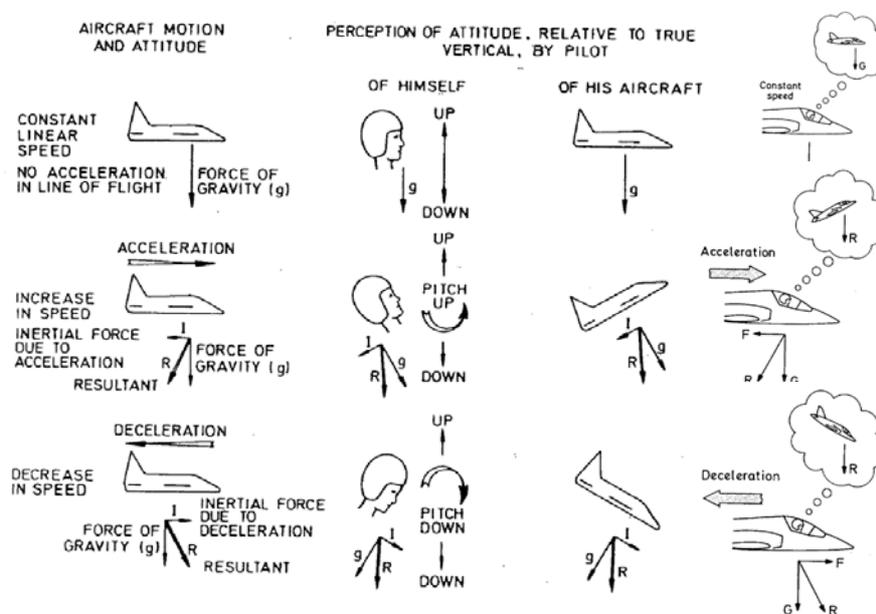


Figure 3. Perception illusoire d'inclinaison en milieu gravito-inertiel supérieur à 1G : l'illusion somatogravique. D'après Benson, 1990.

Ces perceptions erronées de la position du corps dans l'espace sont rassemblées dans la littérature scientifique sous le terme de *désorientation spatiale* (Benson, 1990). Etre désorienté est l'incapacité à se situer correctement dans l'espace. Ces désorientations spatiales en vol peuvent être considérées comme étant principalement d'origine vestibulaire. En effet, la théorie de la relativité d'Einstein (1916) explique que tout accéléromètre physique ne peut différencier la gravité de toute autre accélération linéaire. Or, lorsque le corps subit une translation linéaire, l'accélération produite induit une accélération inertielle qui se conjugue avec la gravité produisant ainsi un vecteur résultant d'accélération gravito-inertielle (AGI) dont l'orientation est inclinée par rapport à la gravité. Dès 1875, Mach formula l'hypothèse selon laquelle l'inclinaison de l'accélération gravito-inertielle par rapport au corps a pour conséquence les mêmes effets sensoriels qu'une inclinaison du corps par rapport à la gravité,

ce qui serait à l'origine des illusions perceptives d'orientation spatiale. Outre la stimulation otolithique, les variations d'accélération linéaire engendrent également des modifications au niveau du système somesthésique qui tendent à dupliquer la sensation d'inclinaison par rapport aux accélérations exercées.

Les effets des stimulations gravito-inertielles ne sont pas sans conséquence sur les performances humaines. Elles s'accompagnent le plus souvent d'une diminution des performances visuelles. Parmi les modifications perceptives les plus connues figurent les illusions oculogravique et d'élévation qui se traduisent par une perception visuelle erronée de la position des objets par rapport à la surface de la terre, en particulier la position d'un objet visuel sur l'horizon gravitaire (i.e. plan passant par les yeux et perpendiculaire à la gravité). Par exemple, un objet visuel peut paraître s'élever en hyperpesanteur. Ainsi, s'il est demandé à un sujet de positionner cet objet à l'horizon gravitaire, il l'abaissera.

Les mécanismes à l'origine de ces illusions de perception visuelle en milieu d'hyperpesanteur constituent le cadre général des recherches que nous avons mené dans ce travail doctoral. Plus précisément, l'objectif de ce travail porte sur la question des relations pouvant exister entre les jugements d'orientation corporelle et les jugements visuels d'horizon gravitaire. Etant donné l'aspect polysensoriel de la perception de la verticale gravitaire, il s'agit également d'évaluer dans quelle mesure les informations somesthésiques, en contribuant à la relation entre l'espace du corps et des objets, sont impliquées dans les erreurs de perception de l'horizon visuel gravitaire.

Afin de répondre à ces principales interrogations, ce travail doctoral est organisé en trois grandes parties : le cadre théorique, la présentation des résultats expérimentaux, et la conclusion générale. La partie théorique de ce travail comporte trois chapitres (chapitres 1 à 3). Le premier s'intéresse aux processus physiologiques et cognitifs impliqués dans la

perception visuelle de l'horizon gravitaire. Le deuxième est consacré aux effets d'un environnement d'hyperpesanteur sur la perception de cette tâche. Le troisième expose les objectifs et hypothèses générales de ce travail de recherche. La partie expérimentale comporte quatre chapitres (chapitres 4 à 7), chacun consacré à une étude expérimentale destinée à mieux comprendre les mécanismes à l'origine des erreurs perceptives de l'horizon visuel dans un environnement gravito-inertiel supérieur à 1G. Enfin, la conclusion générale présentera une synthèse des principaux résultats développés dans notre travail de recherche et proposera des perspectives de recherche.

Cadre théorique

Cadre théorique

CHAPITRE 1

PERCEPTION VISUELLE DE L'HORIZON GRAVITAIRE

L'horizon visuel gravitaire (également appelé horizon visuel subjectif) est défini comme étant la ligne à la hauteur des yeux du sujet, perpendiculaire à la direction de la gravité (Matin et Fox, 1986b, 1989 ; Matin et Li, 1992a-b, 1994, 1995a-b ; Li et Matin, 1993, 1995).

Les premières recherches concernant l'horizon visuel gravitaire remontent au début du XX^{ème} siècle. Dès 1903, Mac Dougall entreprend les premières investigations sur l'ajustement d'une cible lumineuse à l'horizon gravitaire et met en évidence l'implication des principaux systèmes sensoriels dans la détermination de cette tâche. Lorsque la tête est parallèle à la gravité, Mac Dougall observe que les ajustements de la cible sont en dessous du niveau physique des yeux (i.e. horizon gravitaire réel), observation largement confirmée par la suite (Mac Dougall, 1903 ; Hoppeler, 1913 ; Sharp, 1934 ; Matin, 1982; Matin et Fox, 1986a-b ; Stoper et Cohen, 1989). Cet abaissement naturel est toujours compris entre 0 et 3 degrés dans un environnement éclairé (Stopper et Cohen, 1986, 1989). Cependant, cet abaissement est plus important dans le noir, excédant toutefois rarement 6 degrés (McDougall, 1903 ; Sharp, 1934 ; Stoper et Cohen, 1986). Mac Dougall a également mis en évidence une dimension proprioceptive dans la tâche : après une fixation soutenue du regard vers le haut durant quelques instants, les erreurs de l'horizon visuel gravitaire sont décalées vers le haut. L'effet inverse est retrouvé quand le regard est fixé vers le bas. Dans une autre série d'expériences, cet auteur montre qu'une inclinaison corporelle vers l'arrière induit une élévation de 3 degrés

de l'horizon visuel gravitaire (effet retrouvé par Comalli, 1963 ainsi que Brandt et Fluor, 1967a,b). Enfin, Mac Dougall observe que la présence d'informations visuelles ambiantes modifie l'horizon visuel gravitaire. Le rôle des informations visuelles sera par la suite étudiée de manière plus approfondie (Kleinhans, 1970 ; Matin et Fox, 1989 ; Stoper et Cohen, 1989, 1991 ; Li et Matin, 1990a-b, 1995, 1996 ; Matin et Li, 1992a-b, 1994, 1995 a-b ; Post et Welch, 1996 ; Welch et Post, 1996).

Malgré ces études, les travaux sur la perception de l'espace ont surtout porté sur la verticale apparente et très peu sur l'horizon visuel gravitaire. Cela pourrait être dû au fait que la l'horizon visuel ne correspond directement à aucune référence physique de l'espace. Demander à un sujet d'ajuster une baguette à la verticale ne pose a priori pas d'incertitude quant à la direction concernée. Cependant, demander à un sujet d'ajuster la hauteur d'un point lumineux sur l'horizon visuel gravitaire est plus flou. Cette association entre un angle visuel correspondant à l'horizon gravitaire et la position d'un point dans l'espace par rapport à la pupille fait que tout point de l'espace est susceptible d'être l'horizon visuel gravitaire d'une personne (i.e. cet angle sera différent en fonction de la taille du sujet, Figure 4).

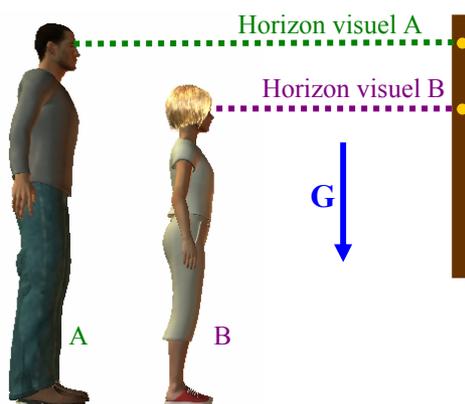


Figure 4. Estimation de l'horizon visuel gravitaire chez des sujets de tailles différentes. Bien que la définition de l'horizon visuel soit la même pour ces deux personnes, leur estimation est différente du fait de leur taille.

Il n'existe donc pas de dénominateur commun qui permette à un ensemble de sujets de se situer ou de situer un objet par rapport à ce plan de l'espace. L'horizon visuel gravitaire est une construction perceptivo-cognitive dans la mesure où elle ne peut être directement

rapportée à aucune direction canonique de l'environnement. Face à l'ambiguïté qui entoure la notion d'horizon visuel gravitaire, nous allons tenter dans ce chapitre de redéfinir ce concept et d'aborder les informations sensorielles impliquées.

1.1. Définition et terminologie

1.1.1. L'horizon visuel gravitaire et l'axe du regard

Ce qui rend difficile la compréhension de la notion d'horizon visuel gravitaire sont les confusions qui ont été et sont toujours faites entre l'horizon visuel gravitaire et le 'droit devant soi'. Le 'droit devant soi' (ou plan transverse des yeux) est défini comme le plan perpendiculaire à l'axe Z de la tête passant par le centre des cristallins oculaires (Howard et Templeton, 1966). Expérimentalement, il est demandé au sujet de positionner une cible lumineuse sur cette ligne. L'orientation du 'droit devant soi' varie donc avec l'orientation de la tête alors que la direction de l'horizon gravitaire est indépendante de la position de la tête (i.e. l'horizon correspond au plan perpendiculaire à la gravité, Figure 5).

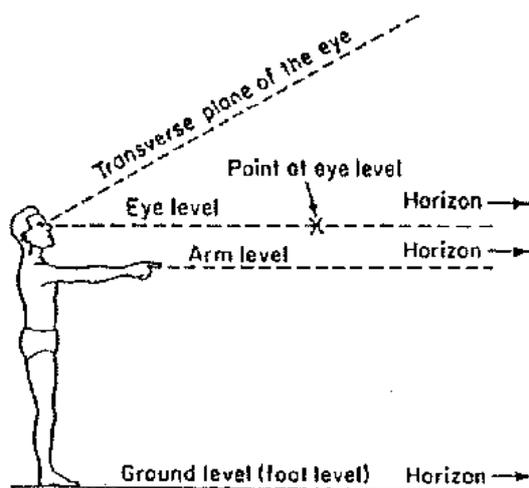


Figure 5. Dissociation entre l'horizon gravitaire (*Eye level*) et du 'droit devant soi' (*Transverse plane of the eye*). D'après Howard et Templeton, 1966.

Face à l'ambiguïté qui entourent les notions d'horizon visuel gravitaire, de direction du regard et du 'droit devant soi', Matin et Fox (1989, Figure 6) ont formalisé un modèle permettant de dissocier et définir séparément ces notions. Ce modèle descriptif s'articule

autour de trois références : *i*) la verticale gravitaire, *ii*) l'orientation de la tête par rapport à la verticale gravitaire, et *iii*) l'horizon visuel gravitaire passant par l'axe du cristallin oculaire.

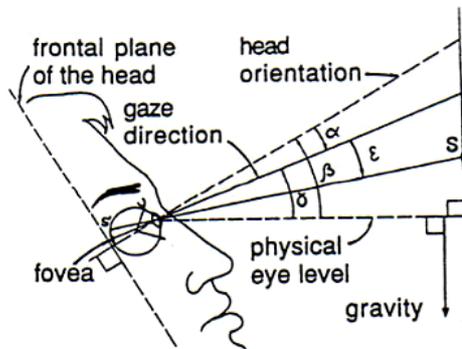


Figure 6. Représentation des différents paramètres directionnels auxquels se réfère l'horizon visuel gravitaire. L'angle β représente l'orientation de la tête par rapport à la gravité. L'angle α définit l'orientation des yeux par rapport à la tête. L'angle ϵ représente la localisation de la cible lumineuse sur la rétine. D'après Marin et Fox, 1989.

Prenant comme origine l'horizon gravitaire réel (i.e. niveau physique des yeux dans la Figure 6), l'inclinaison de la tête en tangage détermine un angle β qui correspond à l'orientation de la tête par rapport à la gravité. La direction du regard, quant à elle, est définie par l'inclinaison de l'axe fovéal passant par le centre du cristallin, déterminé par l'angle δ . Deux autres paramètres sont également définis : l'angle α correspond à l'orientation de la direction du regard par rapport à l'orientation de la tête, et l'angle ϵ représente l'angle entre la direction du regard et l'axe de projection S' d'un objet S sur la rétine. Ainsi, l'horizon visuel gravitaire peut être défini comme le plan horizontal subjectivement choisi par l'individu comme étant perpendiculaire à la gravité et passant par le centre des cristallins oculaires (Marin, 1982 ; Marin et Fox, 1989). L'horizon visuel serait théoriquement confondu avec le 'droit devant soi' lorsque la tête est alignée sur la gravité et dissocié lors d'une inclinaison de la tête.

1.1.2. L'horizon visuel gravitaire : une tâche semi-égocentrée

L'orientation spatiale soulève principalement deux questions : (1) Comment sommes-nous situés par rapport à notre environnement ? (2) Comment sont situés les objets qui nous

entourent ? Déterminer la position de son corps et d'un objet dans l'espace nécessite une spécification des cadres de référence dans lesquels l'orientation sera codée (Howard, 1982, 1986 ; Wade, 1992). Un cadre de référence est décrit comme une unité ou un ensemble d'unités qui servent à définir un système de coordonnées par rapport auquel certaines propriétés des objets y compris l'organisme lui-même seront évaluées (Rock, 1990). Il existe plusieurs systèmes de références qui sont liés soit à l'observateur, soit à l'environnement. Le cadre de référence est dit *égocentré* lorsqu'un objet est situé par rapport au corps du sujet, et *exocentré* lorsque cet objet est situé par rapport à une référence externe de l'environnement (Howard, 1986 ; Berthoz, 1997).

Etant dépendant de la référence corporelle, la détermination subjective du 'droit devant soi' est considérée comme une tâche purement égocentrée. La perception visuelle d'un objet par rapport à la tête résulterait d'une intégration successive des informations afférentes dans trois référentiels égocentrés hiérarchisés (Howard, 1982 ; Wade, 1992). En l'absence de cadre visuel structuré, la transformation des indices sensoriels en coordonnées spatiales doit nécessairement intégrer (Figure 7) : *i*) la stimulation rétinienne, *ii*) les informations concernant la position des yeux dans leur orbite, et *iii*) la position de la tête par rapport au tronc. L'orientation et la localisation visuelles sont codées dans un premier temps en coordonnées rétiniennes (i.e. informations rétiniennes). Ce codage de l'objet visuel, issu de sa projection par rapport au méridien rétinien, est appelé codage rétino-centré (Howard, 1986). Dans un deuxième temps, la combinaison de ces indices rétiniens de l'objet et la position de chaque oeil dans leur orbite respectif (i.e. informations extra-rétiniennes) détermine un référentiel égocentré de niveau supérieur : le signal de position spatiale est référé au plan médian de la tête passant par l'égocentre (ou oeil cyclopéen). Cette étape constitue le codage céphalo-centré. Enfin, dans un troisième temps, la position de la tête sur le tronc doit être

prise en compte. L'intégration de cette composante à la composante céphalo-centrée permet la perception égocentrée d'un objet visuel référé au corps (Matin et Li, 1995b, Figure 7).

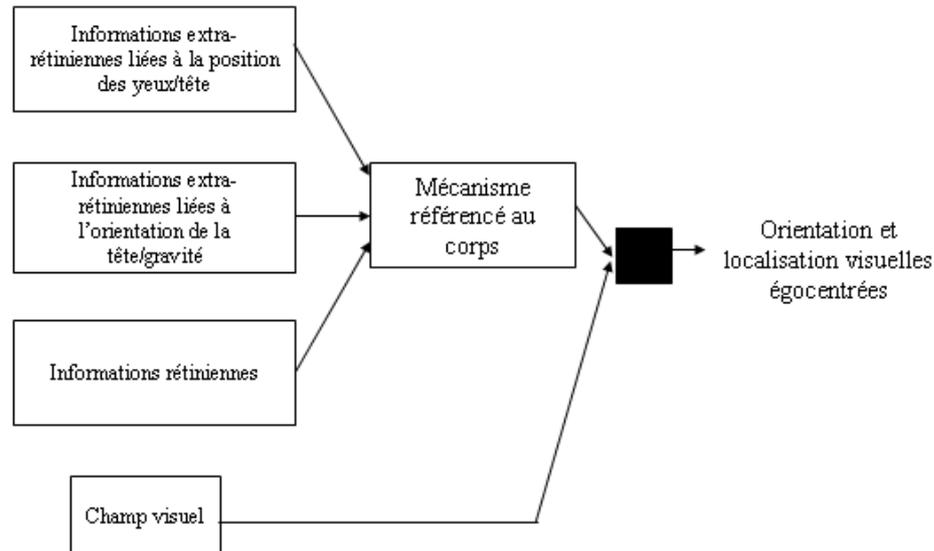


Figure 7. Mécanismes impliqués la localisation visuelle égocentrée. D'après Matin et Li, 1995b.

L'horizon visuel, étant le niveau des yeux par rapport à la gravité, est considéré comme une tâche exocentrée. Cependant, cette tâche n'est pas une estimation strictement exocentrée puisqu'il nécessite un point de référence au corps (i.e. la pupille). L'horizon visuel gravitaire correspond donc au plan subjectivement défini par l'individu comme étant perpendiculaire à la référence exocentrée gravitaire et passant par la référence égocentrée oculaire. Au regard de ces cadres de référence, l'horizon visuel gravitaire peut être considéré comme une référence semi-égocentrée (Howard et Templeton, 1966).

Selon Stopper et Cohen (1991), la détermination de la direction d'une cible visuelle par rapport à la gravité peut être résumée par un système physiologique appelé *système cible/gravité*. Selon ces auteurs, il serait composé d'un *système cible/tête* et d'un *système tête/gravité*. Le système cible/tête détermine la position de la cible par rapport à la tête en prenant en compte la position des yeux par rapport à la tête et utiliserait principalement des informations extra-vestibulaires sur la position de l'œil (Matin, 1976). Ces informations

correspondent à la composante égocentrée que nous avons décrite précédemment. Le système tête/gravité prend en compte l'orientation de la tête dans l'espace gravitaire et se base sur les informations vestibulaires et posturales. La coordination de ces deux systèmes permet en quelque sorte le passage des coordonnées égocentrées en coordonnées gravitaires.

1.2. Les informations sensorielles impliquées dans l'horizon visuel gravitaire

Selon Matin et ses collaborateurs (Matin et Fox, 1989 ; Matin et Li, 1992a, 1995b), percevoir visuellement un objet à l'horizon gravitaire, dans l'obscurité, dépend de trois types d'informations : *i)* des informations rétiniennes concernant la localisation de la cible lumineuse sur la rétine, *ii)* des informations extra-rétiniennes concernant l'orientation des yeux par rapport à la tête, et *iii)* des informations extra-rétiniennes concernant l'orientation de la tête par rapport à la gravité. Les étapes *i)* et *ii)* représentent dans le modèle de Wade (1992), la référence égocentrée de l'horizon visuel et l'étape *iii)* représente la référence exocentrée qui permet la localisation de l'objet visuel par un codage de l'orientation du corps relativement à la direction gravitaire. Après une brève description des mécanismes de stimulation des modalités sensorielles, nous tâcherons de comprendre leur implication dans la perception visuelle de l'horizon gravitaire.

1.2.1. Perception visuelle égocentrée

La vision occupe une part centrale dans la perception égocentrée de par son rôle dans le positionnement des objets visuels par rapport à soi, dans leur identification (i.e. vision centrale), mais également dans la détection de leurs mouvements référés à l'œil lui-même (i.e. vision périphérique). Nous allons, dans un premier temps, brièvement décrire la physiologie du récepteur oculaire avant de commenter sa contribution dans la perception égocentrée.

- *Données anatomo-fonctionnelles* -

La rétine comprend quatre zones, organisées de façon concentrique : *i*) la zone aveugle est une zone, comme son nom l'indique, sans perception visuelle (i.e. ne comprenant ni cellule nerveuse, ni récepteur, ni épithélium pigmentaire), *ii*) la fovéa, zone centrale de la rétine, est une dépression circulaire située immédiatement autour du point d'impact de l'axe visuel, *iii*) la macula lutea (ou tâche jaune) située aux bords de la fovéa, et *iv*) la rétine périphérique entoure ces deux dernières zones (Buser et Imbert, 1987).

La rétine est tapissée de deux types de cellules réceptrices (appelées photorécepteurs) : les cônes et les bâtonnets. Ces types cellulaires diffèrent de par leur répartition, leur sensibilité, et leur rôle. D'une part, les cônes (7 millions), situés dans la partie fovéale, permettent une vision précise dans un milieu éclairé (i.e. appelé vision photopique ou diurne, Howard, 1982 ; Buser et Imbert, 1987). D'autre part, les bâtonnets (100 millions), situés dans la partie péri-fovéale, sont responsables de la vision crépusculaire (i.e. appelé vision scotopique ou nocturne). Ces différences physiologiques induisent des différenciations fonctionnelles (Trevarthen, 1968 ; Schneider, 1969). La partie centrale de la rétine (i.e. la fovéa) est mieux adaptée à l'analyse de détails spatiaux des objets, alors que la rétine périphérique est adaptée à la perception des mouvements. Ces deux types de vision coopèrent et permettent une perception visuelle adaptée (Jeannerod, 1974 ; Amblard et Carblanc, 1980 ; Howard, 1982 ; Post et Leibowitz, 1982 ; Paillard et Amblard, 1985 ; Maunsell, 1987 ; Saarinen, 1987 ; Virsu et al., 1987 ; Saarinen et al., 1989).

Le premier élément déterminant pour la fonction visuelle, concerne la localisation rétinienne du stimulus visuel puisque seule la zone centrale de la rétine possède une bonne définition. Cette définition se détériore avec le degré d'excentricité rétinienne, les mouvements oculaires permettent d'augmenter le champ visuel de définition optimale. Le deuxième élément se situe au niveau des traitements visuels, puisqu'ils sont directement liés

aux propriétés du stimulus. En effet, des récepteurs rétiniens au cortex visuel et au-delà, (i.e. voies neuronales engagées par le stimulus visuel) sont sélectivement sensibles par rapport à trois dimensions spatiales : la localisation, l'orientation et le mouvement (Olzak et Thomas, 1986). Enfin, l'information visuelle peut être le complément des informations d'autres systèmes sensoriels, certains centres visuels recevant des informations vestibulaires et proprioceptives.

- Rôle des informations rétiniennes -

La position de la projection de l'image de l'objet sur la rétine constitue en elle-même une première information spatiale, appelée indice rétinien. Cet indice serait déterminé par l'excentricité et la direction angulaire de l'objet par rapport à la fovéa (Busert et Imbert, 1987; Imbert, 1988) et détermine la première information nécessaire à la perception d'une cible visuelle à l'horizon gravitaire. Une des caractéristiques essentielles à ce niveau est le maintien jusqu'au cortex visuel primaire de l'organisation topologique des cellules stimulées de la rétine.

L'image oculaire codée par plus de 100 millions de photorécepteurs est transmise au cerveau par le nerf optique qui ne comporte qu'environ 1 million de fibres. L'information véhiculée par le nerf optique n'est donc pas une image correspondant à celle captée par l'œil mais plutôt un ensemble d'informations renseignant sur l'organisation de la stimulation lumineuse qui a atteint les récepteurs. L'image oculaire serait alors codée en une représentation neurale réduite (Imbert, 1988). Cette étape est appelée codage rétinotopique. A l'issue de ce premier traitement, les cellules ganglionnaires, dont les fibres constituent le nerf optique, acheminent l'information jusqu'au chiasma optique, où s'effectue une redistribution des afférences. La partie temporale du nerf optique, c'est-à-dire celle contenant l'information issue de la zone temporale de la rétine, est distribuée ipsilatéralement, alors que

la partie nasale est distribuée controlatéralement (Figure 8 ; Buser et Imbert, 1987). En d'autres termes, il y a un croisement partiel des fibres visuelles au niveau du chiasma optique. Au-delà du chiasma, deux voies principales relient la rétine au cerveau : la voie géniculostriée et la voie rétino-tectale. La première est constituée de fibres ganglionnaires non croisées, à conduction rapide (Jeannerod, 1974). La seconde est constituée de fibres, issues de la zone nasale de la rétine, qui se croisent au niveau du chiasma (i.e. zone de décussation).

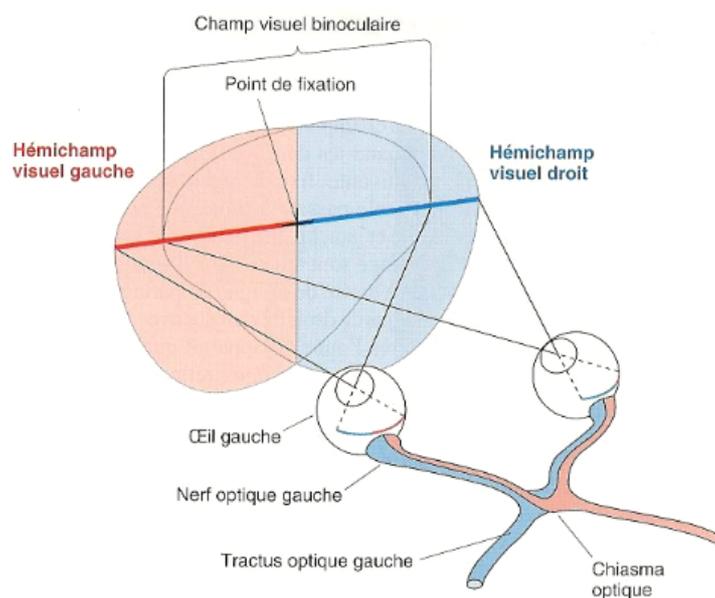


Figure 8. Illustration de la distribution de la scène visuelle dans le cortex. Le chiasma optique est le lieu de croisement partiel des fibres visuelles : si la partie droite du champ visuel se retrouve dans le cortex visuel gauche, la partie centrale du champ visuel, là où se dirige le regard, se projette sur la fovéa. D'après Bear et al., 2002.

- Rôle des informations extra-rétiniennes égocentrées -

L'indice rétinien seul dans un espace visuel non structuré n'est pas suffisant pour fournir la position visuelle complète de l'objet par rapport à la tête. Dans le modèle proposé par Wade (1992), les signaux rétiniens de chaque œil et la position des yeux dans leur orbite sont combinés pour définir un système de coordonnées égocentrées ayant comme origine l'égo-centre ou œil cyclopéen (Ono et Angus, 1974). L'information extra-rétinienne de la position de l'œil, qui provient essentiellement des propriocepteurs des muscles et tendons

extra-oculaires (Matin, 1986a), doit être intégrée pour une perception céphalo-centrée correcte. La proprioception des muscles oculaires constituerait des informations cruciales dans le codage de la position de l'œil dans la tête, permettant ainsi de passer d'un système de coordonnées rétiniennes en un système de coordonnées céphalo-centrées (Haunstein et Mittelstaedt, 1990).

Les informations extra-rétiniennes concernant l'orientation des yeux par rapport à la tête peuvent être regroupées selon deux fonctions. La première est l'exploration visuelle, activité oculaire hautement élaborée, qui se définit par une succession de saccades et de fixations du regard. D'une part, les saccades sont des mouvements oculaires très rapides accompagnant les changements de points de fixation. D'autre part, les fixations du regard sont définies par un acte moteur complexe qui place un objet au centre de la fovéa. La seconde fonction de l'orientation des yeux par rapport à la tête regroupe les ajustements oculaires visant à stabiliser le flux des informations rétiniennes lors de mouvements du sujet. D'origine réflexe, ces mouvements oculaires sont entièrement pilotés par des stimuli sensoriels provenant d'autres récepteurs. Les réflexes vestibulo-oculaires seront définis dans la dernière partie du chapitre suivant, relatif à la perception corporelle dans l'espace.

1.2.2. Perception de son corps dans l'espace

Sur Terre, les déplacements du corps sont organisés dans, et par, le champ de gravité terrestre, où une attraction est exercée par la masse de la Terre sur les objets se trouvant à sa surface ou dans son voisinage. La perception de la gravité, accélération linéaire dirigée vers le centre de la Terre, est basée sur l'intégration d'informations fournies par plusieurs systèmes sensoriels. Le système prédominant est la vision, mais, dans le noir, les humains peuvent toujours déterminer leur orientation par rapport à la verticale gravitaire. Les systèmes non visuels qui contribuent à la perception de l'orientation et du déplacement du corps englobent

le système vestibulaire, somesthésique et auditif. Les récepteurs vestibulaires sont adaptés fonctionnellement à traduire les accélérations angulaires et linéaires de la tête. Les récepteurs somesthésiques traduisent les forces et l'accélération agissant sur le corps grâce aux surfaces avec lesquelles la peau est en contact et traduisent également l'étirement et la tension des muscles. Enfin, les récepteurs cochléaires répondent aux changements oscillatoires de la pression ambiante (Benson, 1990). Nous allons nous intéresser principalement aux capteurs sensoriels des systèmes vestibulaire et somesthésique, dans le but de déterminer en quoi ils sont l'expression de l'environnement gravitaire dans lequel ils fonctionnent.

- Le système vestibulaire -

Le système vestibulaire est une partie de l'oreille interne qui joue le rôle d'accéléromètre et de système de guidage inertiel : il informe en permanence le système nerveux central sur les mouvements et sur la position de la tête. Les fonctions du système vestibulaire apparaîtront plus simples avec un rappel relatif à la mécanique classique. Tous les mouvements du corps dans un espace ont six degrés de liberté : trois liés aux translations et trois aux rotations. Les éléments liés aux translations représentent les mouvements linéaires selon les axes X, Y, et Z (Figure 9). Les mouvements dans ces plans (i.e. accélération linéaire) et les inclinaisons statiques de la tête par rapport à la gravité sollicitent essentiellement les organes otolithiques. Les trois degrés de liberté liés aux rotations concernent les rotations du corps par rapport aux axes X, Y, et Z et sont appelés respectivement roulis, tangage et lacet. La détection des accélérations rotationnelles autour de ces trois axes est principalement assurée par les canaux semi-circulaires.

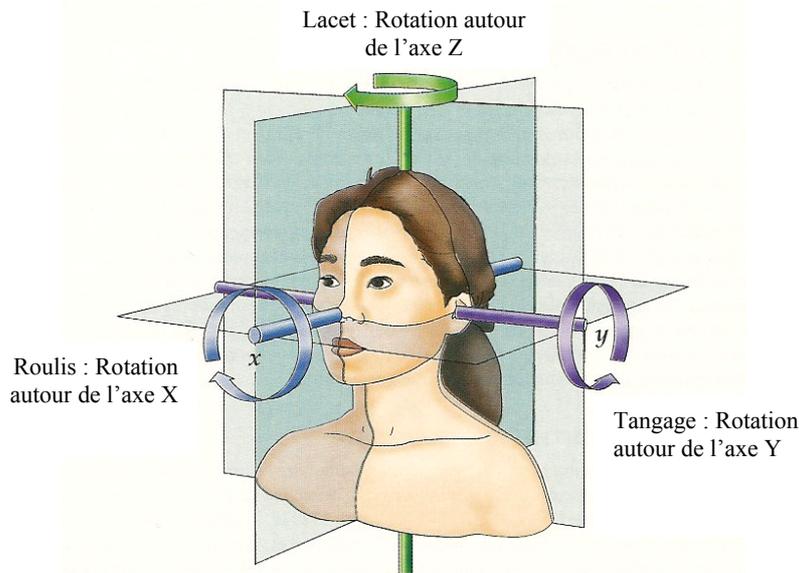


Figure 9. Principaux plans et axes de translation et de rotation. L'axe Z est confondu avec la direction gravitaire et traverse le corps de la tête aux pieds le sujet debout ; l'axe Y est contenu dans le plan transversal et joint les parties droite et gauche du sujet ; l'axe X appartient au plan médian joignant l'avant et l'arrière du sujet. D'après Purves et al., 1999.

L'appareil vestibulaire détecte l'ensemble des mouvements de la tête selon ces six degrés de liberté de l'espace, permettant ainsi l'orientation du corps dans l'environnement et la perception des déplacements corporels et la stabilisation de la vision grâce aux réflexes vestibulo-oculaires (Lacour, 1981 ; Buser et Imbert, 1982). L'appareil vestibulaire est un système pair, constitué d'un labyrinthe de chaque côté du plan médian corporel au sein de l'oreille interne (Figure 10).

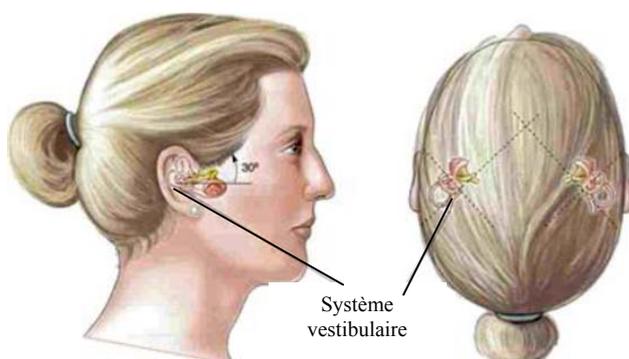


Figure 10. Emplacement du système vestibulaire. D'après Bear et al., 2002.

L'appareil vestibulaire est composé deux types de structure: le labyrinthe osseux et le labyrinthe membraneux. Le labyrinthe osseux (Figure 11) est situé dans le rocher de l'os

temporal. Il contient les organes sensoriels auditifs dans sa partie antérieure (i.e. la cochlée) et vestibulaires dans sa partie postérieure (i.e. les organes à otolithes et les trois canaux semi-circulaires). Le labyrinthe membraneux, quant à lui, recouvre la surface interne du labyrinthe osseux en suivant approximativement ses contours. Les labyrinthes vestibulaires comprennent une cavité centrale, le vestibule. Chaque vestibule comprend cinq capteurs d'accélération s'exerçant sur la tête : trois de ces capteurs sensibles aux accélérations angulaires, les canaux semi-circulaires, et deux de ces capteurs sensibles aux accélérations linéaires, les organes otolithiques (Buser et Imbert, 1982).

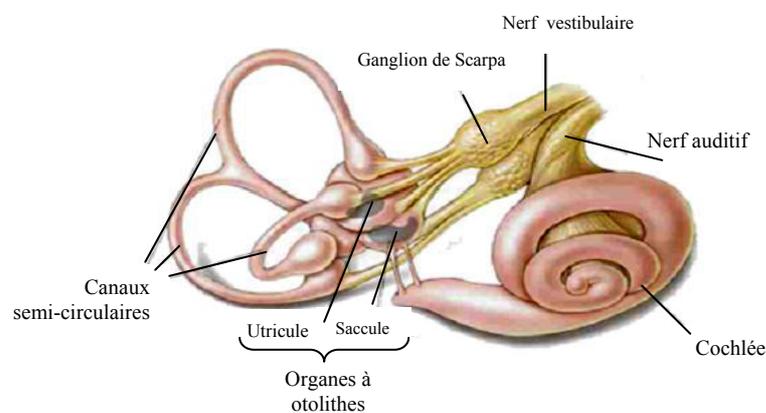


Figure 11. Localisation des organes à otolithes (utricule, saccule) et des trois canaux semi-circulaires au sein du labyrinthe osseux. D'après Bear et al., 2002.

Si l'appareil vestibulaire apparaît dans son ensemble comme un capteur gravito-inertiel complet, les propriétés du système otolithique suggèrent qu'il constitue le capteur privilégié pour le codage de l'accélération linéaire gravitaire.

a) Les organes otolithiques : un 'capteur de l'orientation statique par rapport à la verticale' (Young, 1984)

Les organes otolithiques, ou macules otolithiques, sont au nombre de deux et sont situés dans deux cavités en forme de sac : le saccule et l'utricule. La macule sacculaire ressemble à un L-inversé alors que la macule utriculaire a la forme d'un rein compact (Figure 12). L'utricule est à la jonction des trois canaux et sa cavité est continue avec celle des

canaux. Le saccule est situé juste derrière l'utricule. Les macules sacculaire et utriculaire ne diffèrent que par leur orientation. Lorsqu'une personne a sa tête dans une position naturelle droite, la macule utriculaire se trouve dans un plan longtemps considéré comme horizontal mais en fait incliné approximativement de 30 degrés vers l'arrière alors que le saccule se situe dans un plan vertical.

La transformation d'un mouvement de la tête en un signal neural est réalisée au niveau d'une zone réceptrice appelée l'épithélium sensoriel. L'épithélium sensoriel des organes otolithiques, la macule, est composé de cellules ciliées (ou cellules sensorielles) et de cellules de soutien (Figure 12). Les cellules ciliées sont caractérisées par la présence d'une membrane gélatineuse, extracellulaire, qui comporte des particules cristallines de carbonate de calcium, appelé stratoconies ou otolithes. Cette membrane otolithique mesure 1 mm² et 50 µm d'épaisseur et possède une densité supérieure à celle de l'endolymphe environnant dû à la présence des cristaux. A l'intérieur de cette membrane otolithique se trouve une série de cils appelés stéréocils, disposés en ordre croissant à sa surface. Un cil particulier, appelé kinocil, marque la pointe de ces cils. Du fait de leur extrême mobilité, les organes à otolithes se comportent en stimulateurs inertiels, ayant comme stimulus spécifique l'accélération linéaire. Cette accélération inertielle peut résulter soit d'un déplacement en accélération linéaire de la tête, ou bien d'une accélération gravitationnelle (Baloh et Honrubia, 1990 ; Purves et al., 1999 ; Bear et al., 2002 ; Highsten et al., 2004).

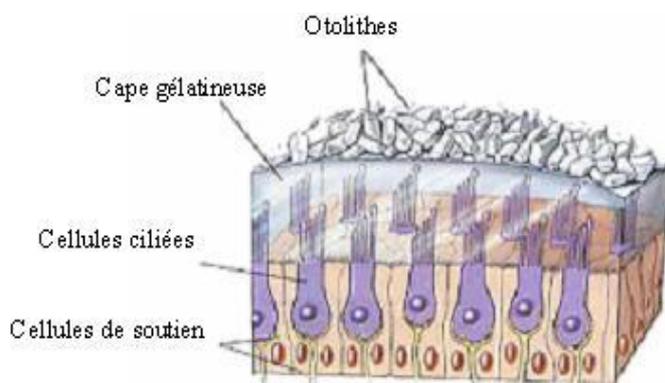


Figure 12. Représentation d'un organe à otolithes en situation de repos. D'après Bear et al., 2002.

Le type de sensibilité à l'accélération linéaire est différent selon les catégories de cellules ciliées otolithiques. Les organes à otolithes sont constitués de deux types de cellules sensorielles: les cellules phasiques et les cellules toniques (Goldberg et al., 1990). Les cellules phasiques sont spécifiquement sensibles aux accélérations linéaires de la tête ainsi qu'aux changements d'accélération (i.e. jerk ; Benson, 1990) dans les trois plans de l'espace. Les cellules toniques sont capables de conserver leur sensibilité à l'arrêt par leur activité permanente de repos en l'absence de tout changement de stimulation (Darlot, 1987). Ces caractéristiques spécifiques font des organes à otolithes des récepteurs d'accélération linéaire constante s'exerçant même en condition statique, avec l'intégration de l'accélération gravitaire. Cette dernière propriété permet aux organes otolithiques de coder de la position de la tête dans l'espace.

Du fait de la densité supérieure de la membrane otolithique par rapport à celle de l'endolymphe environnant, une inclinaison de la tête entraîne un mouvement des cils vers le bas (Figure 13), ce qui induit un mouvement de la membrane otolithique dont ils sont solidaires (Goldberg et Fernandez, 1984). Ce déplacement tangentiel de la membrane otolithique provoque une force de cisaillement entre les otolithes et les cellules sensorielles qui se trouvent alors activées ou inhibées en fonction de la direction du mouvement (De Vries, 1950 ; Fernandez et Goldberg, 1976a-c ; Droulez, 1986).



Figure 13. Détection de l'accélération gravitationnelle par les macules otolithiques lors d'une inclinaison de la tête en tangage avant et arrière.

Cette force de cisaillement est divisée en deux composantes, longitudinales et transversales, agissant respectivement : sur l'utricule le long des axes naso-occipital et interaural lorsque le sujet est en position verticale, et sur le saccule le long des axes céphalo-caudal et naso-occipital lorsque le sujet est en position allongée. Citek et Ebenholtz (1996) ont proposé un modèle de calcul des composantes de compression et de cisaillement du vecteur gravitaire agissant idéalement sur chaque unité selon l'angle d'inclinaison de la tête en roulis (α) et en tangage (β), en multipliant respectivement la constante gravitationnelle (g) et la masse des otolithes (Figure 14).

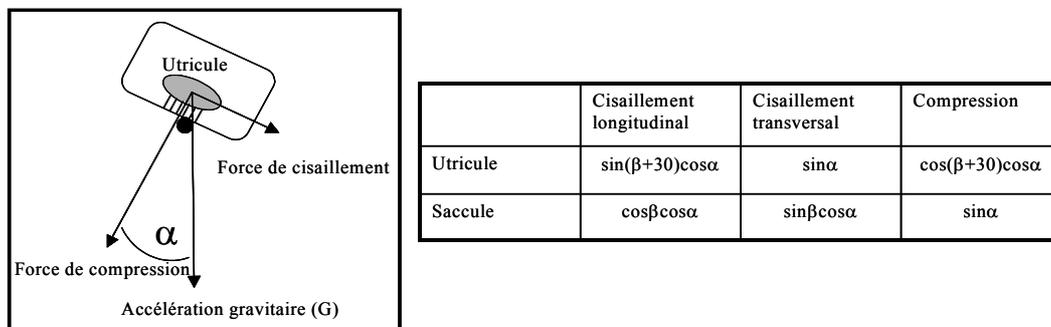


Figure 14. Sur la partie gauche de la figure, représentation des forces de cisaillement et de compression agissant sur l'unité utriculaire pour une inclinaison en roulis (α). Sur la partie droite de la figure, les formules de calcul des forces de cisaillement et de compression selon les axes d'application en fonction des angles d'inclinaison en roulis (α) et en tangage (β) pour la macule utriculaire et sacculaire. D'après Citek et Ebenholtz, 1996.

De plus, l'excitation ou l'inhibition des cellules otolithiques dépendent de la direction des mouvements des cils. Le déplacement des stéréocils dans la direction du kinocil provoque une dépolarisation de la cellule sensorielle et donc une augmentation de cette fréquence alors qu'un déplacement dans le sens inverse entraîne une hyperpolarisation et donc une diminution d'activité (Figure 15).

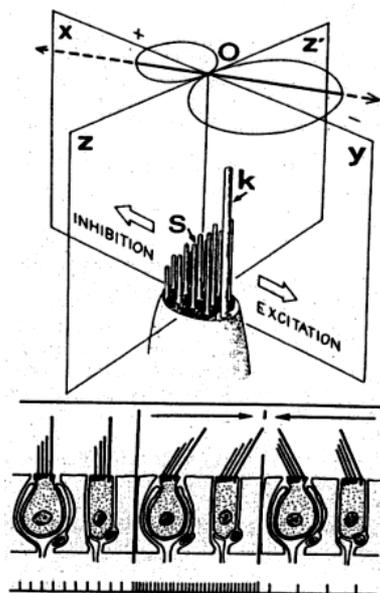


Figure 15. Vue spatiale d'une cellule ciliée où K est le kinocil, S les stéréocils. L'excitation et l'inhibition s'effectuent dans un plan x-o-y. L'excitation survient lorsque l'inclinaison est vers le kinocil et l'inhibition dans le sens inverse. La partie inférieure de la figure résume les modalités de décharge des récepteurs (décharge de repos, accélération excitatrice au centre, inhibition relative à droite). D'après Busert et Imbert, 1982.

Ainsi, l'orientation multi-directionnelle des cellules sensorielles otolithiques permet au système nerveux central d'être renseigné sur les accélérations gravitationnelles s'exerçant sur la tête, dans toutes les directions de l'espace et permet d'obtenir une sensibilité globale multi-directionnelle (Fernandez et Goldberg, 1976a-c).

Cependant, le fonctionnement otolithique comprend quelques limites physiologiques :

- i) la détection des accélérations gravitationnelles ne se fait qu'au-delà d'une certaine valeur, et
- ii) le seuil de détection est plus élevé pour les mouvements verticaux. En effet, Young (1984) indique que les otolithes sont capables de détecter une inclinaison de la tête en roulis ou en tangage à partir de 1.5 degrés. Cependant, pour une inclinaison d'une fréquence de 0.3Hz, le seuil moyen est de 0.03 m.s^{-2} pour des inclinaisons du corps autour de l'axe X ou Y, et serait le double de cette valeur pour une inclinaison corporelle autour de l'axe Z (Benson, 1990).

b) Les réflexes otolitho-oculaires

Déclenché par des accélérations linéaires de la tête, les réflexes otolitho-oculaire (ROO) ont pour fonction de stabiliser le regard, c'est-à-dire coordonner les mouvements des

yeux avec ceux de la tête pour permettre à l'homme de maintenir stable l'environnement au cours de son déplacement.

Pour les déviations d'origine utriculaire, les mouvements oculaires compensateurs ont une direction qui diffère selon le type de stimulation subie. D'après Zee et Hain (1992), la contribution des organes otolithiques à la stabilisation du regard dans l'espace peut être divisée en deux types de réflexes : *i*) le réflexe otolitho-oculaire dynamique, compensant les mouvements translationnels de la tête, et *ii*) le réflexe otolitho-oculaire statique, compensant les inclinaisons statiques de la tête. Ces derniers correspondent à une torsion du globe oculaire lors d'une inclinaison du corps en roulis (Miller, 1962) et à l'élévation ou à l'abaissement des yeux, connue sous le nom de *réflexe des yeux de poupée* (comparable aux mouvements des yeux d'une poupée, Ebenholtz, 1970, 1977 ; Ebenholtz et Shebilske, 1973, 1975 ; Bucher et al., 1992) lors d'inclinaison de la tête en tangage.

Ainsi, une inclinaison en tangage produit une modulation en continu des signaux otolithiques en relation avec la valeur de l'inclinaison. L'origine otolithique de cette déviation oculaire de réflexe de yeux de poupée se situerait essentiellement au niveau utriculaire (Ebenholtz et Shebilske, 1975 ; Ebenholtz, 1977 ; Howard, 1986 ; Citek et Ebenholtz, 1995).

- *Le système somesthésique : un capteur multiforme de la gravité* -

Le système somesthésique (du grec *soma* = corps et *sthésie* = sensibilité) est défini comme l'ensemble des structures fournissant et traitant les informations sur le corps proprement dit. Le système somesthésique est constitué d'une vingtaine de types de capteurs divergeant par leurs caractéristiques fonctionnelles et répartis sur la totalité du corps humain (Buser et Imbert, 1982 ; Darian-Smith, 1984 ; Craig et Rollman, 1999). Sherrington (1906) fut le premier à distinguer trois catégories d'informations somesthésiques : *i*) l'extéroception (ou sensations cutanées), recouvrant la sensibilité tactile, thermique et nociceptive, *ii*) la proprioception, définie

par la sensibilité profonde musculo-articulaire (kinesthésie pour les mouvements, statesthésie pour la posture, baresthésie pour la pression et dynamesthésie pour la force), et *iii*) l'intéroception, recouvrant les sensations viscérales. A l'exclusion des sensibilités thermiques et nociceptives, nous nous intéressons à ces trois niveaux de sensations que sont l'extéroception, la proprioception et l'intéroception.

a) L'extéroception

Les récepteurs responsables de l'extéroception se trouvent localisés essentiellement dans les couches profondes de la peau, appelé derme (Figure 16). La classification de la sensibilité cutanée comprend plusieurs facteurs tels que la nature du tissu innervé (i.e. zone glabre ou zone pileuse), la structure du récepteur terminal et de la fibre afférente ainsi que la nature de l'information relayée par la fibre nerveuse vers le système nerveux central (Buser et Imbert, 1982 ; Darian-Smith, 1984 ; Craig et Rollman, 1999).

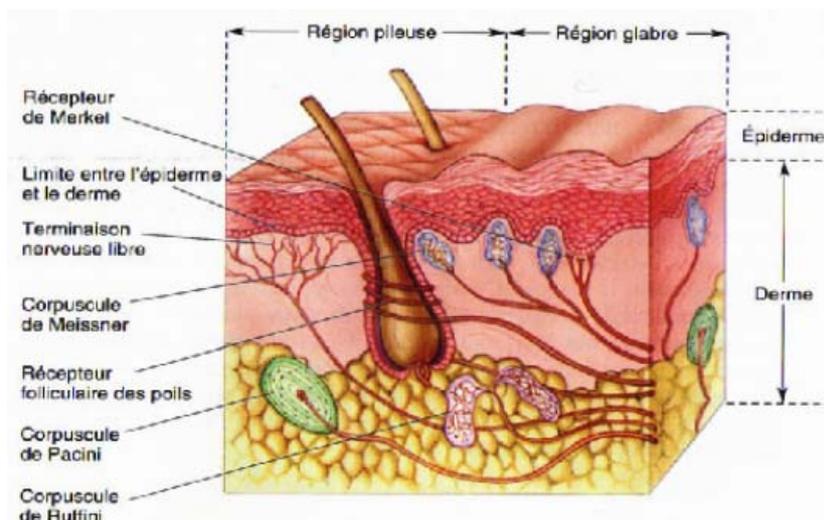


Figure 16. Les récepteurs sensoriels de la peau : les régions de la peau couvertes de poils et les régions glabres présentent une variété de récepteurs sensoriels localisés au niveau du derme (ou tissu sous-cutané) et de l'épiderme. D'après Bear et al., 2002.

Trois types de mécanorécepteurs extéroceptifs peuvent être définis : les récepteurs de contact, les récepteurs de pression, et les récepteurs de vibration. Les récepteurs de contact sont des récepteurs à cellules dites phasiques (i.e. corpuscules de Meissner, Figure 16). Pour

ces récepteurs, la sensation de contact initialement générée par le contact entre l'objet et la peau s'estompe très rapidement si l'objet reste en place. Les récepteurs de pression sont des récepteurs à cellules toniques (i.e. corpuscules de Merkel et corpuscules de Ruffini, Figure 16) qui codent la durée et l'intensité de la stimulation. Pour ces récepteurs de pression, même si la fréquence des potentiels d'action diminue lentement au cours du temps pour une pression constante, la décharge dure aussi longtemps que la pression demeure. Le niveau minimum de sensibilité à l'application d'une pression ainsi que le seuil de discrimination spatiale de stimuli tactiles, sont fonction de la zone corporelle stimulée. D'après Darian-Smith (1984), les zones de meilleure sensibilité à la pression se superposent aux zones de plus grande discrimination tactile. Elles sont localisées au niveau de la face, de la paume des mains et de la plante des pieds. La sensibilité cutanée à la pression varie entre 10 et 400 mg. Par exemple, au niveau du dos, elle est de 200 mg (Weinstein, 1968). Les récepteurs de vibrations (i.e. les corpuscules de Pacini, Figure 16) sont des récepteurs sensibles à l'amplitude et à la fréquence de la vibration.

Cette diversité de récepteurs offre à la mécano-réception cutanée la possibilité de traduire l'effet de forces agissant sur la peau et de fournir ainsi des indices d'orientation du corps (Benson, 1990). L'importance de ces indices extéroceptifs a été mise en évidence dans de nombreuses expériences d'orientation spatiale. Concernant les indices de contact et de pression, Lackner et Graybiel (1978) ont mis en évidence que l'application d'indices de contact et de pression sur différentes zones corporelles peut influencer l'orientation apparente du corps. Lors d'une expérience à une vitesse de rotation constante autour de l'axe Z, un sujet sans vision, couché, et le dos en contact avec le support, a l'impression non pas de tourner sur lui-même mais d'effectuer une trajectoire orbitale (Figure 17A). Cette impression résulte des stimulations otolithiques mais aussi des stimulations de toucher et de pression sur la surface du corps. Changer le patron de pression entraîne une modification de l'orientation perçue. Par

exemple, si le sujet se raidit de différentes façons dans l'appareil et augmente la pression au-dessus de la tête, le sujet en rotation a la sensation d'être renversé, la tête en bas dans le cylindre (Figure 17B). Ainsi, les stimulations de ces systèmes semblent avoir des répercussions majeures sur la perception de l'orientation corporelle.

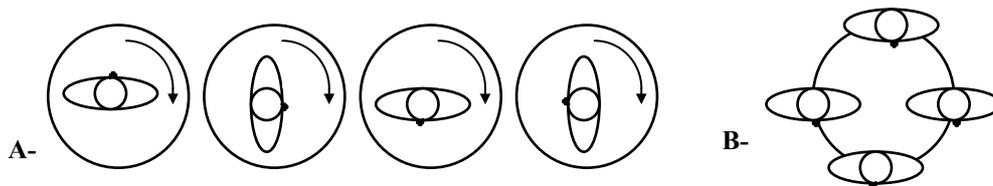


Figure 17. Lors d'une rotation à vitesse constante autour de l'axe Z, une modification des indices de pression entraîne un changement de la perception du mouvement. A- Le sujet, sans vision et en position couchée, le dos en contact avec le support, a l'impression d'effectuer une trajectoire orbitale. B- Si le sujet augmente la pression au-dessus de sa tête, le sujet a la sensation d'être renversé, la tête en bas dans un cylindre. D'après Lackner et Graybiel, 1978.

Par ailleurs, lorsque ces indices de contact et de pression sont minimisés (sujets vestibulo-lésés ou utilisation d'un matelas-coquille chez le sujet sain), la perception de la verticale posturale est perturbée (Bringoux et al., 2002 ; Trousselard et al., 2003 ; Ceyte et al., 2007a). En outre, plusieurs études réalisées en micro-gravité ont mis en évidence que la perception de sa propre orientation dépend en grande partie de la présence ou de l'absence d'indices de contact (Lackner et DiZio, 1993). Pendant les séquences micro-gravitaires lors de vols paraboliques, certains sujets, yeux fermés sans aucun contact avec leur environnement, perdent tout sens d'orientation spatiale. En effet, les sujets assimilent la verticale à la référence corporelle (référence égocentrée, axe Z) et se sentent ainsi désorientés en raison d'une mauvaise perception de son axe Z (Lackner et DiZio, 2000). Le fait d'appliquer une pression au niveau de leur voûte plantaire ou au-dessus de leur tête suffit à faire croire aux sujets qu'ils sont respectivement à la verticale tête en haut, ou au contraire renversés tête en bas (Lackner et DiZio, 1993, 2000).

Concernant les indices de vibration, plusieurs études ont mis en évidence que le fait d'appliquer une vibration, par exemple au niveau du cou, entraîne un effet de distorsion de la

perception de la position de la tête (Lackner et Lévine, 1979 ; Biguer et al., 1986, 1988 ; Karnath et al., 1993). Cette distorsion entraîne une perturbation systématique de la localisation égocentrée des objets visuels dans l'espace (Biguer et al., 1988 ; Ceyte et al., 2006).

b) La proprioception

Le système proprioceptif, responsable de la sensibilité profonde de l'appareil locomoteur, donne des informations directement utilisées dans le contrôle postural (Massion, 1990 ; Dietz et al., 1992). Il se divise en deux sous-ensembles de récepteurs (Buser et Imbert, 1982) : *i*) les mécano-récepteurs sensibles aux variations de longueurs et de tensions musculaires (i.e. fuseaux neuromusculaires et organes tendineux de Golgi), et *ii*) les mécano-récepteurs connus pour coder les informations sur les angles des articulations (i.e. corpuscules de Ruffini, de Pacini et de Golgi). Les corpuscules de Golgi se définissent comme des récepteurs de positions alors que les récepteurs de Pacini semblent être sensibles aux accélérations.

Ces récepteurs fournissent des informations primordiales dans la régulation du tonus musculaire et plus particulièrement, dans le maintien en position érigée. Afin d'établir la contribution du système vestibulaire et proprioceptif dans la détection des oscillations posturales, Fitzpatrick et McCloskey (1994) ont mis en place une étude dans laquelle les deux entrées vestibulaires et proprioceptives ont été dissociées. Ces auteurs mettent en évidence que les informations proprioceptives issues des muscles de la cheville sont particulièrement sensibles dans la détection des oscillations posturales (typiquement 0,17 degrés pour une vitesse de 0,06 deg.s⁻¹). A l'inverse, les informations vestibulaires fournissent des informations de détection des oscillations du corps pour de fortes modifications posturales supérieures à celles rencontrées lors de la régulation de l'équilibre statique. Ainsi, ces

informations proprioceptives sont nécessaires à la position corporelle antigravitaire, permettant au sujet d'orienter son corps par rapport à la direction des forces de pesanteur et d'organiser ses déplacements corporels dans l'espace extérieur.

c) L'intéroception

Plusieurs études ont mis en évidence l'influence de l'accélération gravitaire sur la fonction pulmonaire (Campbell et al., 1970 ; Glaister, 1977), les mouvements des viscères abdominaux (Bramble et Jenkins, 1993 ; Mittelstaedt, 1996), la distribution régionale du flux sanguin (Vailt et al., 2002), la pression intraoculaire (Kothe, 1994) ainsi que la pression intracrânienne (Keil et al., 1992 ; Vailt et al., 2002). Si la gravité a un effet sur de nombreux viscères, ces modifications peuvent être détectées par des viscérocepteurs et donner ainsi des informations sur l'orientation du corps par rapport à la gravité.

Cette graviception viscérale serait principalement organisée à partir de d'informations afférentes (Mittelstaedt, 1992, 1997, 1999 ; Vailt et al., 2002 ; Jarshow et al., 2003) liées à : *i*) l'inertie de la masse des viscères abdominaux, et *ii*) la pression hydrostatique sanguine. Trousselard et ses collaborateurs (2004) ont mis en évidence l'implication de l'estomac dans le jugement de la verticale visuelle subjective par une situation de lestage gastrique. Ce lestage gastrique entraîne une amélioration de la perception de la direction gravitaire dès 45 degrés d'inclinaison du corps en roulis. Les changements locaux de pression et de volume sanguin, pouvant être détectés par les barorécepteurs artériels, ventriculaires, pulmonaires et rénaux ainsi que par les récepteurs veineux sensibles à l'étirement (Paintal, 1973), apportent des informations supplémentaires et pertinentes pour l'orientation du sujet par rapport à la verticale gravitaire. Ces récepteurs, stimulés à la fois par le niveau de pression sanguine et par les variations de ce niveau (Korner, 1971 ; Hoffer et al., 2002), représentent un réflexe appelé

orthostatique qui permet de réguler la stabilité de la pression sanguine lors des changements rapides d'orientation. Ainsi, les récepteurs intéroceptifs sont impliqués dans l'orientation spatiale et prouvent l'existence d'une *graviception intéroceptive*.

De ce fait, toute inclinaison corporelle en tangage, induirait également une modulation de la stimulation somesthésique. Il faut cependant prendre en compte le fait qu'une inclinaison vers l'avant ou vers l'arrière constitue deux situations bien différentes de stimulations sensorielles puisque les faces antérieure et postérieure du corps du sujet ne sont pas anatomiquement équivalentes. A cette asymétrie anatomo-fonctionnelle se rajoute, lors de l'inclinaison en tangage, une asymétrie des patrons de pression, dépendante des contraintes expérimentales de fixation du sujet. Alors que la face postérieure du sujet est le plus souvent maintenue plaquée contre un dossier ou une surface rigide, la face antérieure est généralement fixée à l'appareil par des sangles pouvant générer des appuis plus intenses et distribués de façon plus localisée (Bringoux et al., 2004 ; Ceyte et al., 2007b). Enfin, la stimulation intéroceptive est également difficilement comparable entre ces deux situations. Lors d'une inclinaison postérieure, les viscères sont immédiatement bloqués dans leur déplacement par le mur postérieur vertébral alors que le déplacement viscéral consécutif à une inclinaison vers l'avant est moins limité du fait de la plasticité de la paroi musculaire abdominale et de la surface cutanée adjacente.

- Traitement central des informations graviceptives -

Si le système vestibulaire apparaît adapté pour fournir à l'être humain des informations sur la direction de l'accélération gravitaire, le système somesthésique contribue également à la graviception. Cependant, chaque système sensoriel ne fonctionne pas pour lui-même et isolément des autres : l'expérience que nous nous faisons du monde qui nous entoure n'est pas fragmentée en fonction des informations sensorielles fournies. La perception d'un

environnement stable et unifié, ainsi que notre orientation dans cet environnement, repose sur l'existence de processus d'intégration des diverses informations sensorielles. Le traitement intégratif des informations sensorielles peut être conçu selon deux théories : *i)* l'intégration sensorielle, qui résulte d'une addition des informations données par les divers organes sensoriels, et *ii)* le modèle interne de l'orientation corporelle, organisé de manière interne et modulé en fonction des configurations des capteurs sensoriels. *'Bien qu'on puisse penser qu'en définitive, les deux conceptions se rejoignent, elles n'impliquent pas du tout la même organisation neurale, ni la même construction perceptive. L'une va de la périphérie vers le centre, l'autre du centre à la périphérie'* (Berthoz, 1997).

a) Intégration sensorielle

Mach (1875) a été le premier à émettre l'idée que la perte des fonctions vestibulaires pouvait être compensée par les autres voies sensorielles. Il est aujourd'hui admis que chaque modalité sensorielle fournit sa propre information spatiale, avec sa spécificité et ses limites. La perception d'orientation peut donc être considérée comme la résultante d'un calcul interne visant à intégrer les informations issues des divers systèmes sensoriels impliqués dans la perception des accélérations linéaires. L'élaboration d'un percept unique de verticalité se construit par le traitement des différentes informations sensorielles, regroupés sous l'appellation d'*intégration sensorielle*.

Ce processus d'intégration sensorielle, qu'il soit intra- ou inter-modalitaire, repose sur des mécanismes d'addition, de pondération, d'intégration (au sens mathématique du terme), et/ou de différenciation afin d'obtenir une seule perception de l'orientation reflétant la réalité (Howard, 1997). Il est en effet nécessaire que plusieurs informations soient prises en compte pour lever certaines ambiguïtés perceptives définies par les limitations fonctionnelles des

capteurs sensoriels. La figure 18, élaborée d'après les modèles Young (1984), de Nemire et Cohen (1993), et de Van Beuzekom et Van Gisbergen (2000), illustre de façon schématique ce concept d'intégration multisensorielle permettant l'élaboration d'une perception unique de l'orientation corporelle.

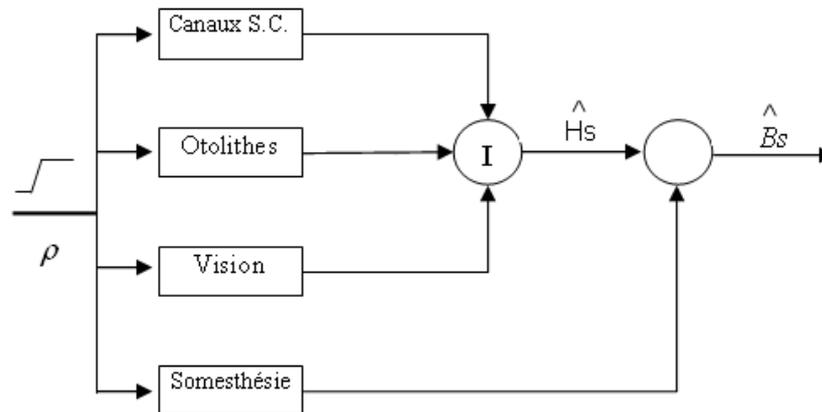


Figure 18. Représentation schématique du concept d'intégration sensorielle. À la suite d'un déplacement corporel vers une orientation statique (ρ), les signaux sensoriels canaux, otolithiques et visuel sont intégrés (I_1) afin de fournir une estimation optimale de l'orientation de la tête dans l'espace (H_s). Cette estimation est elle-même combinée avec les entrées somesthésiques pour définir une estimation de l'orientation du corps dans l'espace. D'après les modèles de Young, 1984 ; de Nemire et Cohen, 1993 ; et de Van Beuzekom et Van Gisbergen, 2000.

Il existe différentes conceptions de ce système d'intégration sensorielle à travers la littérature scientifique. Tout d'abord, Mergner et ses collaborateurs (Mergner et al., 1993, 1997) ont décrit la perception d'orientation corporelle comme résultant d'une sommation des diverses informations sensorielles, basée sur les transformations de coordonnées des différents signaux sensoriels. Par exemple, en l'absence de vision, la perception de l'orientation du corps dans l'espace repose, selon ces auteurs, sur l'addition puis la transformation de coordonnées de l'information vestibulaire relative à l'orientation de la tête dans l'espace, et de l'information proprioceptive relative à l'orientation de la tête par rapport au tronc. Cette information est elle-même moyennée avec des informations somesthésiques directement liées à l'orientation du tronc dans l'espace. En outre, Mittelstaedt (1983) propose un autre modèle d'intégration sensorielle dans lequel le système nerveux central alloue aux systèmes sensoriels des poids différents, dont la valeur est propre à chaque sujet. Selon lui, la

perception de l'orientation de son corps dans l'espace est alors déterminée à l'avance, pour un sujet et pour une position donnée, par une simple opération de sommation des vecteurs sensoriels. Enfin, certains auteurs considèrent que la sommation de toutes les informations sensorielles d'importance identique (i.e. équi-pondérées) permet de fournir une référence d'orientation centrale juste. Selon cette théorie, le maintien de la posture érigée est structuré autour d'une référence interne de verticalité du corps, qui résulterait de la somme des valeurs de référence verticale spécifiées par les différentes sources d'informations sensorielles (Massion, 1990 ; Hlavacka et al., 1995, 1996 ; Kavounoudias et al., 1999).

Même si le système d'intégration sensorielle permet d'obtenir un seul percept d'orientation corporelle dans l'espace, les différentes informations peuvent se trouver en situation de discordance. Cette mauvaise résolution d'un conflit sensoriel peut entraîner des erreurs de jugement perceptif. Afin de solutionner ces situations problématiques, le système nerveux central privilégierait un des signaux sensoriels par rapport aux autres signaux disponibles. Cette situation est appelée *situation de dominance* ou *hiérarchisation*. 'En général, pour chaque conflit sensoriel, si les jugements se font sur une modalité plutôt que sur une autre, alors la première modalité est considérée comme dominant les autres modalités' (Howard, 1982). Disposant ainsi de récepteurs aux caractéristiques diverses et souvent complémentaires, le système nerveux central va pouvoir contrecarrer les informations discordantes et élaborer une relation cohérente entre ces différentes informations, permettant ainsi une perception de l'orientation du corps unique et vraisemblable.

b) Modèles internes

L'idée même de modèle interne, largement inspirée de la cybernétique, peut être définie comme une construction neurale dynamique qui mime les principes des relations que les sujets entretiennent avec leur environnement et qui permettent d'en anticiper les

conséquences sensorielles ou motrices (Kawato, 1999 ; Merfeld, et al., 1999). Autrement dit, la notion du modèle interne englobe toutes les connaissances implicites (cinématiques et dynamiques) qu'un sujet possède de son propre corps, du monde physique et de leur interaction (Wolpert et Ghahramani, 2000). Ce modèle interne permet d'estimer et de prédire l'état du système à piloter, par exemple, la position de la main dans l'espace.

Plusieurs auteurs (Droulez et Berthoz, 1986 ; Merfeld et al., 1993 ; Van der Kooij et al., 1999) définissent le modèle interne comme une comparaison entre les informations sensorielles et les prédictions relatives à l'état désiré. Selon Merfeld et ses collaborateurs (1993, 1999), un modèle interne de l'orientation de référence par rapport à la gravité est développé par le système nerveux central sur la base d'une analyse des informations dynamiques corporelles et extra-corporelles. Ce modèle est déterminé par la comparaison des afférences sensorielles attendues pour un état particulier et des afférences sensorielles réellement disponibles. La différence entre les afférences attendues et réelles est définie en tant que conflit sensoriel. Les informations issues de ce conflit sensoriel sont utilisées, en retour, pour ajuster les estimations centrales (comme par exemple, l'estimation de la direction gravitaire) vers des valeurs plus précises.

- Perception visuelle de l'horizon gravitaire : Conclusion -

Dans ce chapitre, nous avons tenté de comprendre comment la localisation d'un objet visuel peut être évaluée dans le référentiel gravitaire à partir d'un codage initial en termes de coordonnées égocentrées. Nous avons vu que la perception visuelle de l'horizon gravitaire met en jeu trois références que sont l'orientation de l'objet à localiser par rapport à l'axe visuel, l'orientation de l'axe visuel par rapport à la tête et l'orientation de la tête par rapport à la gravité. En absence d'informations visuelles ambiantes, le traitement de ces références correspond à la mise en œuvre du système proprio-somesthésique comprenant la

proprioception de l'œil (Matin, 1982, 1986a,b) et le système traitant la posture en particulier la position de la tête dans le champ gravitaire (Graybiel, 1956 ; Cohen, 1973b ; Cohen et Larson, 1974).

D'une part, le rôle de la proprioception oculaire sur l'horizon visuel a été mis en évidence soit par altération de la sensibilité et de la motricité oculaire, soit par des mouvements oculaires provoqués. Une curarisation des muscles oculaires induit des perturbations de l'horizon visuel gravitaire, jusqu'à 35 degrés d'erreurs d'ajustement dans le noir (Matin, 1982), ces erreurs étant fortement atténuées en présence d'indices visuels. De plus, plusieurs études ont mis en évidence que le fait de déplacer et maintenir un instant les yeux de manière excentrée (vers le haut ou vers le bas) entraîne un déplacement de l'horizon visuel gravitaire dans le sens de ce déplacement (Hill, 1972 ; Morgan, 1978). Ces effets persistent après que les yeux aient repris leur position normale, et sont proportionnels au degré et à la durée d'excentricité préalable du regard (Park, 1969 ; Craske et al., 1975 ; Kornheiser, 1976 ; Ebenholtz et Paap, 1976).

D'autre part, l'effet de la position de la tête en tangage sur l'horizon visuel a été montré par plusieurs auteurs (Mc Dougall, 1903 ; Schubert et Brecher, 1934 ; Tschermak-Seynegg, 1952 ; Brandt et Fluor, 1967a-b ; Cohen, 1973b, 1981 ; Matin, 1982). L'inclinaison de la tête, soit isolément, soit globalement avec l'ensemble du corps, provoque un déplacement de l'ajustement visuel dans le sens de l'inclinaison. Howard (1986) a montré qu'une inclinaison de la tête en arrière induit une élévation de l'horizon visuel par rapport à l'estimation réalisée avec la tête à la verticale (Mac Dougall, 1903 ; Schubert et Brecher, 1934 ; Tschermak-Seysenegg, 1952). De plus, Bringoux et ses collaborateurs (2004) ont mis en évidence que l'horizon visuel est influencé par la position du corps : l'ajustement visuel est élevé pour une inclinaison corporelle en tangage arrière alors qu'il est abaissé lors d'une inclinaison corporelle en tangage avant.

Une modification de l'horizon visuel apparaît également lorsque le sujet, tête et corps alignés sur la gravité, subit une accélération linéaire. Ainsi, l'augmentation d'amplitude et le déplacement de la résultante gravito-inertielle engendrée par une accélération linéaire du corps vers l'avant entraîne un abaissement de l'horizon visuel gravitaire (i.e. dans le sens de la résultante gravito-inertielle ; Clark et Graybiel, 1951 ; Graybiel, 1952). Cette perception erronée, connue sous le terme d'illusion oculogravique, fera l'objet du chapitre suivant.

Chapitre 2

ESTIMATION DE L'HORIZON VISUEL EN MILIEU

GRAVITO-INERTIEL SUPERIEUR A 1G

Tant qu'elle est constante, la vitesse n'exerce pas d'effet direct sur le corps humain. Il n'en est pas de même de ses variations, c'est-à-dire des accélérations quelles soient rotatoires (angulaires) ou linéaires. Seuls les effets des accélérations linéaires sur l'orientation spatiale seront considérés ici. Ainsi, lors d'une accélération linéaire vers l'avant, une cible lumineuse fixe par rapport à la direction du regard du sujet paraît s'élevée, ce qui entraîne un abaissement de l'horizon visuel gravitaire. Cette perception erronée est connue sous le terme d'*illusion oculogravique* (Graybiel, 1952). Elle est expliquée de manière physiologique par les actions mécaniques des stimulations au niveau otolithique (Miller et Graybiel, 1966 ; Wade et Schöne, 1971), et de manière phénoménologique par une perception illusoire d'inclinaison arrière en tangage (illusion somatogravique). Avant d'aborder les effets des accélérations linéaires sur les mécanismes de l'orientation spatiale, il est nécessaire pour leur compréhension de faire un bref rappel physique des forces en présence lors d'une accélération linéaire.

2.1. De la gravité à la résultante gravito-inertielle

Lorsque le sujet se déplace dans le champ gravitaire terrestre, l'accélération linéaire à laquelle il est soumis génère une accélération inertielle (d'amplitude égale et d'orientation opposée à l'accélération subie) qui se combine avec l'accélération gravitaire pour donner un vecteur résultant appelé gravito-inertiel ou accélération gravito-inertielle (AGI, Figure 19). L'amplitude et la direction sont fonction des paramètres cinématiques du déplacement en

cause. Cette situation où le sujet subit une accélération gravito-inertielle supérieure à celle de l'accélération gravitaire est communément appelée une situation d'hyperpesanteur.

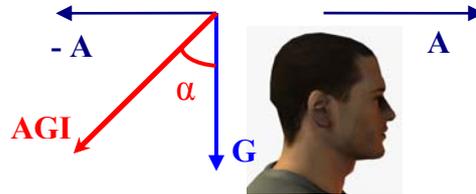


Figure 19. Décomposition de l'accélération gravito-inertielle. Lors d'un déplacement linéaire du corps, le vecteur d'accélération (A) induit une accélération inertielle (-A) qui se somme avec le vecteur d'accélération gravitaire (G), formant ainsi une résultante gravito-inertielle (AGI), tel que $AGI = G - A$, inclinée d'un angle α par rapport à la verticale gravitaire.

Cette situation d'environnement gravito-inertiel supérieur à 1G peut être illustrée en aviation. Si un avion est en vol rectiligne uniforme, son accélération est nulle et le champ de pesanteur est égal au champ de gravitation (Figure 20A). Le pilote et les passagers subissent donc un champ de pesanteur équivalent au champ de pesanteur terrestre. Si l'avion accélère (ou décélère), l'individu dans cet avion subit une accélération inertielle en sens inverse de l'accélération (ou décélération) linéaire constante. La résultante gravito-inertielle engendrée a donc une intensité supérieure à la gravité et une direction qui ne correspond plus à la direction gravitaire. Ainsi, le champ de pesanteur est modifié tant en intensité qu'en direction (Figure 20B,C).

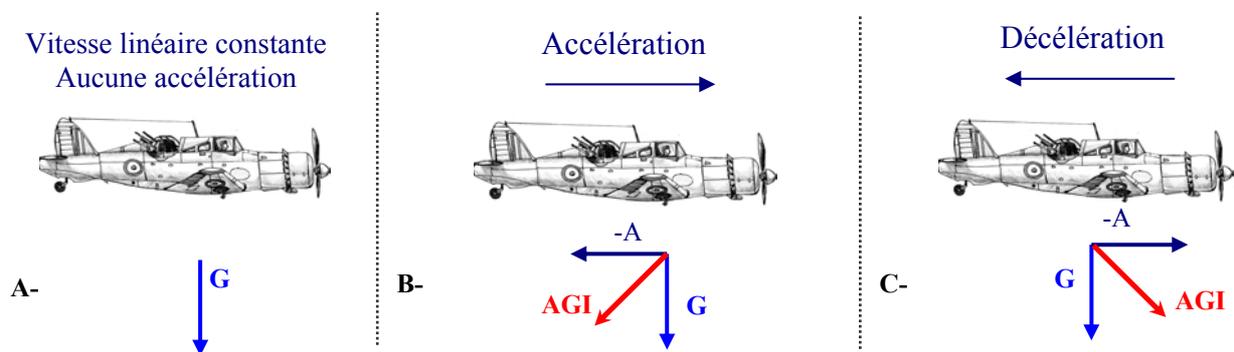


Figure 20. Formation de l'accélération gravito-inertielle en vol. L'amplitude et la direction de AGI dépendent des paramètres du déplacement de l'avion. G : gravité ; A : Accélération ; -A : Inertie.

Expérimentalement, les accélérations linéaires sont produites habituellement par la centrifugation humaine. En effet, puisqu'il n'est pas possible de faire subir longtemps une

accélération linéaire à un sujet un sujet sans le voir disparaître du laboratoire, il est nécessaire d'avoir recours à une centrifugeuse. Lorsqu'un sujet est assis en dehors du centre de rotation d'une plate-forme tournant autour d'un axe vertical, il est exposé à deux forces inertielles, physiquement dépendantes l'une de l'autre, sont la force centripète et la force centrifuge. La force centripète tend à maintenir le sujet immobile dans le référentiel tournant. Autrement dit, la force centripète est le résultat des forces de réaction du support sur lequel est fixé le corps. La force centrifuge est utilisée pour décrire la tendance qu'a le sujet à être éjecté de la plate-forme en rotation. Elle s'applique à un objet placé en dehors de l'axe de rotation dans un référentiel tournant. Celle-ci, opposée et de même amplitude que la force centripète, exprime ainsi l'immobilité d'un objet dans un référentiel tournant (la somme des forces appliquées à un objet immobile ou en mouvement uniforme est nulle : première loi de Newton). Elle est radiale dans le référentiel tournant et proportionnelle au carré de la vitesse angulaire (ω en $\text{rad}\cdot\text{s}^{-2}$) du référentiel tournant, à la masse (m en kg) de l'objet considéré et à la distance (r en m) qui sépare l'objet du centre de rotation. Elle s'exprime selon la formule suivante :

$$|F_{\text{Cent}}| = m \cdot \omega^2 \cdot r \cdot$$

L'accélération radiale γ_r étant égale à $\omega^2 r$, cette situation constitue une situation équivalente à l'exposition à une accélération linéaire constante d'intensité égale à l'accélération radiale (Holly et McCollum, 1996). Cette accélération se combine à la force gravitaire G pour donner une résultante gravito-inertielle $Gi = \sqrt{G^2 + \gamma_r^2}$. Cette résultante AGI est supérieure à G et décalée vers l'extérieur du cercle de rotation d'un angle α tel que $\alpha = \text{Arctan} \frac{\gamma_r}{G}$. Pour une vitesse donnée, un éloignement de l'axe de rotation permet de faire varier le rayon de centrifugation et, par conséquent, l'amplitude de l'accélération radiale γ_r et les accélérations gravito-inertielles appliquées sur les différentes parties du corps.

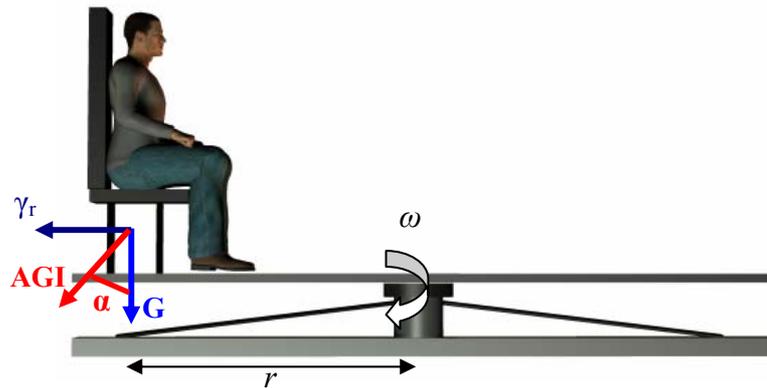


Figure 21. Représentation schématique d'un sujet centrifugé face à l'axe de rotation ; où ω est la vitesse de rotation, r représente la distance entre l'axe de rotation et le centre de gravité du sujet, γ_r représente l'accélération radiale, G l'accélération gravitaire, AGI la résultante d'accélération gravito-inertielle, et α l'angle d'inclinaison de AGI par rapport à G . Cette situation est équivalente à une situation d'accélération linéaire horizontale vers l'avant.

2.2. Effets de l'accélération linéaire sur les mécanismes d'orientation spatiale

Au cours de tout déplacement en véhicule, l'organisme est soumis à une accélération inertielle, du fait de l'accélération linéaire du véhicule, et la combinaison de cette accélération inertielle avec l'accélération gravitaire, produit une résultante gravito-inertielle AGI . Dans le cas d'une accélération linéaire vers l'avant (i.e. trajectoire horizontale), la trajectoire du véhicule restant perpendiculaire à la gravité, l'accélération gravito-inertielle équivaut pour l'organisme à une variation en intensité et direction du vecteur champ de pesanteur terrestre. Cette variation agit sur les différents mécanismes sensoriels impliqués dans l'orientation spatiale. L'action la plus remarquable concerne le système otolithique ne parvenant pas à dissocier l'inclinaison de l'accélération gravito-inertielle par rapport à l'axe de la tête, d'une inclinaison réelle de l'axe de la tête par rapport à la gravité. Il en résulte une mauvaise interprétation de l'orientation du corps par rapport à la gravité (i.e. illusion somatogravique), et par conséquence, de l'orientation des objets dans l'espace.

Ce phénomène est défini comme une *ambiguïté fondamentale* du signal provenant des organes otolithiques (Howard, 1986), phénomène également appelé *ambiguïté*

inclinaison/translation (Barlow, 1964 ; Mayne, 1974 ; Young, 1974 ; Angelaki et al., 1999).

Dans ce paragraphe, nous décrirons les limites fonctionnelles des organes otolithiques et les théories de résolution de l'ambiguïté inclinaison/translation de système sensoriel avant d'aborder les illusions sensorielles qui en découlent.

2.2.1. Ambiguïté inclinaison/translation du système otolithique

Bien que l'orientation multidirectionnelle des cellules otolithiques permette une détection des accélérations linéaires ou des inclinaisons de la tête dans toutes les directions de l'espace, le système otolithique code la résultante des accélérations en présence et ne peut discriminer l'ensemble des composantes de cette résultante. Par exemple, le mouvement produit au niveau des otolithes par l'accélération linéaire vers l'avant, peut être également la conséquence d'une inclinaison de la tête vers l'arrière (Figure 22).

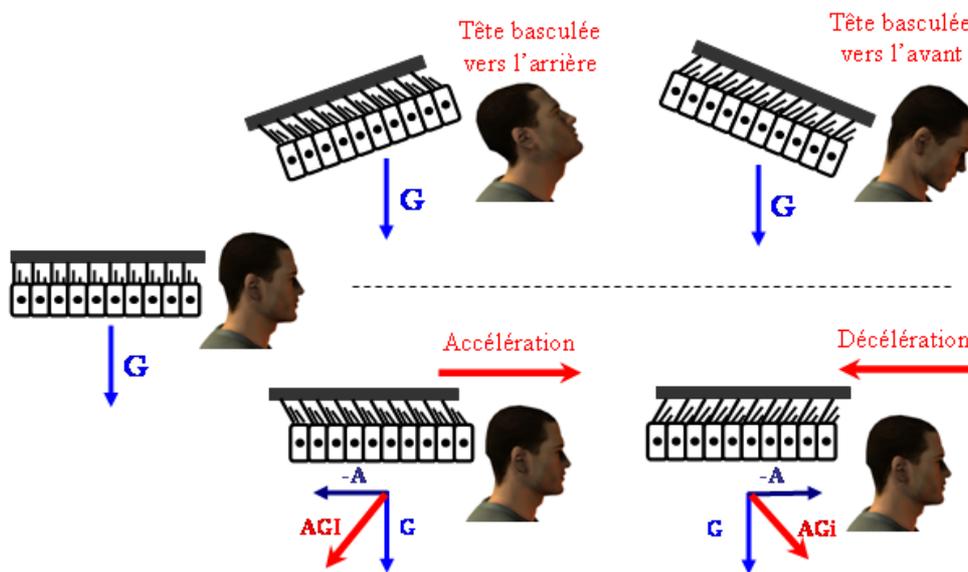


Figure 22. Détection de l'accélération gravitationnelle par les macules otolithiques lors d'une inclinaison de la tête vers l'avant et vers l'arrière (partie supérieure de la figure) et lors d'une accélération-décélération linéaire selon l'axe X (partie inférieure de la figure).

Clément et ses collaborateurs (2001) se sont intéressés à la fonction inclinomètre/accéléromètre du système otolithique. Pour cela, ces auteurs ont étudié les astronautes lors d'un vol spatial. Dans cette situation de micropesanteur, seules les translations de la tête mettent les otolithes en mouvement. Une accélération linéaire horizontale de 1G était produite par une centrifugeuse. Les résultats de cette expérience montrent que les sujets se sentaient inclinés à 90 degrés sur le côté dès le quinzième jour de vol spatial. Jamais les sujets n'ont eu la sensation d'un mouvement de translation. Ainsi, le système otolithique agirait principalement comme un inclinomètre par rapport à l'ensemble des accélérations exercées. L'absence de distinction entre l'accélération gravitationnelle et une accélération inertielle due à toute autre accélération linéaire résulte en une perception d'inclinaison du corps alors qu'une accélération est subie : c'est le phénomène d'ambiguïté inclinaison/translation (Barlow, 1964 ; Mayne, 1974 ; Young, 1974 ; Angelaki et al., 1999).

Cette limite fonctionnelle n'est pas négligeable puisqu'elle se produit continuellement. En effet, un déplacement naturel tel que la marche, par exemple, engendre également des accélérations qui se conjuguent avec la gravité. A chaque instant, le système nerveux central va devoir résoudre cette ambiguïté otolithique pour pouvoir fournir une représentation précise de l'orientation spatiale et provoquer les réflexes sensorimoteurs appropriés.

2.2.2. Théories de résolution de l'ambiguïté otolithique

Plusieurs théories ont été formulées pour expliquer cette résolution de l'ambiguïté otolithique. Nous ferons ici la synthèse des modèles les plus récents qui s'intéressent à : *i*) la différenciation des forces de cisaillement appliquées sur l'utricule et le saccule, *ii*) l'apport de la réponse canalaire, et *iii*) les modèles internes.

- Différenciation des forces de cisaillement appliquées sur l'utricule et le saccule -

MacDougall et ses collaborateurs (1999) se sont surtout intéressés aux accélérations latérales vs. inclinaison en roulis. Ils proposent que l'ambiguïté entre une inclinaison et une translation n'apparaît que si on considère les forces de cisaillements inter-aurales de façon isolée. Quand les deux forces de cisaillement inter-aurale et céphalo-caudale sont considérées de façon combinée, l'ambiguïté vestibulaire disparaît car les forces de cisaillement céphalo-caudales ne sont pas les mêmes entre une inclinaison et une translation. Ces auteurs suggèrent donc que le système nerveux central peut faire la différence entre des inclinaisons réelle et simulée grâce aux différences de patrons de force de cisaillement inter-aurale et céphalo-caudale.

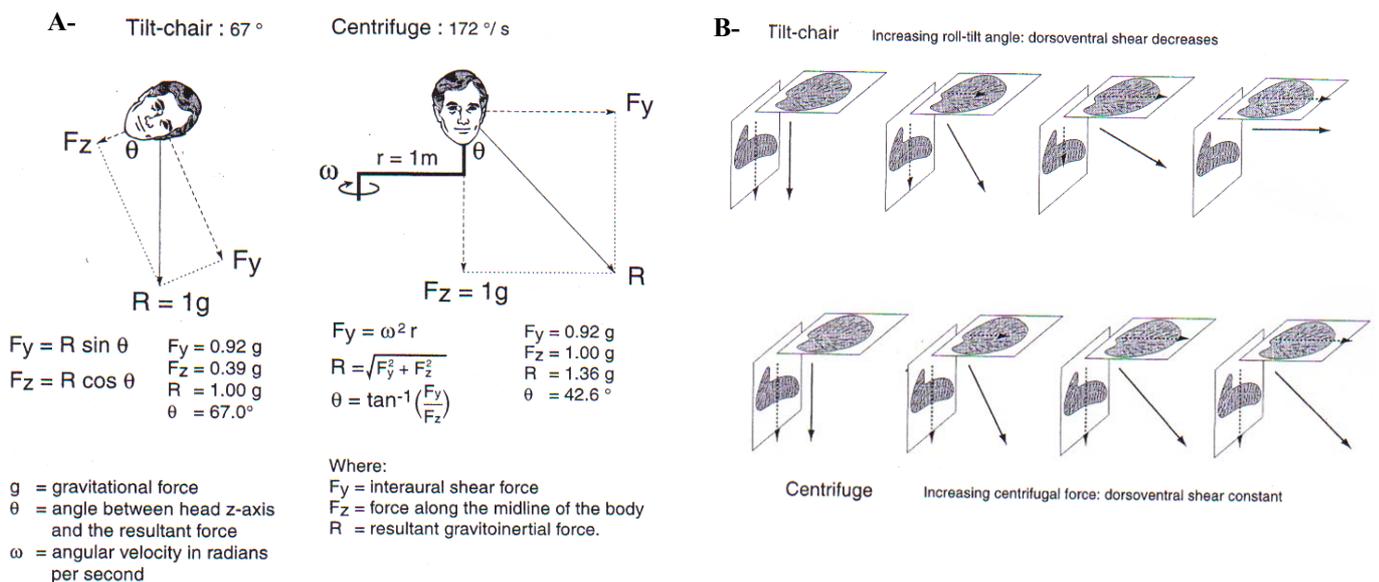


Figure 23. A- Comparaison des forces statiques dans une chaise inclinable (Tilt-chair) et dans une centrifugeuse (Centrifuge) en inclinaison en roulis. B- Différents patrons de stimulation pour les forces de cisaillement inter-aurales et céphalo-caudales pour les deux stimulations. D'après MacDougall et al., 1999.

Si un sujet est réellement incliné en roulis, il en résulte une augmentation systématique de l'amplitude de la force le long de l'axe inter-aural, et dans le même temps une diminution de la force le long de l'axe céphalo-rachidien (Figure 23B, partie supérieure). D'un autre côté, l'augmentation systématique de la vitesse lors d'une centrifugation crée une augmentation

systematique des forces de cisaillement agissant le long de l'axe inter-aural, mais la force céphalo-caudale reste constante à 1G (Figure 23B, partie inférieure). Cette théorie peut tout à fait s'appliquer aux accélérations linéaires vers l'avant vs. inclinaison en tangage, les forces de cisaillement n'étant pas le long de l'axe inter-aural mais le long de l'axe fronto-occipital.

- L'apport de la réponse canalaire -

Pour le système otolithique, une modification de la direction de la résultante gravito-inertielle alors que la tête est restée verticale, provoque les mêmes effets qu'une inclinaison de la tête alors que la direction gravitaire est inchangée. Habituellement la différence entre ces deux situations se fait grâce à l'utilisation d'autres capteurs inertiels, les canaux semi-circulaires.

Les canaux semi-circulaires sont situés à l'intérieur des labyrinthes (cf. 1.2.2., p. 19). Les trois canaux semi-circulaires d'un même côté sont le canal horizontal (ou latéral) et les deux canaux verticaux, antérieur (ou supérieur) et postérieur (ou inférieur). Disposés dans les trois directions de l'espace, ils codent les accélérations angulaires dans ces plans. Les canaux semi-circulaires réagissent aux accélérations angulaires de la tête, mais encodent en fait sa vitesse. La transformation d'un mouvement de la tête en un signal neural est réalisée au niveau d'une zone réceptrice appelée crête ampullaire (Figure 24). Cette zone réceptrice se situe dans un renflement du canal, appelé ampoule. La crête ampullaire, composée de cellules sensorielles et de cellules de soutien est surmontée d'une membrane élastique gélatineuse, dite cupule, qui s'étend sur toute la section de l'ampoule. Quand une accélération angulaire de la tête se produit dans le plan du canal considéré, l'endolymphe se déplace en sens inverse à la rotation ce qui provoque une déformation de la cupule et stimule les cellules sensorielles. La déflexion de la cupule dure aussi longtemps que dure l'accélération angulaire.

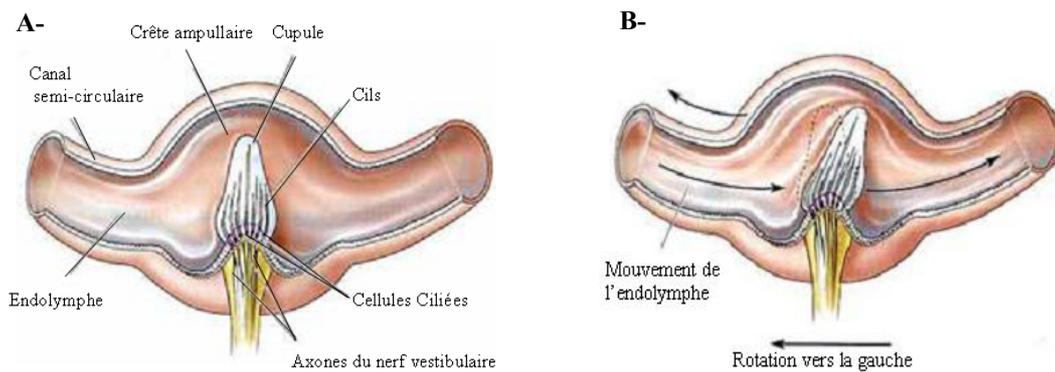


Figure 24. A- Représentation en coupe au niveau de la crête ampullaire d'un canal semi-circulaire en situation de repos. B- Déformation de la crête ampullaire d'un canal semi-circulaire lors d'une rotation vers la gauche. Quand le canal pivote vers la gauche, l'endolymphe ne se déplace qu'avec un certain retard du fait de sa viscosité, ce qui applique des forces sur la cupule et la déforme, ainsi que les cils qui y sont enchâssés. D'après Bear et al., 2002.

Lors d'une accélération linéaire, les canaux semi-circulaires ne sont théoriquement pas stimulés. Il en est de même lorsque l'accélération linéaire est simulée par centrifugation à vitesse constante. La rotation initiale de la centrifugeuse entraîne une stimulation des canaux semi-circulaires. Cependant, lors d'une rotation à vitesse constante, la cupule retrouve sa position initiale et les cellules ne sont plus stimulées. Ce retour à la position de repos demande environ vingt secondes (Howard, 1982). Il est à noter que la disparition de la sensation de rotation est plus longue : elle a été évaluée entre 50 et 80 secondes par Clark et Graybiel (1966b). En revanche, une inclinaison de la tête provoque initialement une accélération angulaire entraînant une réponse des canaux semi-circulaires. Ainsi, les fonctions d'inclinomètre et d'accéléromètre du système otolithique peuvent être dissociées grâce aux informations sensorielles en provenance des canaux semi-circulaires, l'absence de stimulation correspondant à un déplacement linéaire alors que la présence d'une stimulation correspondant à une inclinaison. Cependant, le problème se pose lorsque l'individu est maintenu incliné. En effet, alors que l'inclinaison de la tête, en provoquant une modification de la direction gravitaire par rapport aux plans des macules otolithiques, engendre une

stimulation permanente des cellules toniques otolithiques, la stimulation canaliculaire cesse quelques secondes après l'arrêt de l'inclinaison.

L'apport de la réponse canalaire dans l'explication de la résolution de l'inclinaison/translation peut être divisé en deux hypothèses : l'interaction otolithico-canalaire et la différence de stimulation canalaire.

a) L'hypothèse de l'interaction otolithico-canaliculaire

Lorsque le corps est centrifugé avec une vitesse angulaire constante, la vitesse des phases lentes du réflexe vestibulo-oculaire décroît de façon exponentielle selon une constante de temps d'environ 15-20 secondes (Cohen et al., 1981 ; Okada et al., 1999). Or, la décroissance exponentielle de la fréquence de décharge des cellules de l'épithélium sensoriel est bien plus faible (5.7 secondes chez le singe d'après Fernandez et Goldberg, 1971 ; Blair et Gavin, 1979 ; $4,2 \pm 0,6$ secondes chez des sujets humains d'après Dai et al., 1999). Cette différence est expliquée comme la conséquence indirecte des interactions visuo-vestibulaires (Robinson, 1977). En effet, les voies centrales combinent les signaux des organes vestibulaires avec ceux des organes visuels, calculant ainsi les estimations des variables cinématiques (i.e. vitesse et accélération du regard et de la tête en translation et en rotation, orientation du regard et de la tête par rapport à la gravité). Ces voies visuo-vestibulaires constituent un réseau neuronal traditionnellement appelé *système de stockage de vitesse* (Robinson 1975, 1977 ; Raphan et al., 1977, 1979).

Après inactivation des canaux semi-circulaires, une inclinaison de la tête et une translation induisent les mêmes réponses oculaires (Angelaki et al., 1999). Cependant, les canaux semi-circulaires seraient à l'origine d'informations extra-otolithiques susceptibles de supprimer toute initiation du réflexe vestibulo-oculaire (RVO) lors de translations, alors que ces signaux seraient

convenablement acheminés pour initier un RVO lors d'inclinaisons de la tête. Pour Angelaki et ses collaborateurs (1999), le système de stockage de vitesse est centré sur le traitement des signaux extra-otolithiques nécessaire pour discriminer la gravité de toute autre accélération linéaire. La fonction réelle du réseau de stockage de vitesse n'est pas de fournir une estimation à basse fréquence de la vitesse de la tête. Le but de ce réseau serait plutôt de réaliser une intégration temporelle des signaux de vitesse angulaire de façon à ce que les propriétés intégratives de ce réseau génèrent une estimation dynamique de la position de la tête par rapport à la gravité. Il est à noter que cette théorie se base essentiellement sur l'interaction otolithico-canaliculaire.

b) Différences de stimulation canaliculaire

Les canaux semi-circulaires horizontaux codent les accélérations angulaires en lacet alors que les canaux verticaux codent les accélérations angulaires en roulis et en tangage. Lors d'une inclinaison réelle en tangage, les canaux semi-circulaires verticaux et les otolithes sont stimulés de façon combinée et cohérente (i.e. dans le même plan) générant ainsi une information d'inclinaison concordante. En revanche, lors d'une accélération initiale d'une centrifugeuse, ce sont les canaux semi-circulaires horizontaux qui sont stimulés en contradiction avec la stimulation otolithique produisant alors des informations non concordantes jusqu'à ce que la centrifugeuse tourne à vitesse constante (avec un délai supplémentaire pour que les canaux semi-circulaires ne soit plus stimulés). Une trace mnésique (Tribukait, 2003) de ces accélérations initiales divergentes d'un paradigme à l'autre pourrait expliquer la différence de perception entre une inclinaison réelle et simulée.

-Un modèle interne de gravité pour différencier une inclinaison réelle et une inclinaison simulée-

Comme nous l'avons vu précédemment (cf. 1.2.2., p.35) les modèles internes peuvent être décrits comme des constructions neurales dynamiques qui miment les principes physiques des relations que le sujet entretient avec son environnement et qui permettent d'en anticiper les conséquences sensorielles ou motrices (Kawato, 1999 ; Merfeld et al., 1999).

Plusieurs auteurs supposent l'existence d'un modèle interne de la gravité, autrement dit d'une représentation mémorisée de la gravité. Cette mémoire de la gravité peut être illustrée avec l'expérience de Clément et ses collaborateurs (2001). En impesanteur, des sujets assis sur une centrifugeuse, le centre de rotation sur le côté, recréant une accélération linéaire de 1G, se perçoivent inclinés à 45 degrés les premiers jours du vol spatial (Clément et al., 2001). La perception d'être couché sur le côté à l'horizontal n'apparaît qu'au bout d'une quinzaine de jours. En absence de pesanteur, la force centrifuge ne serait pas considérée dans un premier temps comme une verticale de substitution. Ce résultat laisse supposer une représentation mémorisée de la gravité. Cette mémoire de la gravité est peut être liée aux contraintes spatiales naturelles de notre environnement terrestre qui a conditionné l'Homme par l'évolution à se maintenir debout, marcher et percevoir son espace en étant soumis au champ de pesanteur terrestre. Cette mémoire de la gravité pourrait alors être une construction neurale dynamique mimant les principes physiques que le sujet entretient avec son environnement soit un modèle interne (Kawato, 1999 ; Merfeld et al., 1999).

Ce modèle interne de la gravité, représentation mathématique neurale d'un vecteur d'origine multimodale (sensorielle, cognitive, etc ; Merfeld et al., 2005b) serait développé et amélioré sur la base des expériences sensorielles spatiales vécues dans les différents champs gravitaires (Lestienne et Gurfinkel, 1988 ; Lackner, 1992 ; Young et al., 1996 ; Previc, 2000) et serait utilisé comme un gabarit. Selon Merfeld (1990), la représentation neurale de la

gravité additionnée à la représentation neurale de l'accélération linéaire est égale à la représentation neurale de AGI (lois de la physique). Cette hypothèse a été développée dans un premier temps pour expliquer les réponses lors de centrifugation à savoir que l'inclinaison illusoire est développée très progressivement pendant l'accélération alors qu'elle se dissipe rapidement lors de la décélération (Clark et Graybiel, 1963, 1966a). La construction graduelle de l'illusion d'inclinaison au cours de l'accélération, est inférieure à l'inclinaison de AGI par rapport à la gravité. L'hypothèse de la résolution de AGI suggère que cette différence serait interprétée comme une accélération linéaire (translation). Dans le même sens, aucune translation ne devrait être perçue lors de la décélération à la vue du faible décalage, voire de l'absence de décalage entre l'illusion d'inclinaison et l'inclinaison de AGI. Si tel est le cas, un réflexe vestibulo-oculaire (RVO) de translation devrait être transitoirement présent pendant l'accélération de la centrifugeuse alors qu'aucun RVO de translation ne devrait être présent lors de la décélération. De plus, la durée du RVO devrait être égale à la durée du décalage entre l'estimation d'inclinaison et AGI. En 2001, Merfeld et ses collaborateurs ont validé expérimentalement ces hypothèses.

Ainsi, la différenciation entre des inclinaisons réelle et simulée dépendrait de la comparaison de l'amplitude de $\overset{k}{\underset{g}{\mathbf{g}}}$ (i.e. modèle interne de la gravité) et de la force subie, ainsi que des différents angles par rapport à l'axe corporel Z, le vecteur de la force subie et $\overset{k}{\underset{g}{\mathbf{g}}}$ (Merfeld et al., 2001). Au niveau sensoriel, le sujet dispose de deux informations : (1) la direction de la force subie par rapport à son axe corporel Z et (2) la norme de cette force. Un angle entre la direction de la force exercée sur le corps et l'axe Z peut avoir une infinité de stimulations physiques (i.e. inclinaison du corps, translation du corps, combinaison des deux). Pour résoudre le problème et établir une perception de la condition dans laquelle se trouve l'individu, le système nerveux central (SNC) pourrait, selon cette théorie, implémenter

différentes procédures. Ainsi, pour un angle d'inclinaison entre l'axe Z et AGI, l'amplitude de la force subie serait comparée à l'amplitude du modèle interne de la gravité (gabarit). Si les deux amplitudes concordent, le système nerveux central (SNC) pourrait interpréter ce résultat comme une simple inclinaison par rapport à $\overset{k}{g}$. Une différence d'amplitude sera transformée en une estimation d'une accélération linéaire. Dans ce cas, le SNC utiliserait toutes les informations sensorielles disponibles mais également des informations d'origine cognitive (Merfeld et al., 2005a-b) pour estimer, voire construire la direction de $\overset{k}{g}$ la plus plausible dans ce contexte compte tenu des modèles internes des dynamiques corporelles et des relations physiques. Ainsi, un décalage entre $\overset{k}{g}$ et AGI permettrait d'implémenter l'accélération tandis que l'angle α entre $\overset{k}{g}$ et l'axe corporel Z représenterait la perception d'inclinaison du corps (Figure 25).

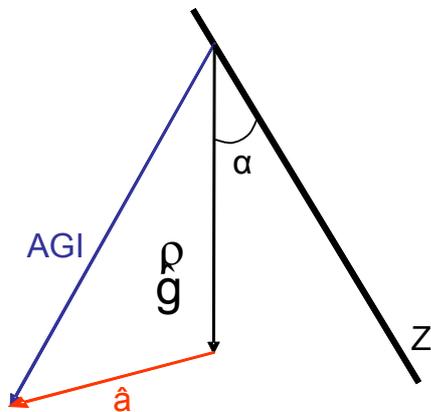


Figure 25. Représentation schématique du modèle interne de gravité : l'angle entre l'axe corporel Z et le modèle interne de la gravité ($\overset{k}{g}$) représente la perception d'inclinaison alors qu'une différence d'amplitude entre $\overset{k}{g}$ et la force subie (qui peut être la gravité ou la résultante AGI) implique la présence d'une accélération (\hat{a}) estimée sur la base de $\hat{a} = \overset{k}{g} - \text{AGI}$. D'après Carriot, 2005; réalisé à partir du modèle de Merfeld et al, 2001.

Bien que le système otolithique ne parvienne pas à différencier la gravité de toute autre accélération linéaire, le système nerveux central doit résoudre continuellement cette ambiguïté. Pour cela, il utiliserait des informations complémentaires issues des canaux semi-circulaires, en particulier lorsque le sujet est privé d'informations visuelles d'orientation (i.e. obscurité). Cependant, selon Young (1984), le manque de confirmation par les signaux semi-circulaires prendrait moins de poids dans l'interaction otolithico-canaliculaire au bout d'un

certain temps, rendant possible l'apparition d'illusion d'orientation corporelle telle que l'illusion somatogravique.

2.2.3. Une conséquence de l'ambiguïté otolithique : l'illusion somatogravique

Ne pouvant distinguer la gravité de toute autre accélération linéaire, les organes otolithiques intégreraient la résultante AGI comme la nouvelle verticale. L'illusion perceptive appelée illusion somatogravique reflète donc l'orientation du corps par rapport à cette nouvelle verticale AGI (Graybiel, 1947 ; Gillingham et Wolfe, 1985).

L'angle d'inclinaison corporelle perçue serait équivalent au changement de force de cisaillement subi par les utricules chez le sujet debout ou par les saccules chez le sujet allongé (Schöne, 1964). Par exemple, une accélération de 0.45G produit une résultante de force de 1.1G. Ce vecteur résultant étant incliné de 24 degrés en arrière, le sujet aurait une perception d'inclinaison en tangage arrière de la valeur de cet angle (Figure 26). Le temps nécessaire pour atteindre l'inclinaison perçue maximum en centrifugeuse est de l'ordre de 50 à 80 secondes (i.e. temps nécessaire pour que le canal et la cupule reviennent à leur position initiale de repos, Howard, 1982 ; Clark et Graybiel, 1966b).

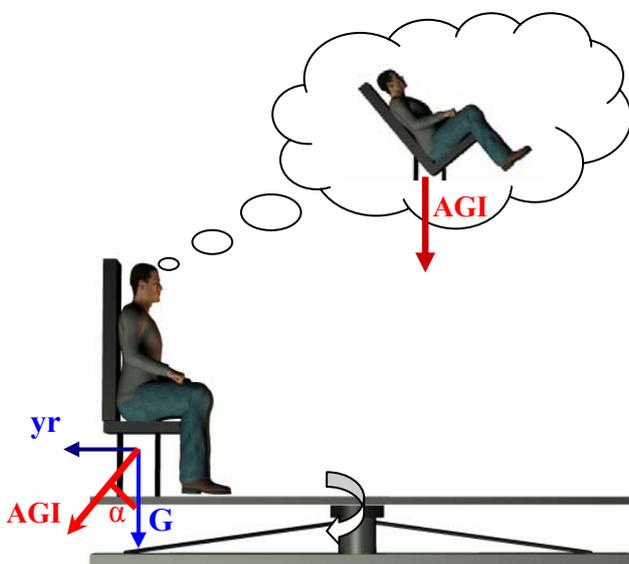


Figure 26. Représentation de l'illusion somatogravique en centrifugeuse pour un sujet face à l'axe de rotation (illusion d'inclinaison en tangage arrière). Le sujet, intégrant AGI comme la nouvelle verticale, devrait se percevoir incliné en arrière de la valeur de l'angle d'inclinaison de la résultante AGI (α).

2. 3. L'illusion oculogravique, corrélat visuel de l'illusion somatogravique

Dés 1952, Graybiel décrit l'illusion oculogravique comme le mouvement illusoire d'une cible visuelle lorsque la direction de la résultante gravito-inertielle ne correspond plus à celle de la gravité. Lors d'une accélération linéaire vers l'avant, l'objet visuel fixe par rapport à l'observateur paraît s'élever. Une décélération induit une illusion d'abaissement de la cible. L'illusion oculogravique est expliquée de manière physiologique par les actions mécaniques des stimulations au niveau otolithique (Miller et Graybiel, 1966 ; Wade et Schöne, 1971) et de manière phénoménologique par une perception illusoire d'inclinaison arrière en tangage (i.e. illusion somatogravique).

Une des explications est que le nystagmus qui résulte de la stimulation otolithique est supprimé lorsque le sujet fixe la cible visuelle. Lors d'une accélération linéaire vers l'avant, les forces inertielles induisent une phase lente du nystagmus des yeux vers le bas. Ce réflexe, appelé *réflexe des yeux de poupée* (cf. 1.2.2., p.26), que l'on observe également pour les inclinaisons de la tête en tangage arrière, doit être supprimé par un mouvement oculaire vers le haut afin de fixer l'objet visuel objectivement en face de l'observateur. Ce mouvement oculaire vers le haut induit une sensation que l'objet visuel s'élève. Cependant cette hypothèse de suppression du nystagmus est contredite par le fait qu'une *after-image* qui reste stable sur la rétine, éliminant la nécessité d'un mouvement de poursuite, induit également la sensation d'élévation de la cible visuelle (Graybiel, 1952).

L'alternative à cette hypothèse est l'illusion somatogravique. Si lors d'une accélération linéaire vers l'avant, le sujet a la perception illusoire d'inclinaison arrière en tangage, il semble naturel que l'ensemble des objets fixes dans son environnement en déplacement, subissent un mouvement dans la même direction. L'illusion oculogravique reflèterait la sensation d'inclinaison du sujet par rapport à la résultante gravito-inertielle.

2.3.1. Illusion oculogravique et perception de l'horizon visuel gravitaire

La technique la plus couramment utilisée pour mesurer l'amplitude de l'illusion oculogravique est l'ajustement de la cible visuelle à l'horizon gravitaire. Lors d'accélération linéaires, cet indice visuel est déplacé dans le sens de l'accélération gravito-inertielle. Chez un sujet centrifugé face à l'axe dont le corps reste aligné sur la direction de la gravité (simulation d'une accélération linéaire vers l'avant), l'augmentation de l'amplitude et le déplacement de la résultante gravito-inertielle entraînent un abaissement de l'horizon visuel (i.e. dans le sens de la résultante AGI, Clark et Graybiel, 1951 ; Graybiel, 1952).

Comme il a été précédemment explicité avec l'illusion somatogravique, il faut, en général, que l'accélération en cause soit de longue durée, de l'ordre de la minute, pour que cette illusion se développe complètement (i.e. illusion somatogravique mise en place entre 50 et 80 secondes). Elle apparaît néanmoins pour des accélérations très intenses ne durant que quelques secondes, lors de décollages catapultés par exemple (Cohen et al., 1973b).

L'illusion oculogravique a surtout été étudiée dans des conditions de charge gravito-inertielle importante (G majoré de 25 à 100%). Néanmoins, des travaux ont mis en évidence qu'il existait un phénomène d'abaissement de l'horizon visuel gravitaire, pour des stimulations de très faible intensité, inférieures à 9.95 m.s^{-2} (i.e. $\text{AGI} < 1.05\text{G}$), générées par centrifugation (Raphel et Barraud, 1994). Un abaissement de l'horizon visuel significatif est ainsi observé à partir d'une accélération radiale de 0.014 m.s^{-2} . Cette valeur est inférieure à la plus basse des valeurs du seuil de perception phénoménologique d'une accélération linéaire (environ 0.05 m.s^{-2} ; Boff et Lincoln, 1988). Les auteurs ont fait l'hypothèse que dans cette situation, l'illusion oculogravique serait essentiellement d'origine utriculaire, puisque la stimulation était sous les seuils de stimulation somesthésique.

Cette illusion a également été étudiée chez des sujets en position couchée à plat dos pour de faibles accélérations linéaires (Raphel et al., 2001 ; Carriot et al., 2005). Dans cette position couchée, le système vestibulaire subit une rotation de 90 degrés par rapport à l'accélération gravitaire et la perception visuelle du niveau des yeux correspond au zénith apparent. Le zénith apparent correspondant au plan passant par le niveau des yeux et étant parallèle à la gravité, (Figure 27).

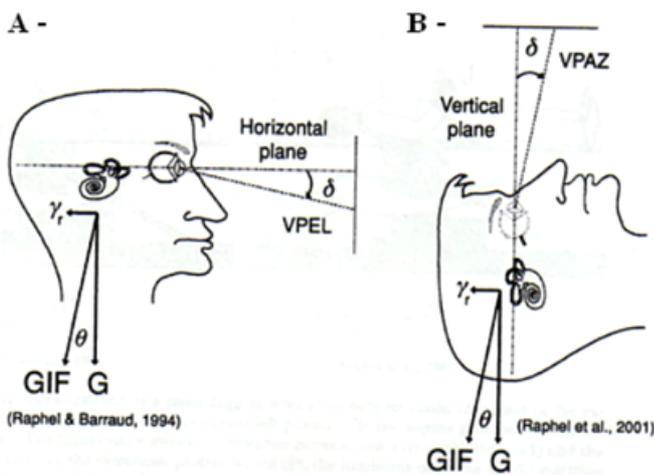


Figure 27. Illustration de l'horizon visuel gravitaire (VPEL dans la figure) étudié lorsque le sujet est en position verticale (partie gauche de la figure) et du zénith apparent (VPAZ dans la figure) étudié lorsque le sujet est en position allongée (partie droite de la figure). D'après Carriot et al, 2005.

Contrairement à la position verticale, les accélérations de centrifugation et les accélérations gravito-inertielles AGI qui s'exercent sur le système otolithique dans la position couchée sont inversées et agissent spécifiquement sur la membrane sacculaire. Si un abaissement de l'horizon visuel est également observé dans cette situation, le seuil théorique de sensibilité aux accélérations est plus élevé en position couchée (0.38 m.s^{-2}), qu'en position verticale (0.0006 m.s^{-2} ; Raphel et Barraud, 1994). La sensibilité aux variations d'accélération est également plus élevée dans la position couchée. Selon ces auteurs, il existerait des différences de perceptions lors du traitement des signaux issus de la macule utriculaire ou sacculaire. Ils ont fait l'hypothèse que la pertinence, l'intégration et le traitement mental des signaux sensoriels dépendraient des conditions dans lesquelles les organes sensoriels sont généralement stimulés (i.e. les capacités fonctionnelles du système sont déterminées par la connaissance acquise par expérience). La membrane utriculaire est plutôt activée par les

mouvements avant et arrière de la tête pour des accélérations comprises entre 0 et quelques m.s^{-2} . Dans ces conditions, le seuil de détection pour les signaux vestibulaires devrait être bas et la sensibilité aux variations des accélérations linéaires avant et arrière devrait être faible, si l'on considère la grandeur des accélérations auxquelles le système vestibulaire peut être soumis. La membrane sacculaire est toujours soumise à la gravité (i.e. 9.81 m.s^{-2}) lorsque les sujets sont debout et les variations de la direction gravitaire sont très faibles. Dans ces conditions, on peut comprendre que le seuil de détection des accélérations linéaires soit élevé et la sensibilité aux variations d'accélération dans la direction gravitaire soit élevée puisque les variations sont limitées dans cette direction.

2.3.2. Inclinaison réelle et inclinaison simulée en tangage: effets différenciés

Dans le contexte d'une perception d'inclinaison par rapport aux accélérations gravito-inertielles, des comportements similaires entre une inclinaison réelle (corps incliné par rapport à la gravité en dehors de toute autre accélération linéaire) et une inclinaison simulée (corps aligné sur la gravité mais incliné par rapport à AGI) devrait être observé. Cette partie propose une synthèse de la littérature relative à la perception de soi et des objets dans l'espace lorsque le sujet est en inclinaison réelle ou simulée en tangage.

- Perception de son corps dans l'espace -

Pour une inclinaison réelle en tangage, l'estimation verbale de l'orientation du corps est d'autant plus surestimée que l'angle d'inclinaison vers l'arrière augmente (Ebenholz, 1970). Cohen et Larson (1974) ont demandé à des sujets d'orienter leur corps à différents angles pour des inclinaisons à plat dos et à plat ventre. Les résultats montrent une tendance à

sous-estimer l'orientation corporelle dès 60 degrés d'inclinaison avant ou arrière. Dans le même sens, pour une accélération de 4G mais de courte durée (i.e. centrifugation simulant le catapultage lors du décollage sur un porte-avion), Cohen (1976) montre que des sujets devant maintenir leur position verticale, se positionnent inclinés de 8 à 10 degrés en arrière par rapport à la gravité, ce qui correspond à une sous-estimation de la résultante gravito-inertielle inclinée à 75 degrés. De plus, des sujets allongés à plat dos sur une centrifugeuse, sous-estiment leur inclinaison simulée, car ils se perçoivent inclinés de 5 et 15 degrés pour une inclinaison de l'accélération gravito-inertielle de 27 et 45 degrés respectivement (Clément et al., 2001). Aucune de ces données ne permet cependant de comparer directement une inclinaison corporelle réelle en 1G et une inclinaison simulée par un milieu gravito-inertiel supérieur à 1G.

- Perception visuelle -

Dans le domaine du tangage, les études qui se sont intéressées à l'influence de l'orientation corporelle sur la perception de l'horizon visuel gravitaire ont utilisé des angles d'inclinaison inférieurs à 20 degrés. Une attraction linéaire de l'horizon visuel vers l'inclinaison du corps est observée (Bourdin et al., 2001 ; Bringoux et al., 2004), cet effet pouvant être traduit par une sous-estimation de la position du corps dans l'espace (Bringoux et al., 2004). En centrifugeuse, pour une inclinaison de la résultante gravito-inertielle inférieure à 2 degrés, le déplacement de l'horizon visuel est supérieur à cette valeur, alors qu'au-delà de 10 degrés d'inclinaison, le déplacement de l'horizon visuel est plus faible (Raphel et al., 2001).

A notre connaissance, seuls Carriot et ses collaborateurs (2006) se sont intéressés, dans une même expérience, à la comparaison d'angles d'inclinaison réels et simulés, en

particulier pour des inclinaisons en tangage arrière. Dans cette étude, les sujets étaient soumis à une inclinaison statique en tangage arrière et à une inclinaison simulée grâce à une centrifugeuse. Les inclinaisons qu'elles soient réelles ou simulées, étaient effectuées à trois angles différents : 8.93, 13.64 et 19.26 degrés (résultante AGI égale à 9.93m.s^{-2} , 10.09m.s^{-2} , 10.39m.s^{-2} respectivement). Les résultats de cette étude mettent en évidence qu'une inclinaison par rapport à AGI n'entraîne pas les mêmes conséquences perceptives qu'une inclinaison du même angle par rapport à G. Alors qu'en inclinaison réelle l'horizon visuel est perçu systématiquement en dessous de l'horizon physique, cette perception semble concorder, en inclinaison simulée, avec l'horizon défini par la direction de AGI. L'absence de biais systématique des erreurs en centrifugeuse ne permet cependant pas de considérer les performances des sujets comme une perception correcte. En effet, la précision des ajustements (valeur absolue) est moins bonne en situation d'inclinaison simulée. Une analyse de la variabilité inter-individuelle de la direction des erreurs met en évidence un abaissement systématique pour tous les sujets en inclinaison réelle, mais une distribution de ces erreurs autour de AGI. La première hypothèse qui peut être évoquée pour expliquer ce décalage de l'horizon gravitaire considère que l'individu face à une situation nouvelle (inhabituelle, i.e. centrifugation) est temporairement incapable de percevoir précisément son orientation en l'absence d'informations supplémentaires. Ces considérations impliqueraient selon Mittelstaedt (1983) une attraction vers l'axe du corps de la perception de la direction gravitaire.

- Estimation de l'horizon visuel en milieu dans un milieu gravito-inertiel supérieur à 1G : Conclusion -

Les accélérations linéaires qui induisent une modification du champ gravito-inertiel engendrent un certain nombre d'illusions perceptives (i.e. somatogravique et oculogravique)

liées au fonctionnement du système otolithique. Pour ce capteur inertiel, une inclinaison de la tête alors que la direction gravitaire est inchangée provoque les mêmes effets qu'une modification de la direction de la résultante gravito-inertielle alors que la tête n'a pas bougé. L'information délivrée au système nerveux central (SNC) par les cellules sensorielles est donc ambiguë : le déplacement des otolithes est dû soit à une inclinaison, soit à une translation du corps.

Dans ce contexte d'ambiguïté inclinaison/translation du système otolithique, il semblerait que la réponse d'inclinomètre soit privilégiée puisque lors d'une accélération linéaire vers l'avant, le sujet interprète la stimulation otolithique résultante dans le sens d'une inclinaison en tangage (i.e. illusion somatogravique). Il en résulte une mauvaise interprétation de l'orientation des objets par rapport à la gravité, voire de l'environnement visuel complet pouvant alors apparaître soudainement déplacé par rapport au sujet (i.e. illusion oculogravique).

La notion d'illusion engendrée par une modification des accélérations gravito-inertielles est souvent critiquée. Lors d'une forte accélération linéaire, le pilote est réellement incliné par rapport à la résultante gravito-inertielle créée par la combinaison de la gravité et de l'inertie due à l'accélération. Les effets des modifications gravito-inertielles sont simplement la réflexion exacte d'une orientation du corps par rapport à une nouvelle verticale correspondant à l'orientation de la résultante gravito-inertielle (Howard et Templeton, 1966). Cependant, la même orientation du corps par rapport à G ou AGI n'implique pas la même perception visuelle de l'horizon (Carriot et al., 2006). Les différences au niveau des stimulations mécaniques et physiologiques des capteurs sensoriels entre une inclinaison réelle et une inclinaison simulée par accélération linéaire pourraient rendre compte de ce décalage perceptif. Comme le soulignent Howard (1982, 1986) et Lackner et DiZio (2005), la

comparaison entre ces deux types d'inclinaison est beaucoup plus complexe qu'une simple perception de l'orientation de son corps par rapport à la gravité ou à la résultante gravito-inertielle.

Chapitre 3

OBJECTIFS ET HYPOTHESES EXPERIMENTALES

Du fait des lois de la gravitation, la direction de l'accélération gravitaire s'exerce de manière constante en force et en direction et pourrait constituer de ce fait le référentiel le plus stable à partir duquel l'homme peut contrôler l'orientation. Si la précision de l'estimation de l'horizon visuel gravitaire est grandement facilitée par la présence d'un environnement naturel lorsque le sujet lui-même est à la verticale, son inclinaison en l'absence d'indice visuel conduit généralement à des erreurs (Mac Dougall, 1903 ; Schubert et Brecher, 1934 ; Tschermak-Seysenegg, 1952 ; Howard, 1986). Cependant, une modification de l'horizon visuel gravitaire apparaît également lorsque le sujet, tête et corps alignés sur la gravité, subit une accélération linéaire. Cette illusion dite oculogravique s'explique par une perception illusoire d'inclinaison par rapport à AGI, perçue comme étant la verticale du fait des limites fonctionnelles du système otolithique (i.e. ambiguïté inclinaison/translation).

Il est généralement stipulé que les informations otolithiques constituent un signal de référence pour l'orientation spatiale, fournissant en permanence des informations sur la verticalité : *'les organes otolithiques génèrent de façon permanente des afférences à partir desquelles s'établit une représentation véridique de la verticale'* Mittelstaedt (1999, traduit). Il ne faut cependant pas oublier l'action de la modification en intensité et en direction de AGI sur les récepteurs somesthésiques. L'accélération gravitaire fait naître des sensations de pression et de contact dont la distribution nous renseigne également sur la position du corps par rapport au vecteur gravitaire. La résultante des accélérations inertielle et gravitaire, en modifiant la distribution normale, modifie également les renseignements émanant des récepteurs somesthésiques. Si l'on reprend l'exemple d'une accélération linéaire vers l'avant

selon une trajectoire horizontale, le passager est aplati contre son siège, les pressions cutanées dans le dos sont augmentées : ceci donne lieu à une sensation d'inclinaison en tangage arrière. Ainsi, les capteurs inertiels du système somesthésique reproduisent le type d'information fournie par le système vestibulaire. La force exercée sur la surface du corps étant directement liée à l'accélération ($\sum F=ma$), le système somesthésique donne simplement une autre manière de détecter l'accélération résultante. Dans ce sens, Graybiel et Clark (1952) ont montré que les sujets vestibulo-lésés présentaient également une illusion oculogravique, ce qui tend à confirmer le rôle des informations somesthésiques dans l'illusion oculogravique.

Enfin, la direction de la gravité ne serait pas perçue directement, mais déduite de la perception de l'orientation du corps dans le champ gravito-inertiel. Cependant, Jarschow et Mast (1999) ont mis en évidence que les estimations de verticale visuelle et de position corporelle horizontale diffèrent pour des inclinaisons en roulis. Ce résultat pose le problème de la relation entre l'orientation corporelle et la perception visuelle de la gravité. Par ailleurs, nous avons vu dans le premier chapitre que la perception visuelle de l'horizon gravitaire ne résulte pas uniquement de la perception de soi dans l'espace mais qu'elle nécessite également une intégration successive de l'information dans différents cadres de référence égocentrée. Or, la modification de l'intensité AGI n'est pas sans conséquence sur la perception égocentrée (DiZio et al., 2001 ; Prieur et al., 2004). Comme le suggèrent Lackner et DiZio (2005), les perceptions égocentrée et exocentrée (i.e. perception de la gravité) seraient liées. Un décalage illusoire de la référence égocentrée engendrerait des erreurs dans la perception de la localisation et du mouvement d'un objet dans un espace exocentré.

Ce travail doctoral est organisé autour de trois questions principales: (1) Quelles sont les sources d'informations sensorielles déterminantes dans la perception d'orientation dans un milieu d'hyperpesanteur ? (2) A quelles différences interindividuelles donnent-elles lieu ? et

enfin (3) Quel est le rôle des cadres de référence (égocentrée et exocentrée)? Quatre recherches ont été réalisées, poursuivant toutes l'objectif de mieux comprendre les mécanismes à l'origine des erreurs de perception de l'horizon visuel dans un environnement gravito-inertiel supérieur à 1G. La première explore le rôle différencié de l'intensité de la résultante AGI par rapport à sa direction. La seconde s'intéresse à l'influence des erreurs visuelles égocentrées et de l'illusion d'inclinaison corporelle dans l'intensité des erreurs d'estimation de l'horizon visuel gravitaire. La troisième s'interroge sur l'origine des différences interindividuelles dans l'estimation de l'horizon. Enfin, la quatrième recherche examine le rôle joué par la somesthésie par rapport aux informations otolithiques.

3.1. Inclinaison réelle et simulée : rôle de l'intensité de AGI sur l'estimation visuelle de l'horizon gravitaire

La relation entre la modification de AGI et l'abaissement de l'horizon gravitaire lorsque le sujet reste aligné sur la gravité est de type linéaire (Correia et al., 1968 ; Cohen, 1973a ; Raphel et Barraud, 1994 ; Raphel et al., 2001). Cependant, il faut noter que si l'accélération linéaire ou radiale dans le cas d'une centrifugation induit un déplacement de l'horizon visuel semblable au déplacement de la résultante gravito-inertielle, cette adéquation est loin d'être parfaite. En effet, deux tendances peuvent être observées en fonction de l'angle d'inclinaison de AGI par rapport à la gravité. Pour des angles inférieurs à 10 degrés, une perception correcte de la direction de l'accélération gravito-inertielle (Graybiel et Clark, 1965) ou une sous-estimation (Raphel et al., 1994, 2001) sont observées, c'est-à-dire des ajustements de la cible visuelle sur ou au-dessus de la ligne passant par l'œil cyclopéen perpendiculaire à AGI. Pour des angles supérieurs à 10 degrés, la direction de AGI est généralement surestimée (Graybiel et Clark, 1965), c'est-à-dire des ajustements au-dessous de

la perpendiculaire à AGI. Cette surestimation est d'autant plus importante que l'angle augmente (Graybiel et Clark, 1965).

L'augmentation de l'accélération linéaire pour un sujet qui reste aligné sur la gravité entraîne deux conséquences. La première, et la plus étudiée, est l'augmentation de l'inclinaison du sujet par rapport à AGI. La seconde est l'augmentation de l'intensité de AGI. Cette dernière pourrait jouer un rôle important dans la surestimation de l'inclinaison corporelle et par voie de conséquence dans l'augmentation de l'abaissement de l'horizon visuel par rapport à AGI.

Lorsque l'environnement gravitaire est modifié en intensité, une différence de stimulation au niveau utriculaire peut être relevée. Ce phénomène est connu sous l'appellation d'*effet G-excess* (Figure 28), et serait à l'origine d'une surestimation de l'inclinaison corporelle lorsque l'environnement gravitaire est supérieur à 1G (Gillingham et Wolfe, 1986 ; Benson, 1988 ; Guedry et Rupert, 1991). Par exemple, une inclinaison de la tête de 30 degrés en tangage arrière par rapport à la verticale en normo-gravité provoque une force de cisaillement sur les membranes otolithiques utriculaires de 0.5G ($1G \times \sin 30^\circ = 0.5G$) et de 0.86G ($1G \times \sin 60^\circ = 0.86G$) pour une inclinaison de la tête de 60 degrés. Dans un milieu de 2G, une inclinaison de la tête de 30 degrés par rapport à la gravité entraîne une force de cisaillement de 1G ($2G \times \sin 30^\circ = 1G$). Si la perception d'inclinaison change proportionnellement avec la force de cisaillement appliquée à l'utricule, une inclinaison de 30 degrés en 2G devrait être perçue de manière presque similaire à une inclinaison de 60 degrés en 1G. Autrement dit, plus l'intensité du champ de force est importante, plus la perception d'orientation corporelle est surestimée (Schöne, 1964 ; Cheung, 2004).

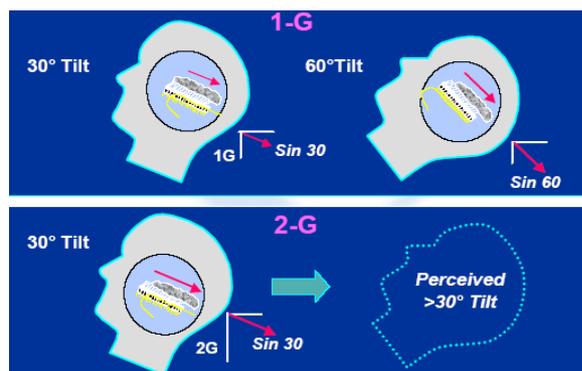


Figure 28. Effet G-excess dans un environnement d'hyperpesanteur de 2G une inclinaison de la tête de 30 degrés entraîne une force de cisaillement utriculaire proche de celle rencontrée pour une inclinaison de 60 degrés en environnement gravitaire de 1G. D'après Cheung, 2004.

L'existence d'une surestimation de l'inclinaison corporelle lorsque l'environnement gravitaire est supérieur à 1G (i.e. effet G-excess) rend critiquables les recherches qui se sont intéressées à la comparaison entre une inclinaison réelle et une inclinaison simulée par accélération linéaire. En effet, ces recherches, qu'elles soient dans le domaine de la perception de l'horizon gravitaire selon une modalité visuelle ou proprioceptive, ont modulé l'inclinaison corporelle simulée par une augmentation de l'intensité de AGI, le sujet restant aligné sur la gravité, ce qui n'était bien sûr pas le cas pour les inclinaisons en situation réelle. Dans ce contexte expérimental, les inclinaisons réelles ou simulées ne sont pas superposables. Il serait intéressant de contrôler ce paramètre, en générant des inclinaisons autour de AGI. En d'autres termes, quels sont pour une intensité gravito-inertielle donnée, les effets de l'inclinaison corporelle sur la perception de l'horizon gravitaire.

L'objectif de l'étude présentée dans le chapitre 4 est donc une réévaluation des différences perceptives entre une inclinaison réelle et simulée en tangage arrière.

3.2. Rôle des perceptions corporelle et visuelle égocentrée dans l'estimation visuelle de l'horizon gravitaire

L'illusion oculogravique est généralement expliquée par une perception illusoire d'inclinaison arrière en tangage (illusion somatogravique). Une forte relation est donc supposée entre la perception du corps et la perception de la référence gravitaire. Les erreurs

de la perception visuelle de l'horizon gravitaire seraient expliquées par l'existence d'erreurs de perception de l'orientation corporelle différentes en fonction de la valeur de l'inclinaison corporelle mais aussi de l'intensité de AGI. Concrètement, la surestimation de l'angle entre l'axe corporel et AGI dans le cadre de l'effet G-excess induirait par voie de conséquence un ajustement de l'horizon visuel au-delà de la perpendiculaire à AGI d'un angle égal à la surestimation de l'inclinaison corporelle (Figure 29).

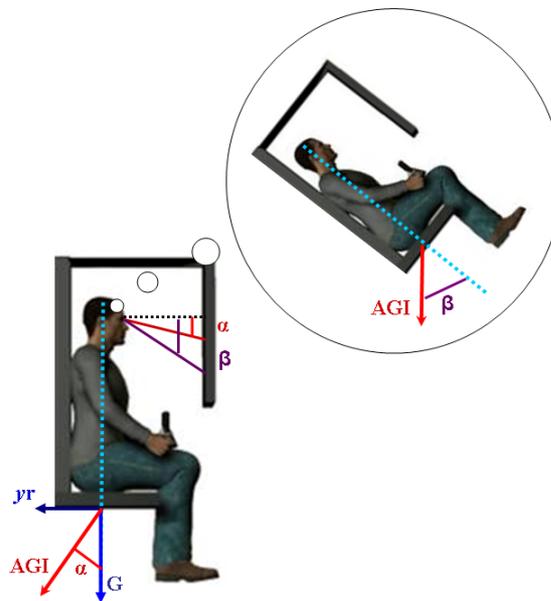


Figure 29. Conséquence de la surestimation de l'orientation corporelle sur l'estimation de l'horizon visuel gravitaire. Le sujet est aligné sur la gravité (G), et est soumis à une résultante AGI inclinée de 40 degrés par rapport à G (angle α). Si le sujet surestime son angle d'inclinaison corporelle (angle β), il abaissera l'horizon visuel de cet angle corporel perçu.

L'horizon visuel gravitaire comme épiphénomène de la perception du corps

Les quelques expérimentations ayant cherché à valider l'hypothèse de la responsabilité des erreurs de perception de l'orientation du corps dans la perception visuelle de la verticale ont surtout été réalisées dans un environnement gravitaire normal pour des inclinaisons en roulis. Elles aboutissent à des conclusions divergentes. Van Beuzekom et Van Gisbergen (2000) montrent que les erreurs de verticalité sont corrélées aux erreurs d'estimation de la position du corps à partir de 60 degrés d'inclinaison en roulis. De leur côté, Trousselard et ses

collaborateurs (2004) mettent en évidence que si les perturbations des informations somesthésiques induisent un déplacement identique des deux jugements perceptifs dans le sens de l'inclinaison, il existe une indépendance statistique entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité, dans chaque condition de stimulation tactile.

Mast et Jarchow (1996) ont demandé aux sujets d'ajuster leur corps à l'horizontal. Cet ajustement était suivi d'une estimation visuelle de l'horizontalité d'une baguette lumineuse. Ils expriment leur étonnement en observant que ces deux ajustements ne correspondent pas. Selon eux, les sujets n'auraient pas utilisé un raisonnement cognitif qui les aurait incité à aligner la baguette avec leur corps perçu à l'horizontal. Une telle incohérence perceptive peut s'expliquer si l'on tient compte des observations de Bauermeister (1964) et de Ceyte et collaborateurs (2007a). En effet, lorsque le sujet est incliné en roulis, une baguette lumineuse objectivement alignée avec le corps n'est pas perçue parallèle à l'axe Z. Pour être perçue alignée sur l'axe Z, la baguette doit être plus inclinée que l'inclinaison du corps. Cette déviation de la référence égocentrée augmente par ailleurs avec cette inclinaison. Ainsi, Ceyte et ses collaborateurs (2009) ont mis en évidence que le décalage illusoire de la référence égocentrée pouvait rendre compte en partie des erreurs de jugement de l'orientation d'un objet dans l'espace exocentré.

Rôle de la perception égocentrée dans l'horizon visuel gravitaire

La perception du 'droit devant soi' (cf. 1.1.1.) est une variable psychophysiologique pertinente pour mesurer la perception de l'orientation spatiale (Jeannerod et Biguer, 1989). Un déplacement de la direction du 'droit devant soi' entraîne inévitablement des erreurs de localisation voire d'orientation.

On comprend aisément le rôle de la référence égocentrée lorsque l'on s'intéresse aux différentes étapes qui permettent la perception de l'orientation d'un objet par rapport à la gravité à partir d'un codage initial en termes de coordonnées rétiniennes (cf. 1.1.2.). En absence d'informations visuelles, la transformation des coordonnées doit nécessairement intégrer *i)* la stimulation rétinienne, *ii)* les informations concernant la position des yeux dans leur orbite, *iii)* la position angulaire de la tête par rapport au tronc et enfin *iv)* la prise en compte de l'orientation du corps par rapport à la gravité (Wade, 1992). Les trois premières étapes de ce modèle sont des estimations égocentrées. La modification des ajustements de l'horizon visuel en centrifugeuse pourrait alors être liée à une perturbation de la perception égocentrée des objets visuels.

En inclinaison simulée en roulis, Prieur et ses collaborateurs (2005) trouvent, pour des angles allant jusqu'à 18 degrés, un décalage dans le sens opposé à l'inclinaison, alors que DiZio et ses collaborateurs (2001) trouvent un déplacement du côté de l'inclinaison d'environ 15% de la résultante gravito-inertielle, pour des angles de 60 degrés lorsque le 'droit devant soi' est estimé verbalement. Lorsqu'un sujet centrifugé est aligné sur AGI, une cible visuelle apparaît être au-dessus de sa position réelle : c'est le phénomène d'*illusion d'élévation* (Graybiel et MacCorquodale, 1947 ; Clark et al, 1948 ; von Beckh, 1956 ; Whiteside, 1961 ; Niven et al, 1963 ; Roman et al, 1963 ; Cohen, 1970a-b). Cette illusion a été attribuée à des modifications du contrôle oculomoteur dues à une stimulation atypique des organes otolithiques en environnement gravito-inertiel inhabituel (Cohen, 1973b, 1992, 1996). Ainsi, pour ajuster la cible sur la direction de son regard, il l'abaissera (Correia et al., 1968 ; Carriot et al., 2006).

Cohen propose que les modifications du contrôle oculomoteur dues à une stimulation atypique des organes otolithiques en environnement gravito-inertiel inhabituel seraient à

l'origine de l'abaissement de l'horizon visuel en hyperpesanteur (Cohen, 1973b, 1992, 1996). Les perturbations de la référence égocentrée ne peuvent cependant pas expliquer l'amplitude de l'illusion oculogravique. Une comparaison de la perception de l'horizon gravitaire et de la référence égocentrée, en centrifugeuse, montre en effet que ces deux positions subjectives ne sont pas confondues, suggérant ainsi la persistance d'une sensation d'inclinaison (Carriot et al., 2006).

Ainsi, la perception visuelle de l'horizon gravitaire serait cognitivement inférée de la perception subjective de l'orientation de la cible par rapport au sujet et de la perception de l'orientation du corps dans l'espace. L'objectif du chapitre 5 de ce travail doctoral est d'étudier la contribution relative des perceptions égocentrée et exocentrée (i.e. perception corporelle) dans l'ajustement d'une cible sur l'horizon gravitaire dans un environnement supérieur à 1G.

3.3. Rôle de la sensibilité otolithique dans la perception visuelle de l'horizon en milieu d'hyperpensateur

Très souvent dans la littérature, les sportifs de haut niveau sont présentés comme des experts spatiaux. Ainsi, de nombreuses recherches se sont intéressées à la comparaison entre sportifs et non sportifs pour comprendre les mécanismes d'orientation spatiale. Il a été montré que ces experts spatiaux avaient développé, grâce à l'expérience, une meilleure efficacité de traitement des informations vestibulaires (Krestovnikov, 1954 ; Zolotuchin et al. 1971 cité dans Mikulas, 1994). Par exemple, il a été mis en évidence une plus grande sensibilité dans la perception d'un changement d'orientation corporel chez les gymnastes experts. Ces derniers utiliseraient des informations sensorielles comme les petites variations enregistrées par les organes otolithiques (Mittelstaedt, 1992, 1997), indices ne semblant pas pertinents pour les non-experts.

L'efficacité de traitement des informations vestibulaires chez les experts spatiaux a été mise en évidence notamment grâce aux analyses des réflexes vestibulo-oculaires. Des stimulations vestibulaires intenses et/ou répétées dans le temps sont susceptibles de provoquer des habituations et des adaptations modifiant les propriétés fonctionnelles du réflexe vestibulo-oculaire (Jeannerod et al., 1976 ; Blair et Gavin, 1979 ; Jäger et Henn, 1981a-b ; Baloh et al., 1982 ; Clement et al., 1981, 2002, 2008 ; Usami et al., 1988). C'est le cas, par exemple, chez les pilotes de chasse de l'armée de l'air, les danseurs de ballets, les patineurs artistiques sur glace et d'une manière plus générale chez les individus pratiquant des activités les soumettant à de fortes accélérations linéaires ou angulaires (Aschan, 1954 ; McCabe, 1960; Collins, 1966 ; Osterhammel et al., 1968 ; Schwarz et Henn, 1989 ; Ahn, 2003 ; Lee et al., 2004 ; Quarck et Denise, 2005).

Bien que la littérature ne soit pas unanime sur le sujet, elle suggère que des activités provoquant de fortes stimulations répétées induisent des modifications du réflexe vestibulo-oculaire tendant à diminuer l'intensité et la durée du nystagmus vestibulaire. Cependant, ces études d'habituations vestibulaires se sont principalement limitées à l'étude du réflexe canaliculo-oculaire chez des experts spatiaux. A notre connaissance, seul Tanguy et ses collaborateurs (2008) se sont intéressés à l'analyse du réflexe otolitho-oculaire chez des experts (i.e. patineurs) vs. population contrôle. Cette étude met en évidence que les experts spatiaux auraient un système otolithique plus performant que les sujets contrôles. Ces auteurs suggèrent que les patineurs pourraient intégrer l'information gravitaire de manière plus efficace.

Il est difficile d'échapper aux illusions oculograviques pour d'importantes variations de l'accélération gravito-inertielle. En effet, aucune différence n'a été montrée dans l'abaissement de l'horizon visuel entre pilotes et non-pilotes (Wolfe et Cramer, 1970 ; Cohen

et al., 1973a ; 4G pendant 2 ou 3 secondes). Cependant, pour de plus faibles résultantes gravito-inertielles (1 à 1.05G), Carriot et ses collaborateurs (2005) ont montré une moindre intensité de l'illusion oculogravique chez des trampolinistes par rapport à une population de non-experts spatiaux.

L'origine des différences interindividuelles dans l'intensité de l'illusion oculogravique, pourtant très importantes dans la population de non-experts spatiaux, n'a jamais été étudiée à notre connaissance. Ces différences d'amplitude des erreurs de localisation d'une cible sur l'horizon gravitaire se traduisent par une variabilité au niveau du seuil de sensibilité aux accélérations mais aussi de la sensibilité aux variations d'accélération linéaire. Dans leur modèle de la détermination de l'horizon visuel gravitaire, Marin et Li (1995b) ont cependant souligné l'importance des différences interindividuelles en introduisant une constante d'erreur caractéristique de chaque individu. En l'absence d'un environnement visuel, l'horizon visuel se définit selon le modèle suivant :

$$VPEL = B_s + B_0$$

où *VPEL* est l'horizon visuel gravitaire, *B_s* représente le stimulus proprio-somesthésique d'entrée et *B₀* représente la constante d'erreur caractéristique de chaque individu liée à la proprio-somesthésie

L'objectif du chapitre 6 de ce travail doctoral est de mettre en relation les différences interindividuelles dans l'estimation de l'horizon visuel avec celles de la fonction otolithique, et ce pour une population de sujets non-experts spatiaux.

3.4. Implication des informations somesthésiques vs. otolithiques dans la perception visuelle de l'horizon en milieu d'hyperpesanteur

Le poids des informations somesthésiques vs. otolithiques dans la perception de l'orientation est au cœur d'un vaste débat. Parce qu'il est communément considéré comme un

capteur gravito-inertiel complet, du fait notamment du *fil à plomb* utriculaire (Droulez, 1986), le système otolithique est supposé fournir un signal de référence (Mittelstaedt, 1999). Pourtant un certain nombre de données suggèrent l'importance de la somesthésie dans la perception d'orientation.

Des études ont montré qu'en micropesanteur, les signaux somesthésiques semblent se substituer, au moins en partie, aux signaux otolithiques. Ainsi, la perception de sa propre orientation dépend en grande partie de la présence ou de l'absence d'indices de contact (Lackner et DiZio, 1993). Il a été proposé que la disparition de la position verticale spontanée en situation d'apesanteur résulte de l'absence de poids corporel (Massion et al., 1997). Pendant les séquences de micropesanteur lors de vols paraboliques, certains sujets, yeux fermés sans aucun contact avec leur environnement, perdent tout sens d'orientation spatiale. Le fait d'appliquer une pression au niveau de leur voûte plantaire ou au-dessus de leur tête suffit à leur faire croire qu'ils sont respectivement à la verticale tête en haut, ou au contraire renversés tête en bas (Lackner et DiZio, 1993, 2000). Les appuis somesthésiques peuvent ainsi créer une *gravité virtuelle*.

Dans un environnement gravitaire normal, la perception de la verticale posturale et de la verticale visuelle gravitaire sont perturbées par la minimisation des indices de contact (Bringoux et al., 2002 ; Trousselard et al., 2003). Des expériences menées chez des sujets paraplégiques et des sujets contrôles (Mittelstaedt, 1992, 1997, 1999 ; Vailt et al., 2002 ; Jarshow et al., 2003) ont montré que la graviception somatique serait principalement élaborée sur la base de deux informations afférentes, l'une issue de la pression hydrostatique sanguine, l'autre de l'inertie de la masse des viscères abdominaux (les reins pour Von Gierke et Parker, 1994 ; l'estomac pour Trousselard et al., 2004). Par exemple, la situation de lestage gastrique

entraîne une amélioration de la perception de la direction gravitaire dès 45 degrés d'inclinaison corporelle (Trousselard et al., 2004).

Des études menées par Mittelstaedt et ses collaborateurs (Mittelstaedt et Fricke, 1988 ; Mittelstaedt, 1992, 1995, 1997, 1996, 1999 ; Mittelstaedt et Mittelstaedt, 1996) sur le jugement de la position corporelle horizontale subjective ont mis en évidence l'existence de récepteurs gravitaires somatiques situés dans le tronc, grâce à des études menées sur le jugement de la position corporelle horizontale subjective. Leur hypothèse expérimentale était que si le jugement d'orientation corporelle est originaire seulement des otolithes, un sujet centrifugé devrait se sentir horizontal lorsque le système otolithique est placé au niveau de l'axe de rotation (Figure 30B), incliné tête en haut lorsque l'axe de rotation se situe en amont de la tête (Figure 30A), et inversement, incliné tête en bas lorsque l'axe de rotation se situe en aval du système otolithique (Figure 30C). Cependant, les résultats de cette expérience ont montré que la réalité est tout autre : le sujet se perçoit horizontal lorsque l'axe de rotation se situe en aval du système otolithique (Figure 30C). Ces résultats indiquent que le jugement de l'orientation du corps dans l'espace n'est pas une primauté otolithique, mais qu'il existe également d'autres gravicepteurs situés dans le tronc.

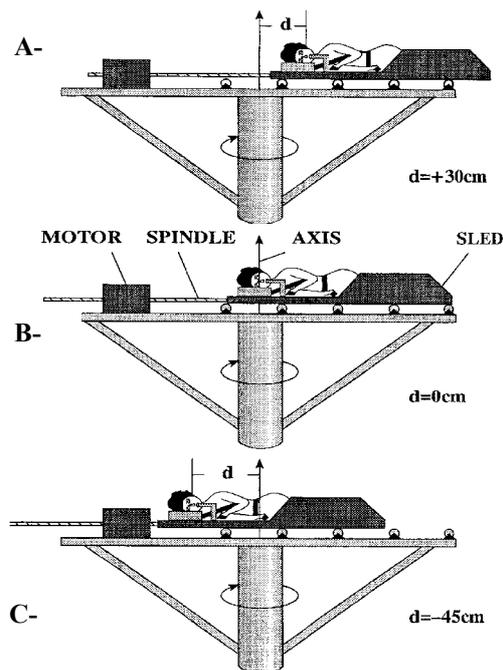


Figure 30. Perception de l'horizon corporel pour un sujet installé dans une centrifugeuse à rayon de rotation variable. Le sujet se perçoit à l'horizontal lorsque l'axe de rotation est caudal à l'axe binaural (C). Dans ce cas, la distance séparant l'axe de rotation de la tête est en moyenne de 28 cm lorsque la vitesse de rotation est de 216deg.s^{-1} . D'après Mittelstaedt, 1999.

Clark et Graybiel ont montré que des patients vestibulo-lésés expérimentent, bien que dans une moindre amplitude, une illusion oculogravique (Graybiel et Clark, 1965 ; Clark et Graybiel, 1966). Après une heure de centrifugation, l'intensité maximale de l'illusion oculogravique chez les vestibulo-lésés est semblable à celle des sujets normaux, obtenu entre 50 et 80 secondes. Les changements d'orientation par rapport à l'accélération gravitationnelle resteraient détectés grâce aux mécanorécepteurs cutanés, internes, et musculo-squelettiques stimulés par la déformation du corps engendrée par l'accélération linéaire (Benson, 1990). Ainsi, les informations somesthésiques pourraient rendre compte de l'illusion oculogravique chez les vestibulo-lésés. Ces récepteurs sensoriels, ne pouvant pas distinguer l'accélération gravitationnelle de l'accélération inertielle, fournissent ainsi un moyen supplémentaire de détecter la résultante AGI (Patterson et Graybiel, 1974). Par ailleurs, l'illusion oculogravique est diminuée que ce soit chez des sujets normaux ou sans fonction vestibulaire lorsque les signaux de contact sur la surface du corps sont minimisés par immersion en milieu aquatique (Graybiel et Clark, 1965).

L'objectif de l'étude présentée dans le chapitre 7 est d'appréhender la part de chacun de ces deux systèmes, vestibulaire et somesthésique, dans la perception visuelle de l'horizon gravitaire.

Partie expérimentale

Partie expérimentale

Chapitre 4

INCLINAISON REELLE ET SIMULEE : ROLE DE L'INTENSITE DE AGI DANS L'ESTIMATION VISUELLE DE L'HORIZON GRAVITAIRE

Depuis plus d'un siècle (Mach, 1975), tout un pan de la littérature s'appuie sur l'idée que l'illusion oculogravique correspond à une perception d'inclinaison par rapport à la gravité. L'ajustement d'une cible à l'horizon visuel gravitaire serait d'autant plus abaissé que le sujet se percevrait incliné en tangage arrière. Cette situation correspond à une inclinaison simulée par accélération linéaire.

Carriot et ses collaborateurs (2006) se sont intéressés, dans une même expérience, à la comparaison d'inclinaisons en tangage arrière réelles et simulées par des accélérations linéaires d'intensité habituelle dans la vie quotidienne, c'est-à-dire entre 1,5 et 3,5 m.s^{-2} (par exemple, une accélération de 1,52 et 3,43 m.s^{-2} est l'accélération d'une voiture qui accélère de 0 à 100 km.h^{-1} en 18 et 8 sec, respectivement). Pour une même orientation par rapport à G (pour l'inclinaison réelle) ou par rapport à AGI (en centrifugeuse), la perception de l'horizon est différente. Cependant, ces auteurs ont modulé l'angle d'inclinaison corporelle en augmentant l'intensité de AGI alors que les sujets restaient alignés sur la gravité. Dans ce cas, les effets de l'intensité et de la direction de la résultante gravito-inertielle ne sont pas dissociés. Or la théorie du G-excess stipule qu'une augmentation de l'intensité de AGI lors d'une inclinaison du corps donne lieu à une surestimation de l'inclinaison corporelle (Guedry et Rupert, 1991 ; Jia et al., 2002). Dans ce sens, Schöne (1964) a mis en évidence que l'estimation de l'horizon visuel gravitaire est dépendante des forces de cisaillement

(définies par $A \sin \theta$, où A est l'intensité gravitaire et θ l'angle d'inclinaison) appliquées au niveau du système otolithique.

Ce premier chapitre expérimental propose une réévaluation des effets des inclinaisons réelles et simulées sur l'horizon visuel gravitaire. La question principale est d'étudier, pour une inclinaison corporelle donnée par rapport à AGI, les effets de l'intensité gravito-inertielle sur la perception de l'horizon visuel. Notre hypothèse est que, en accord avec l'existence de l'effet G-excess, l'abaissement de l'horizon visuel gravitaire lors d'une inclinaison corporelle en tangage serait plus important avec l'augmentation de l'intensité de AGI.

4. 1. Méthode

- Sujets -

17 sujets ont participé volontairement à cette expérience (cinq femmes et douze hommes, d'une moyenne d'âge de 29,5 ans \pm 5,43). Tous les sujets étaient sains (bonne acuité visuelle, aucun trouble vestibulaire et somesthésique apparent).

- Matériel -

Modification de l'environnement gravitaire

L'appareil utilisé était une centrifugeuse, capable de tourner à une vitesse pouvant atteindre 250 deg.s⁻¹ (i.e. rotation réalisée dans le sens horaire pour l'ensemble de nos études) avec une accélération initiale pouvant atteindre 10 deg.s⁻². Cette centrifugeuse comprenait une plate forme horizontale de 2 mètres de diamètre, centrée sur l'axe de rotation. Le sujet était installé dans un siège fixé sur ce plateau tournant en lacet à une distance pouvant varier entre 0 et 1 mètre de l'axe de rotation. La tête du sujet était maintenue dans le prolongement du corps par un casque et des fixations au niveau de la

tête. Il était également sanglé sur le siège par des ceintures de sécurité ne permettant aucun déplacement du corps. Le siège était positionné tel que le sujet soit dos ou face à l'axe de rotation. Il pouvait être incliné y compris pendant la rotation de la centrifugeuse de 0 à 90 degrés en tangage arrière. Le pivot de l'inclinaison s'effectuait au niveau du méat externe de l'oreille du sujet. Autour de ce siège était installé un coffrage destiné à protéger le sujet de tout courant d'air engendré par la rotation de la centrifugeuse.

Lors de la rotation de la centrifugeuse, l'accélération gravito-inertielle (AGI) subie par les sujets est la somme vectorielle de l'accélération radiale horizontale (γ_r) et de la gravité (G). Ainsi, la résultante AGI diffère en amplitude et en direction par rapport à G (Figure 21, 31). La vitesse angulaire de la centrifugeuse pouvait être modulée afin d'appliquer différentes intensités gravito-inertielles aux sujets. De plus, le siège pouvait être déplacé horizontalement, à une distance comprise entre 0 et 1 mètre de l'axe de rotation, permettant de faire varier le rayon de centrifugation et, par conséquent, l'amplitude de l'accélération radiale γ_r et des accélérations gravito-inertielles (AGI) appliquées sur les différentes parties du corps.

Dans cette étude, le siège était positionné à 100 centimètres de l'axe de rotation, les sujets étant dos à cet axe. La vitesse de rotation de la centrifugeuse était modulée afin d'appliquer 1G, 1.15G et 1.3G au niveau du système otolithique des sujets (vitesse de rotation de 0 deg.s⁻¹, 135 deg.s⁻¹ et 164 deg.s⁻¹ respectivement).

Tâche psycho-physique

Les sujets devaient positionner une diode lumineuse à l'horizon visuel gravitaire (i.e. plan passant au niveau des yeux, perpendiculaire à la gravité). Expérimentalement, l'estimation de l'horizon visuel gravitaire était effectuée grâce à une cible lumineuse (i.e.

diode lumineuse jaune) fixée sur une table traçante électronique, placée à 45 centimètres devant le sujet. Le déplacement de la diode se réalisait selon l'axe Y, la précision du déplacement étant de ± 0.05 millimètre (i.e. 0.06 degré d'angle visuel). La luminosité de la diode (2.82 cd.m^{-2} mesuré par spectrascam 650) a été ajustée pour être perceptible sans habitude au noir. Tous les éléments de l'appareil de base et de la table traçante électronique étaient peints en noir et installés dans le siège de sorte que, lorsque la diode était allumée, les sujets ne percevaient aucune autre référence visuelle. Les sujets pouvaient déplacer la diode lumineuse 'vers le haut' ou 'vers le bas', à l'aide d'un joystick.

La vitesse de la centrifugeuse, la position initiale et finale de la diode étaient commandées et contrôlées à l'aide de moyens informatiques.

- Protocole expérimental -

Dans cette étude, les sujets étaient soumis à trois intensités de AGI : 1G, 1.15G, et 1.3G ; ainsi qu'à trois angles d'inclinaison par rapport à AGI : 0 degré, 10 degrés et 20 degrés d'inclinaison (Figure 31).

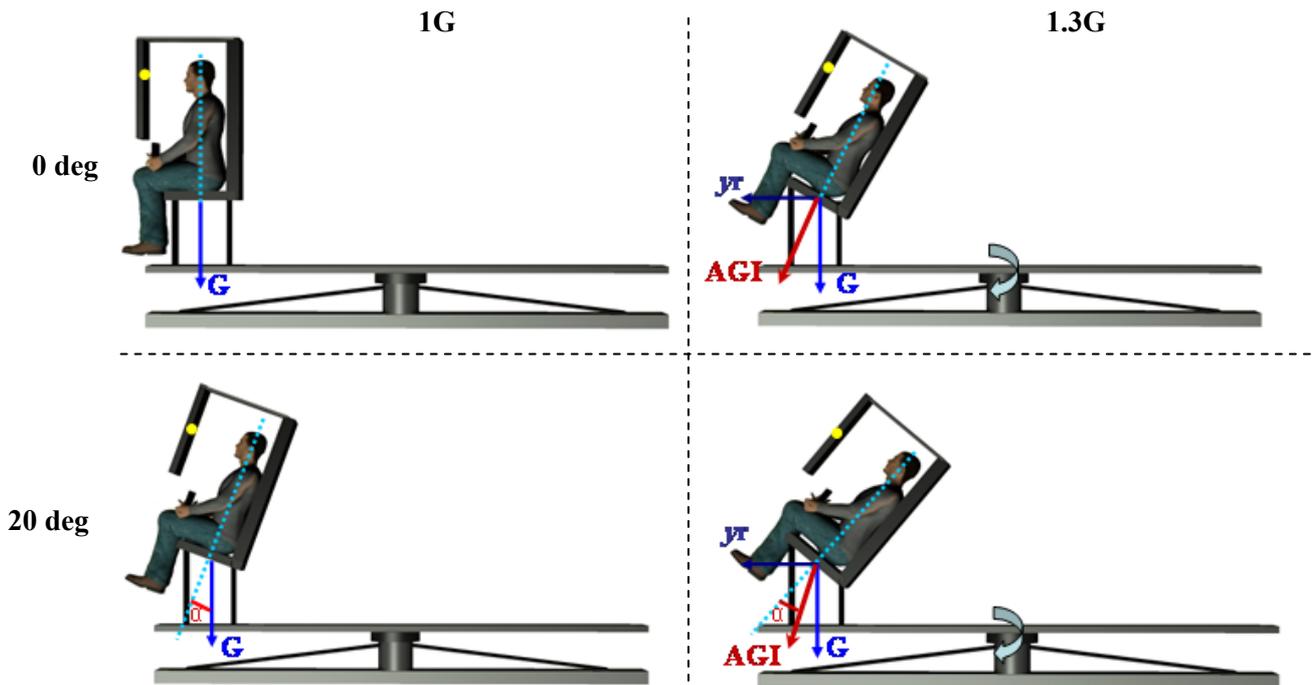


Figure 31. Conditions expérimentales en 1G (partie gauche de la figure) et en 1.3G (partie droite de la figure). Deux conditions d'inclinaison corporelle sont représentées : lorsque le sujet est aligné sur l'accélération gravito-inertielle (partie supérieure de la figure), lorsque le sujet est incliné de 20 degrés par rapport à l'accélération gravito-inertielle (partie inférieure de la figure).

Il a été demandé aux sujets de positionner une cible lumineuse à l'horizon gravitaire. Pour cela, la consigne était de *'positionner la cible sur la ligne passant entre les yeux et étant parallèle au sol et au plafond du laboratoire'*.

Procédure expérimentale

Une fois le sujet installé dans la centrifugeuse, le milieu de la table traçante (zéro sur l'axe Y) était positionné dans l'alignement du plan médian des yeux (i.e. entre les yeux). Ainsi, le *point 0* de la table correspondait au point entre les yeux du sujet. Les lumières de la salle expérimentale étaient éteintes et, après deux minutes, le sujet devait réaliser six essais, tout en restant en position verticale et sans rotation de la centrifugeuse. Pour chaque essai, la cible éteinte était aléatoirement placée sur la table traçante. Ensuite, elle était allumée et un *bip* donnait le signal au sujet d'ouvrir les yeux et de déplacer la cible lumineuse sur l'horizon gravitaire. Le sujet validait l'essai à l'aide d'un bouton-

poussoir sur le joystick. La diode était ensuite à nouveau éteinte et déplacée à la position suivante. Au sixième essai, le siège était incliné de 10 degrés en arrière. Après un délai de deux minutes (i.e. canaux semi-circulaires au repos), le sujet devait réaliser six essais d'horizon visuel gravitaire. Le siège était alors incliné de 20 degrés en arrière et une nouvelle session expérimentale était réalisée. Une fois que les estimations en normogravité étaient achevées, la centrifugeuse débutait sa rotation avec une accélération de 1 deg.s^{-2} jusqu'à atteindre la vitesse constante de 135 deg.s^{-1} (AGI=1.15G). Pendant la rotation de la centrifugeuse, la résultante AGI s'inclinait progressivement, le sujet étant simultanément aligné sur cette résultante. Après deux minutes de rotation à vitesse constante, le sujet réalisait les six essais de la tâche d'horizon visuel gravitaire. Le siège était ensuite incliné de 10 puis 20 degrés en arrière par rapport à la résultante AGI. Après que les essais à 1.15G aient été achevés, la rotation de la centrifugeuse était accélérée jusqu'à atteindre 164 deg.s^{-1} (AGI=1.3G). A la fin des trois sessions en 1.3G, la rotation de la centrifugeuse était arrêtée graduellement (décélération de 1 deg.s^{-2}) et le siège retournait à sa position initiale verticale. Il est nécessaire de préciser que les intensités de AGI et les angles d'inclinaison étaient présentés par ordre croissant afin d'éliminer tout effet nauséogène (Chelette, 1995).

Variable dépendante

Chaque session expérimentale était composée de trois conditions d'intensité gravito-inertielles (1G, 1.15G, 1.3G) et trois conditions d'inclinaison corporelle par rapport à AGI (0, 10, 20 degrés). Chaque session expérimentale était composée de six essais. Ainsi, cette étude comprenait 3 AGI x 3 inclinaisons corporelles, soit un total de 54 essais.

L'erreur d'estimation (en mm) définie comme la différence algébrique entre l'ajustement subjectif visuel et la perpendiculaire à la résultante AGI (référence), était transformée en angle visuel. Ces erreurs d'estimation avaient une valeur négative lorsque l'estimation d'horizon était en dessous de la référence, et une valeur positive lorsque l'ajustement visuel était au-dessus de la référence. La variable dépendante retenue pour chaque tâche expérimentale était la moyenne des six essais.

4. 2. Résultats

L'ajustement de l'horizon gravitaire est effectué en dessous de l'horizon gravitaire réel pour l'ensemble des situations expérimentales (Figure 32).

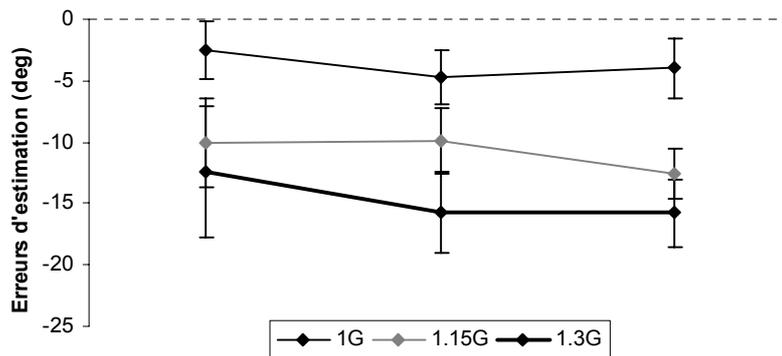


Figure 32. Erreurs d'estimation (en degrés) de l'horizon visuel gravitaire en fonction des intensités de AGI et des angles d'inclinaison. Les barres d'erreurs indiquent les écarts-types.

Afin d'étudier l'effet des intensités gravito-inertielles et des angles d'inclinaison, une ANOVA 3 intensités AGI (1G, 1.15G, 1.3G) x 3 angles d'inclinaison (0, 10, et 20 degrés) avec mesures répétées sur les deux facteurs a été réalisée sur les erreurs d'estimations d'horizon visuel. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée quand $p < .05$. Cette analyse statistique met en évidence un effet de l'intensité de AGI [$F(2,32)=32,60$; $p > .05$], mais aucun effet de l'angle d'inclinaison ($p > .05$) : les estimations d'horizon visuel s'abaissent avec l'augmentation de l'intensité de AGI (erreurs

d'estimation moyenne de -3,77, -10,84 et -14,66 degrés pour 1G, 1.15G et 1.3G respectivement, tous angles confondus), mais les erreurs sont de même amplitude quelque soit l'angle d'inclinaison.

4. 3. Discussion

L'objectif de cette étude était d'évaluer le rôle de l'intensité et de la direction de la résultante gravito-inertielle (AGI) dans l'estimation de l'horizon visuel gravitaire, en étudiant les effets d'une même inclinaison réelle et simulée sur cette tâche.

Concernant les estimations en normo-gravité, nos résultats montrent un abaissement de l'horizon visuel lorsque le sujet est en position verticale. Ces résultats sont en accord avec la littérature stipulant que l'horizon gravitaire subjectif est toujours en dessous de l'horizon gravitaire réel (Stoper et Cohen, 1986, 1991 ; Raphel et Barraud, 1994 ; Bringoux et al., 2004). De plus, notre étude ne montre pas d'effet de l'inclinaison corporelle en normo-gravité sur l'horizon visuel, résultats en accord avec Carriot et ses collaborateurs (2006). En revanche, notre étude met en évidence un accroissement de l'abaissement de l'horizon visuel gravitaire en milieu gravito-inertiel supérieur à 1G. Cet abaissement s'accroît avec l'augmentation de l'intensité de AGI.

Ce décalage pourrait être en partie expliqué par la théorie du G-excess et la surestimation de l'inclinaison en milieu d'hyperpesanteur. Selon cette théorie, l'augmentation des forces de cisaillement sur la macule utriculaire entraîne une surestimation de l'angle d'inclinaison en milieu d'hyperpesanteur, le sujet se percevrait comme plus incliné qu'il ne l'est. Cette théorie est également applicable lorsque le sujet est aligné sur la résultante AGI. En effet, puisque l'utricule n'est pas exactement perpendiculaire à la gravité, une force de cisaillement s'applique sur les organes otolithiques, même lorsque les sujets sont alignés par rapport à AGI. Cette force de

cisaillement augmentant au-delà de 1G, le sujet aurait une sensation exagérée d'inclinaison corporelle en arrière alors qu'il est aligné sur AGI. Ainsi, la théorie du G-excess stipule que le sujet se sentirait toujours plus incliné qu'il ne l'est en milieu gravito-inertiel supérieur à 1G et abaisserait de manière plus importante l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur. Cependant, nos résultats ne montrent pas d'effet de l'angle d'inclinaison corporelle dans l'estimation de l'horizon visuel, les erreurs d'estimation étant de même intensité selon les différents angles. Ces résultats pourraient être expliqués par le fait que les variations des forces de cisaillement entre les différents angles d'inclinaison seraient trop faibles dans nos conditions expérimentales pour avoir des répercussions sur les comportements perceptifs.

Cet abaissement de l'horizon visuel gravitaire peut être également expliqué par une implication des informations égocentrées. Le contrôle oculomoteur change dans un environnement gravito-inertiel supérieur à 1G du fait d'une stimulation accrue des organes otolithiques (Whiteside, 1961 ; Ebenholtz et Shebilske, 1975) amenant les yeux à une position de repos décalée vers le bas (Cohen, 1973b, 1992, 1996). On comprend aisément le rôle de la référence égocentrée lorsque nous nous intéressons aux différentes étapes qui permettent la perception de l'orientation d'un objet par rapport à la gravité, à partir d'un codage initial en termes de coordonnées rétiniennes (Wade, 1992, cf. 1.2.). Ainsi, les erreurs de transposition des coordonnées spatiales de l'objet visuel d'un référentiel égocentré (i.e., rétino- et céphalo-centré) à un référentiel exocentré (gravitaire) contribueraient à l'abaissement de l'horizon visuel. Comme le suggèrent Lackner et DiZio (2005), les perceptions égocentrée et exocentrée seraient liées.

En conclusion, notre étude montre un abaissement de l'horizon visuel avec l'augmentation de l'intensité de AGI. Cet abaissement peut être expliqué soit par une illusion d'inclinaison corporelle, soit par un abaissement de la référence égocentrée du sujet

(i.e. abaissement des globes oculaires). L'objectif de l'étude suivante est d'étudier la part de la perception d'inclinaison corporelle et de la perception égocentrée dans l'estimation de l'horizon visuel gravitaire.

Chapitre 5

ROLE DES PERCEPTIONS D'ORIENTATION CORPORELLE ET EGOCENTREE DANS L'ESTIMATION VISUELLE DE L'HORIZON GRAVITAIRE

Paillard A, Denise P, Barraud PA, Roux A, Cian C. Body and egocentric implication in elevator illusion. *Neurosci Lett.* 2009; 464: 156-159. (cf. Annexe 1).

Bien que les sujets devraient percevoir la résultante gravito-inertielle comme la nouvelle verticale, des erreurs de localisation d'une cible à l'horizon gravitaire sont malgré tout observées lorsque les sujets sont alignés sur la résultante AGI : une augmentation de l'intensité de AGI induit un abaissement de l'horizon visuel gravitaire. Ce phénomène est connu sous le terme d'*illusion d'élévation* (Niven et al., 1963). Cette illusion peut être en partie attribuée aux forces de cisaillement excessives appliquées au niveau du système otolithique (Cohen, 1973b ; Welch et al., 1996). Puisque l'utricule n'est pas perpendiculaire à la gravité, une certaine somme de force de cisaillement est appliquée sur les organes otolithiques, même lorsque les sujets sont alignés par rapport à AGI. Cette force de cisaillement, augmentant au-delà de 1G (Clark et Graybiel, 1949 ; Cohen, 1973b), amène à une sensation exagérée d'inclinaison. En accord avec l'effet G-excess, l'illusion d'élévation pourrait refléter une illusion d'inclinaison corporelle en tangage arrière.

Cependant, ces erreurs d'estimation d'horizon visuel pourraient également être attribuables aux effets de la résultante AGI sur la localisation égocentrée (Lackner et DiZio, 2005 ; Prieur et al, 2005). Comme l'ont stipulé Howard et Templeton (1966), l'estimation de l'horizon visuel n'est pas une tâche strictement objective puisqu'elle nécessite un point de référence lié au corps (i.e. la pupille). Ainsi, une mauvaise perception

des coordonnées égocentrées devrait induire des erreurs dans les jugements perceptifs d'un objet par rapport à l'information géocentrique (i.e. horizon).

Ce deuxième chapitre expérimental s'intéresse à la contribution de la perception égocentrée et de l'inclinaison corporelle dans l'illusion d'élévation. Notre hypothèse est que la perception de l'inclinaison corporelle vers l'arrière et/ou la mauvaise perception des coordonnées égocentrées pourraient prédire l'intensité des erreurs de l'illusion d'élévation.

5.1. Méthode

- Sujets -

20 sujets ont participé volontairement à cette expérience (huit femmes et douze hommes, d'une moyenne d'âge de 29,6 ans \pm 6,3). Tous les sujets étaient sains (bonne acuité visuelle, aucun trouble vestibulaire et somesthésique apparent).

- Matériel -

Modification de l'environnement gravito-inertiel

Le matériel utilisé pour modifier l'intensité gravito-inertielle était la centrifugeuse décrite dans le premier chapitre expérimental. Dans cette étude, le siège était positionné à 100 centimètres de l'axe de rotation, les sujets étant dos à cet axe. La vitesse de rotation de la centrifugeuse était modulée afin d'appliquer 1G et 1.3G au niveau du système otolithique des sujets (vitesse de rotation de 0 deg.s⁻¹ et 164 deg.s⁻¹ respectivement). Quelle que soit l'intensité gravitaire, les sujets restaient alignés sur l'accélération gravito-inertielle (Figure 33). L'alignement sur la résultante AGI de 1.3G se réalisait pendant la rotation de l'appareil.

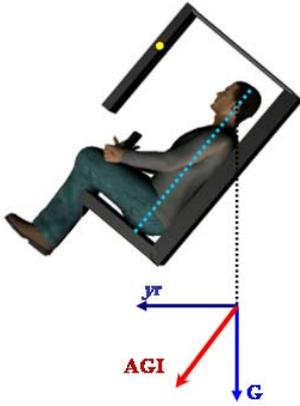


Figure 33. Condition expérimentale en hyperpesanteur : lors de la rotation de la centrifugeuse le sujet est aligné sur la résultante AGI.

Tâches psychophysiques

Les sujets devaient réaliser trois tâches : (1) positionner une diode lumineuse à l'horizon gravitaire (i.e. plan horizontal passant au niveau des yeux et étant perpendiculaire à la gravité), (2) positionner une diode lumineuse au 'droit devant soi' (i.e. plan horizontal passant au niveau des yeux et étant perpendiculaire à l'axe Z du sujet, Figure 34), et (3) représenter à l'aide d'une manette un angle correspondant à la perception subjective de l'orientation corporelle (i.e. estimation corporelle proprioceptive) ainsi que reporter verbalement cette perception corporelle en degrés (i.e. estimation corporelle verbale). Les sujets ont participé à trois sessions expérimentales différentes correspondant aux trois différentes tâches. Les tâches visuelles étaient contrebalancées selon les sujets. La tâche d'estimation de l'orientation corporelle était toujours présentée en dernière session afin de ne pas influencer les réponses visuelles en fonction de l'estimation de l'orientation corporelle dans l'espace.

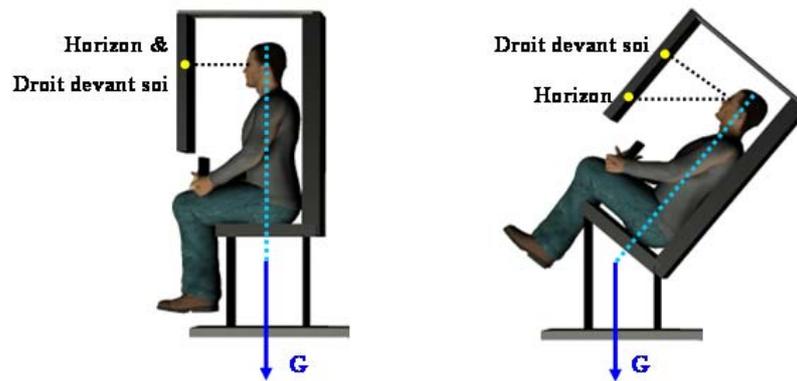


Figure 34. Estimation de l'horizon visuel gravitaire et du 'droit devant soi' en milieu gravito-inertiel de 1G. Lorsque le sujet est aligné sur la verticale gravitaire (partie gauche de la figure), les deux ajustements devraient être confondus. Lorsque le sujet est incliné en tangage arrière par rapport à la gravité (partie droite de la figure), les deux ajustements devraient être dissociés.

Afin de réaliser les tâches visuelles, nous avons utilisé le même panneau de diode que le chapitre expérimental précédent. La table traçante électronique permettant de déplacer la diode lumineuse était placée à 45 centimètres devant le sujet. La précision de déplacement de la diode lumineuse était de $\pm 0,05$ millimètre (i.e. 0,06 degré d'angle visuel, déplacement selon l'axe Y) et les sujets pouvaient déplacer la diode lumineuse 'vers le haut' ou 'vers le bas' à l'aide d'un joystick.

Pour réaliser la tâche d'estimation de l'orientation corporelle proprioceptive, nous avons utilisé une manette composée de deux tubes en acier, d'une longueur de 12 centimètres et d'un diamètre de 1 centimètre chacun. Des accoudoirs fixés au siège permettaient un appui des bras de telle sorte que les tubes étaient positionnés à 20 centimètres de l'abdomen du sujet. Les tubes étaient perpendiculaires à l'axe Z du sujet. Un des tubes était fixe, le deuxième tube mobile pouvait tourner en tangage d'un angle de 360 degrés autour de son axe. Sa précision de déplacement était de $\pm 0,5$ degré. Les sujets tenaient le tube mobile avec leur main dominante, placée sur la partie supérieure de la manette. Une inclinaison du tube mobile vers le bas traduisait une perception d'inclinaison vers l'avant du sujet, et une inclinaison du tube mobile vers le haut traduisait une perception d'inclinaison vers l'arrière (Figure 35). Lorsque le sujet se percevait à la

verticale, le tube mobile restait en position neutre, c'est-à-dire parallèle au tube fixe. Un bouton poussoir, placé sur la partie supérieure du tube mobile, permettait au sujet de valider la tâche.

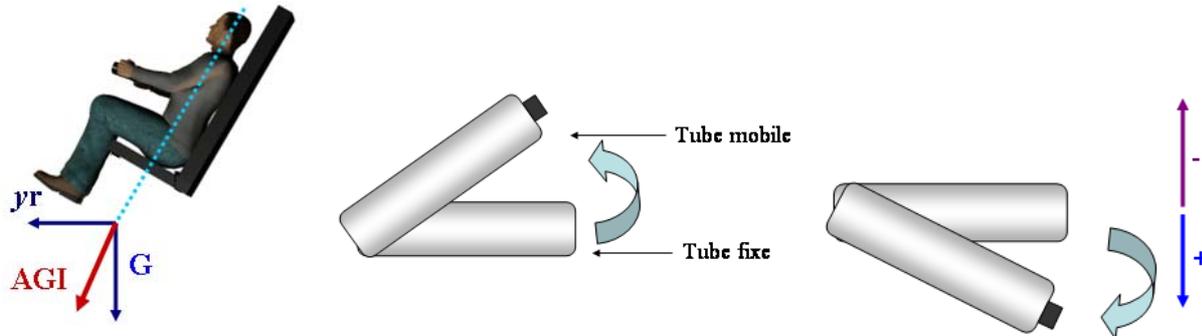


Figure 35. Dispositif expérimental pour la tâche d'estimation corporelle proprioceptive. La manette est placée perpendiculaire à l'axe Z du sujet (partie gauche de la figure). Elle est composée d'un tube fixe et d'un tube mobile. Le partie gauche de la figure représente une estimation d'inclinaison corporelle vers l'arrière (tube mobile vers le haut, valeur négative), et la partie droite de la figure représente une estimation d'inclinaison corporelle vers l'avant (tube mobile vers le bas, valeur positive).

- Protocole expérimental -

Procédure expérimentale

L'installation du sujet et la mise en place de la diode lumineuse étaient identiques au chapitre précédent. Concernant les tâches visuelles, le sujet devait réaliser six essais d'horizon visuel gravitaire ou six essais du 'droit devant soi', tout en restant en position verticale et sans rotation de la centrifugeuse. Concernant la tâche d'estimation proprioceptive de l'orientation corporelle, le sujet devait garder les yeux clos et positionner leur main sur la partie supérieure du tube mobile, sans bouger leur main le long des tubes pendant l'expérience. Un *bip* donnait le signal au sujet pour ajuster le tube à l'angle désiré et valider l'essai grâce au bouton-poussoir. Ensuite, le sujet reportait de manière verbale son estimation de l'orientation corporelle en degrés (i.e. estimation corporelle verbale). Le tube mobile était remplacé, par la suite, parallèle au tube fixe (i.e. position neutre). Une fois que les estimations en normo-gravité étaient achevées (i.e. sans rotation de la centrifugeuse), la centrifugeuse débutait sa rotation avec une accélération de $1 \text{ deg}\cdot\text{s}^{-2}$

jusqu'à atteindre la vitesse constante de 164 deg.s^{-1} (AGI = 1.3G). Le sujet était aligné sur l'accélération gravito-inertielle pendant la rotation de la centrifugeuse. Après deux minutes de rotation à vitesse constante, le sujet réalisait à nouveau six essais dans la tâche considérée. A la fin de cette session, la rotation de la centrifugeuse était arrêtée graduellement (décélération de 1 deg.s^{-2}) et le siège retournait à sa position initiale verticale.

Variable dépendante

Chaque session expérimentale était composée de deux conditions d'intensité AGI (1G, 1.3G), et le sujet était toujours aligné sur à AGI. Chaque session expérimentale (horizon, 'droit devant soi', estimation corporelle proprioceptive, estimation corporelle verbale) était composée de six essais. Ainsi, chaque tâche expérimentale comprenait 12 essais, soit un total de 48 essais pour la totalité de l'expérience.

Concernant les tâches visuelles, les coordonnées (en millimètres) de l'ajustement de la diode sur la table traçante étaient transformées en angle visuel. La manette proprioceptive donnait directement l'angle corporel estimé en degrés. La mesure retenue pour chaque tâche expérimentale était la moyenne des six essais. La variable dépendante des tâches visuelles était la différence algébrique entre les erreurs d'estimation (en degrés d'angle visuel) lors d'une condition expérimentale et la perpendiculaire à la résultante AGI. La valeur de ces erreurs d'estimation était positive lorsque les estimations visuelles sont situées au-dessus de la référence, et négative lorsque l'ajustement était effectué en dessous. Pour les tâches d'orientation corporelle (proprioceptive et verbale), la variable dépendante était la différence algébrique entre l'angle produit (en degrés) et l'angle d'inclinaison réelle (0 degré par rapport à AGI, i.e. position neutre de la manette). Des

erreurs d'estimation d'une valeur positive correspondaient à une orientation corporelle vers l'avant, et une valeur négative traduisait une orientation corporelle vers l'arrière.

5.2. Résultats

- Estimations horizontales, égocentrées, et corporelles -

Concernant les estimations visuelles en normo-gravité, les résultats mettent en évidence un biais systématique dans le sens d'un abaissement pour les deux tâches visuelles (-2,59 et -2,38 degrés pour l'horizon et le 'droit devant soi' respectivement, $p < .05$). De plus, l'horizon visuel gravitaire et le 'droit devant soi' sont confondus (test-t apparié, $p > .05$) et corrèlent de manière positive (Bravais-Pearson, $r = .69$, $p < .05$). Plus l'horizon visuel est abaissé en 1G/0 degré, plus le 'droit devant soi' est abaissé.

La figure 36 montre un abaissement des ajustements visuels avec l'augmentation de l'intensité de AGI quelque soit la tâche psychophysique. Afin d'étudier si la modification gravito-inertielle affecte la perception visuelle, une ANOVA 2 intensités AGI (1G, 1.3G) x 2 tâches (horizon, droit devant soi) avec mesures répétées sur les deux facteurs a été réalisée. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été effectuée quand $p < .05$. Les résultats montrent un effet de l'intensité AGI [$F(1,19) = 101.1$; $p < .05$], de la tâche [$F(1,19) = 13.2$; $p < .05$] ainsi qu'une interaction de ces deux facteurs [$F(1,19) = 14.4$; $p < .05$]. L'augmentation de l'intensité de AGI entraîne un abaissement plus important de l'horizon que du 'droit devant soi' (-13,95 et -6,68 degrés respectivement).

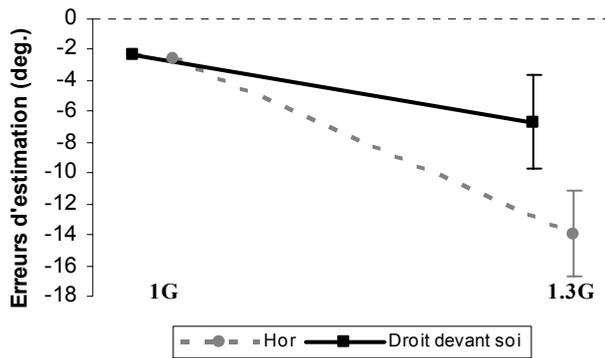


Figure 36. Erreurs d'estimation (en degrés) des tâches visuelles (horizon, droit devant soi) en fonction de l'intensité de AGI. Les barres d'erreurs indiquent les écart-types.

Concernant les estimations corporelles en normo-gravité, les résultats ne mettent pas en évidence de biais systématique ($p > .05$). Les sujets se perçoivent parfaitement à la verticale. La figure 37 montre cependant une modification des erreurs d'estimation de l'orientation corporelle lorsque les sujets sont soumis à 1.3G. Ces erreurs se font dans le sens d'une perception d'inclinaison en tangage arrière (i.e. valeurs négatives, $p < .05$). Cependant, les erreurs d'estimation sont toujours plus importantes lorsqu'elles sont réalisées à l'aide de la manette qu'en estimation verbale (-5,03 degrés pour la tâche proprioceptive et -4,5 degrés pour la tâche verbale, test-t apparié, $T = 2.99$, $p < .05$).

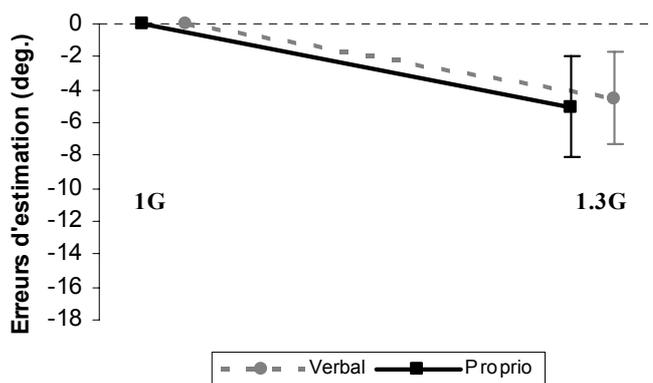


Figure 37. Erreurs d'estimation (en degrés) des tâches d'estimations corporelles (proprioceptive et verbale) en fonction de l'intensité de AGI. Les barres d'erreurs indiquent les écart-types.

Afin d'évaluer l'implication de la perception de l'orientation corporelle et de la perception égocentrée dans l'estimation d'horizon visuel en hyperpesanteur, plusieurs analyses de corrélation (Bravais-Pearson) ont été réalisées. Les résultats ont mis en évidence : *i*) une corrélation positive entre l'horizon visuel gravitaire et les estimations

corporelles proprioceptives (Bravais-Pearson, $r=.68$, $p<.05$), et *ii*) aucune corrélation entre l'horizon visuel et le 'droit devant soi' ($p>.05$). Au vue de ces résultats, il semblerait que seule l'orientation corporelle puisse rendre compte de l'amplitude des erreurs de l'horizon visuel gravitaire. Dans un environnement 1.3G, plus le sujet se sent incliné en arrière, plus il abaisse l'horizon visuel gravitaire. Cependant, une corrélation négative entre les estimations corporelles proprioceptives et le 'droit devant soi' a été mise en évidence (Bravais-Pearson, $r=-.76$, $p<.05$). Ainsi, dans un environnement 1.3G, plus les sujets se perçoivent inclinés en tangage arrière et moins le 'droit devant soi' est abaissé. De plus, une corrélation partielle entre les estimations d'horizon visuel et du 'droit devant soi' devient significative avec l'estimation de l'orientation corporelle comme facteur contrôlé ($r=.63$, $p<.05$). Ainsi, en isolant l'implication de l'orientation corporelle, plus le sujet abaisse l'horizon visuel gravitaire, plus le 'droit devant soi' est également abaissé.

- Analyse inter-groupe -

Au regard de ce dernier résultat, de nouvelles analyses ont été réalisées, reposant sur la perception de l'orientation corporelle. Les sujets ont été divisés en deux groupes. Dans le premier groupe ($n=9$), les sujets se perçoivent en position verticale (i.e. aligné sur l'accélération gravito-inertielle) quelque soit l'environnement gravito-inertiel. Dans le second groupe ($n=11$), les sujets se perçoivent à la verticale à 1G mais ils se sentaient inclinés en tangage arrière en 1.3G (moyenne d'estimation corporelle proprioceptive: $-8,2$ degrés $\pm 5,1$).

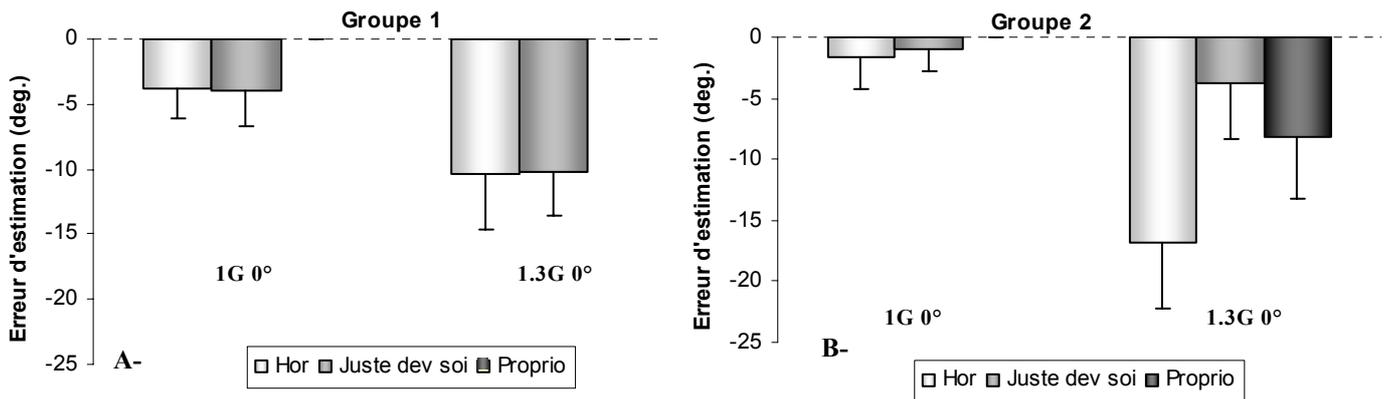


Figure 38. Erreurs d'estimation (en degrés) des tâches d'horizon, du 'droit devant soi' et d'estimation corporelle proprioceptive en fonction de l'intensité gravito-inertielle. Le groupe 1 (A) représente les sujets qui se perçoivent à la verticale quelque soit l'environnement gravitaire. Le groupe 2 (B) représente les sujets qui se sentent en position verticale en 1G et inclinés en arrière en 1.3G. Les barres d'erreurs représentent les écarts-types.

Afin d'étudier l'effet de l'intensité de AGI sur les tâches visuelles pour chacun de ces groupes, une ANOVA 2 intensités AGI (1G, 1.3G) x 2 tâches (horizon, droit devant soi) avec mesures répétées sur les deux facteurs a été réalisée sur les erreurs d'estimations pour chaque groupe séparément. Pour le groupe se sentant aligné sur la résultante gravito-inertielle (Groupe 1, Figure 38A), les estimations d'horizon visuel et du 'droit devant soi' sont confondues quelque soit l'environnement gravito-inertiel (effet AGI: $[F(1,8) = 36.5 ; p < .05]$; effet tâche, $p > .05$) et corrélent de manière positive (Bravais Pearson, $r \geq .74$, $p < .05$).

Dans le groupe de sujets se sentant en position verticale en 1G et inclinés en 1.3G (Groupe 2, Figure 38B), l'augmentation de l'intensité de AGI induit un abaissement plus important des estimations d'horizon visuel que du 'droit devant soi' (interaction G x tâche: $[F(1,10) = 31.35, p < .05]$). Si les analyses statistiques ne montrent aucune différence significative entre les estimations d'horizon et de 'droit devant soi' en 1G (test-t apparié, $p > .05$), cette différence apparaît en 1.3G (test-t apparié, $T = -5.97, p < .05$). Sachant que dans ce groupe de sujets, la perception d'inclinaison corporelle n'est pas homogène (moyenne - 9,15 degrés $\pm 5,26$), nous avons réalisé une dernière analyse pour évaluer si l'abaissement de l'horizon visuel gravitaire par rapport au 'droit devant soi' pouvait refléter la perception

d'inclinaison corporelle. Pour cela, nous avons calculé une *erreur relative* correspondant à la différence algébrique entre les ajustements d'horizon visuel et du 'droit devant soi'. La corrélation entre cette erreur relative et les erreurs d'estimation d'orientation corporelle est significative et positive (Bravais-Pearson, $r=.82$, $p<.05$) ce qui suggère que cette différence traduirait les erreurs d'inclinaison corporelle.

La table 1 résume les résultats expérimentaux de ce deuxième chapitre expérimental.

Table 1. *Estimation visuelles (Horizon et Droit devant soi) et corporelles (Proprioceptive et Verbale) en fonction de l'intensité de l'accélération gravito-inertielle pour l'ensemble des sujets et en fonction des groupes de sujets.*

Condition expérimentale	1G / 0deg			1.3G / 0deg			
	Sujets	Ensemble des sujets n = 20	Groupe 1 n = 9	Groupe 2 n = 11	Ensemble des sujets n = 20	Groupe 1 n = 9	Groupe 2 n = 11
Horizon (deg)		-2,59 (±1,23)	-3,81 (±2,24)	-1,58 (±2,63)	-13,95 (±1,34)	-10,42 (±4,15)	-16,83 (±5,45)
Droit devant soi (deg)		-2,38 (±1,11)	-3,99 (±2,67)	-1,06 (±1,67)	-6,68 (±1,38)	-10,25 (±3,39)	-3,77 (±4,5)
Estimation proprioceptive (deg)		0 (±0)	0 (±0)	0 (±0)	-5,03 (±6,03)	0 (±0)	-9,15 (±5,26)
Estimation verbale (deg)		0 (±0)	0 (±0)	0 (±0)	-4,5 (±5,6)	0 (±0)	-8,18 (±5,13)

5.3. Discussion

Le but de cette étude était d'évaluer la contribution des perceptions égocentrée et corporelle dans les erreurs d'estimation de l'horizon visuel en milieu gravito-inertiel supérieur à 1G. Notre étude montre que les sujets réalisent plus d'erreurs d'estimation de l'horizon visuel gravitaire lors d'un changement d'intensité de AGI. L'augmentation de l'intensité de AGI induit un abaissement de l'horizon visuel gravitaire (i.e. illusion d'élévation). Cet abaissement peut être lié au fait qu'une cible objectivement en face de soi peut paraître plus élevée que sa position réelle en hyperpesanteur (Cohen, 1973b, 1992, 1996). En effet, une augmentation de l'intensité de AGI induit un abaissement du 'droit

devant soi' lorsque le sujet est aligné sur la résultante gravito-inertielle. Ces jugements visuels dépendent d'une part de l'orientation des yeux par rapport à la tête et d'autre part de la localisation de la stimulation rétinienne (Cohen, 1973b). Puisque la position de repos est altérée en milieu d'hyperpesanteur du fait des réflexes otolithico-oculomoteur (Cohen, 1973b, 1992, 1996), ces réflexes pourraient être considérés dans l'explication de cet abaissement.

Cependant, alors que l'horizon visuel et le 'droit devant soi' sont confondus en 1G, une augmentation de l'intensité de AGI induit un abaissement plus important pour l'horizon visuel que pour le 'droit devant soi'. L'élévation du 'droit devant soi' par rapport à l'horizon visuel est généralement interprétée comme une inclinaison corporelle vers l'arrière (Howard et Templeton, 1966, cf. Figure 39).

Dans notre étude, ce résultat pourrait correspondre à une mauvaise perception de l'orientation corporelle résultant d'une force de cisaillement excessive appliquée au niveau des organes otolithiques (Schöne, 1964 ; Welch et al., 1996 ; Jia et al., 2002). Dans ce sens, l'augmentation de l'intensité de AGI induit une perception d'inclinaison corporelle vers l'arrière, et ce, que l'estimation corporelle soit réalisée de manière proprioceptive ou verbale. De plus, la perception d'inclinaison est stable en hyperpesanteur comme l'indique l'absence d'effet des essais pour l'estimation verbale ou la faible variabilité intra-individuelle pour l'estimation proprioceptive. La différence observée entre les estimations d'orientation corporelle proprioceptive et verbale pourrait être liée d'une part, au fait que les sujets semblent seulement capable d'estimer verbalement les inclinaisons corporelles avec une précision d'une valeur de 5 et ses multiples, et d'autre part, à la difficulté qu'il y a à reproduire un même angle avec la manette. Cependant, quelque soit la procédure, l'amplitude de l'estimation de l'orientation corporelle est plus faible que l'amplitude des erreurs dans l'ajustement de l'horizon visuel gravitaire.

Dans l'ensemble, nos résultats montrent que ni les erreurs de perception de l'inclinaison corporelle, ni les erreurs de perception égocentrée ne peuvent rendre compte isolément de l'illusion d'élévation. Cependant, deux tendances ont été observées chez les sujets, tendances reposant sur la perception de l'orientation corporelle en hyperpesanteur. D'une part, les sujets qui se perçoivent à la verticale présentent des erreurs de plus grande amplitude dans l'estimation du 'droit devant soi' par rapport aux sujets se percevant incliné. Une expérience complémentaire a été réalisée chez 10 sujets pour tenter de comprendre l'origine de cette différence dans la localisation égocentrée. Il a été demandé à ces sujets d'ajuster une cible lumineuse 'droit devant soi' en étant incliné en tangage arrière de 0 et 10 degrés en 1G. Cette valeur de 10 degrés correspond approximativement à la moyenne des erreurs dans l'estimation de l'orientation corporelle en 1.3G pour le groupe se percevant incliné. Ces résultats complémentaires montrent qu'une inclinaison réelle en tangage arrière induit une élévation du 'droit devant soi'. Ceci suggère que la mauvaise perception du corps dans l'espace influence le 'droit devant soi' en 1.3G. D'autre part, les sujets qui se perçoivent à la verticale en hyperpesanteur présentent moins d'erreurs dans l'ajustement de l'horizon visuel gravitaire que les sujets qui se perçoivent inclinés. Cependant, en isolant l'estimation de la localisation visuelle égocentrée, la mauvaise perception d'orientation corporelle apparaît comme une source d'imprécision pour l'horizon visuel gravitaire.

Dans l'obscurité, afin de déterminer l'horizon, un sujet doit utiliser l'information à partir de sources qui spécifient l'orientation de la tête par rapport à la gravité (i.e. composante exocentrée). Cependant, le jugement de l'horizon au niveau des yeux nécessite également que le sujet sélectionne parmi tous les plans horizontaux celui qui est au niveau des yeux (i.e. composante égocentrée). Ainsi, ajuster une cible visuelle à l'horizon n'est pas une tâche purement directionnelle puisqu'elle nécessite le calcul d'un angle (i.e.

horizontal) et de la position linéaire (i.e. hauteur) d'un point dans l'espace (Howard et Templeton, 1966). Le sujet doit également utiliser l'information qui spécifie l'axe du regard par rapport à la tête (Stoper et Cohen, 1986). Par conséquent, notre étude met en évidence un effet couplé de la perception de l'orientation du corps et de la perception égocentrée dans l'estimation de l'horizon visuel gravitaire. D'une part, la mauvaise perception de l'horizon reflète une sensation d'inclinaison en tangage arrière illusoire. D'autre part, les résultats suggèrent également que les ajustements sont réalisés à partir de la localisation où la cible lumineuse semble correspondre au 'droit devant soi'. Ces deux types d'erreur perceptive en hyperpesanteur peuvent être considérées comme résultant d'une force de cisaillement excessive agissant sur les organes otolithiques. Cependant, alors qu'une stimulation atypique des organes à otolithes induit un abaissement de la perception du plan transverse des yeux chez tous les sujets, certains sujets se perçoivent à la verticale. Ceci suggère que ces sujets perçoivent correctement la nouvelle verticale correspondant à la résultante AGI.

Bien que l'activité vestibulaire soit nécessaire pour l'illusion d'élévation (Cohen, 1973b), les gravicepteurs extravestibulaires peuvent jouer un rôle crucial dans l'amplitude de l'illusion en relation avec le jugement du degré de l'inclinaison corporelle. Les différences inter-individuelles dans la perception de l'orientation du corps peuvent être en partie imputables à l'utilisation des informations somesthésiques. En effet, le système somesthésique fournit des informations sur l'orientation du corps dans l'espace, notamment en réponse à la résultante gravito-inertielle. Il a été mis en évidence une estimation semblable de l'inclinaison corporelle pour les sujets vestibulo-lésés et les sujets normaux qu'ils soient inclinés par rapport à la gravité (Ito et Gresty, 1997 ; Bringoux et al., 2002) ou par rapport à la résultante AGI (Clark et Graybiel, 1966b). Ce constat suggère une contribution des gravicepteurs extravestibulaires dans la perception de l'inclinaison

corporelle. Dans notre étude, l'intensité et la direction de AGI ne sont pas constantes le long de l'axe Z du corps. Au niveau de la position moyenne des gravicepteurs, localisés par Mittelstaedt (1996) au niveau de la dernière côte, la résultante AGI était de 1.6G (\pm 0.03G selon la taille des sujets). Ainsi, la différence dans l'amplitude et la direction de la stimulation des gravicepteurs somesthésiques pourrait participer aux différences inter-individuelles dans la perception de l'orientation corporelle.

Les deux chapitres suivants tenteront d'apporter une réponse à ces questions en étudiant l'implication des informations somesthésiques vs. otolithiques dans la perception visuelle de l'horizon en milieu d'hyperpesanteur.

Chapitre 6

ROLE DE LA SENSIBILITE OTOLITHIQUE DANS LA PERCEPTION VISUELLE DE L'HORIZON EN MILIEU D'HYPERPESANTEUR

Alors que l'illusion d'élévation met en évidence l'effet de l'intensité de AGI sur l'horizon visuel gravitaire (Niven et al, 1963 ; Correia et al., 1968 ; Cohen et al., 2001), l'illusion oculogravique, quant à elle, met en évidence l'effet d'une modification à la fois de l'intensité et de la direction de AGI sur l'horizon visuel gravitaire (Graybiel, 1952 ; Graybiel et Clark, 1965 ; Clark et Graybiel, 1966b ; Raphel et al., 1994 ; Carriot et al., 2006) L'illusion d'élévation résulte d'une accélération sur l'axe Z (accélération $+G_z$, accélération inertielle de la tête vers les pieds) du sujet lorsqu'il est aligné sur AGI, tandis que l'illusion oculogravique est classiquement mesurée lors d'une accélération linéaire vers l'avant (accélération $+G_x$) lorsque le sujet reste aligné sur la verticale gravitaire (Figure 39). Dans les deux cas, l'augmentation de l'intensité et/ou de l'orientation de la résultante gravito-inertielle vont dans le sens d'un abaissement de l'horizon visuel gravitaire. Ces illusions sont décrites dans la littérature comme étant d'origine otolithique.

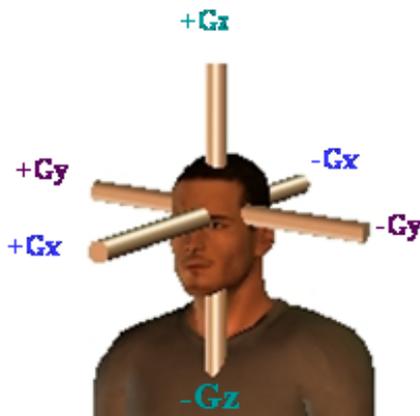


Figure 39. Illustration des accélérations selon les axes X-Y-Z. Lorsque le sujet reste aligné sur la Gravité, une accélération $+G_x$ représente une accélération vers l'avant (selon l'axe X). Lorsque le sujet reste aligné sur la résultante AGI, une accélération G_z représente une accélération sur l'axe Z du sujet.

Il existe de fortes variabilités inter-individuelles dans l'intensité de ces erreurs d'estimation d'horizon visuel. Ainsi, Carriot et collaborateurs (2005) ont montré une

moins intense, voire une absence pour les plus faibles accélérations, de ces illusions chez des experts spatiaux (trampolinistes). Ces différences comportementales pourraient s'expliquer par la plus grande efficacité du traitement des informations vestibulaires chez les experts spatiaux qui a été mise en évidence notamment grâce aux analyses des réflexes vestibulo-oculaires (cf. 3.3).

L'objectif de ce chapitre est d'aborder les différences interindividuelles dans l'estimation de l'horizon gravitaire dans une population de sujets non-experts spatiaux sous l'angle des différences au niveau de la sensibilité otolithique. Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, l'horizon visuel gravitaire peut être défini comme une combinaison de la référence égocentrée ('droit devant soi') et de l'orientation corporelle. Le second objectif de ce travail expérimental sera d'appréhender l'implication des différences otolithiques dans ces deux composantes de l'horizon visuel gravitaire.

6.1. Méthode

Dans notre étude, l'accélération linéaire nécessaire à l'apparition des illusions d'élévation et oculogravique a été réalisée grâce à la centrifugeuse. Les propriétés otolithiques ont été étudiées grâce au test de rotation autour d'un axe incliné par rapport à la gravité (i.e. RAIG). Tous les sujets ont d'abord réalisé le test en centrifugeuse puis le test otolithique. Quinze jours, au minimum, séparaient les deux tests expérimentaux.

- Sujets -

28 sujets ont participé volontairement à cette expérience (treize femmes et quinze hommes, d'une moyenne d'âge de 28,1 ans \pm 4,89). Tous les sujets étaient sains (bonne acuité visuelle, aucun trouble vestibulaire et somesthésique apparent) et n'étaient pas

considérés comme des experts spatiaux. Quatre des 28 sujets ont été malades lors de la session RAIG (i.e. apparition de cinétose empêchant la poursuite de la session expérimentale). Leurs enregistrements ayant été interrompus, ils n'ont pu être analysés. Nos analyses ne se sont donc portés que sur 24 sujets.

- Mesures de l'horizon visuel et du 'droit devant soi' en milieu d'hyperpesanteur -

Matériel

La centrifugeuse utilisée pour modifier l'environnement gravito-inertiel était celle décrite dans le premier chapitre expérimental. Dans cette étude, le siège était positionné à 100 centimètres de l'axe de rotation, les sujets étant dos (i.e. illusion d'élévation) ou face à l'axe de rotation (i.e. illusion oculogravique, Figure 40). La vitesse de rotation de la centrifugeuse était modulée afin d'appliquer 1.3G au système otolithique des sujets (vitesse de rotation de $164 \text{ deg}\cdot\text{sec}^{-1}$). Les sujets étaient alignés sur la résultante AGI (i.e. illusion d'élévation), ou restaient alignés sur la gravité (i.e. illusion oculogravique) pendant la rotation de la centrifugeuse. Les deux sessions expérimentales (illusion d'élévation vs. oculogravique) étaient contrebalancées selon les sujets et réalisées lors de sessions séparées.

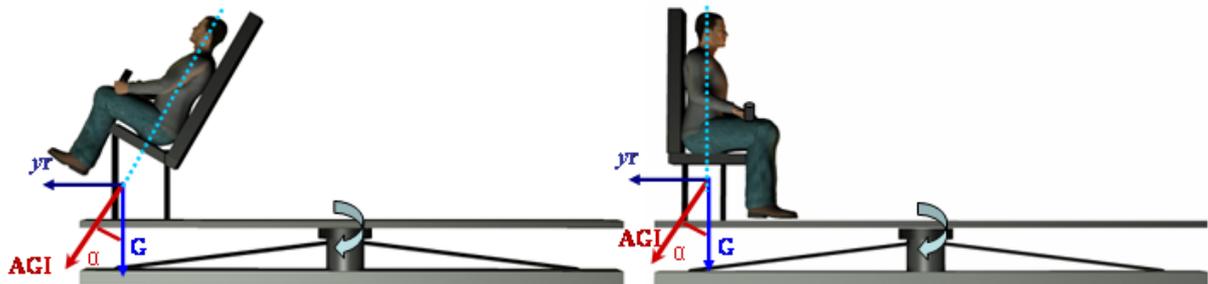


Figure 40. Conditions expérimentales en milieu d'hyperpesanteur. Afin de simuler un alignement du sujet par rapport à la résultante AGI, le sujet est incliné de 40 degrés par rapport à G (partie gauche de la figure, illusion d'élévation). Lorsque le sujet reste aligné sur la gravité, la résultante AGI produit un angle d'inclinaison simulé de 40 degrés (partie droite de la figure, illusion oculogravique).

Les sujets devaient réaliser trois tâches : (1) diriger leur regard à l'horizon visuel gravitaire (i.e. plan horizontal passant au niveau des yeux et étant perpendiculaire à la

gravité), (2) diriger leur regard ‘droit devant soi’ (i.e. plan horizontal passant au niveau des yeux et étant perpendiculaire à l’axe Z du sujet), (3) reporter verbalement leur perception d’orientation corporelle. Les deux tâches de direction du regard étaient contrebalancées selon les sujets. La tâche d’estimation corporelle était toujours présentée à la fin des tâches de direction du regard afin de ne pas influencer les réponses en fonction de l’estimation de l’orientation corporelle.

Pour l’analyse de la direction du regard, nous avons utilisé un système vidéo-oculographe SMI-VOG 3D (SMI, SensoMotoric Instruments, Allemagne). Le système VOG était composé de deux caméras vidéo à infrarouge, embarquées sur un masque léger (Figure 40, partie gauche de la figure). Il était ajusté à la tête du sujet de manière à ce que le masque soit fixe et immobile. Les deux caméras vidéo étaient positionnées latéralement et enregistraient les mouvements oculaires via deux réflecteurs placés en face des yeux, ce qui laissait un champ visuel maximal de 75 degrés de droite à gauche et de 25 degrés vers le haut et de 40 degrés vers le bas. Les caméras étaient ajustées horizontalement et verticalement grâce à des vis micrométriques. En plus du maintien sur le visage du sujet, le masque était fixé au siège à l’aide de trois bandes élastiques permettant une stabilité et une immobilité de l’ensemble tête-masque-siège. Les mesures de direction du regard se réalisant dans le noir, trois diodes infrarouges (LED de 880 à 950 nm) étaient disposées de manière concentrique avec les caméras optiques. Le casque VOG était connecté à un PC via des connectiques vidéo. Les signaux VOG étaient traités sur ce PC (échantillonnage à 50 Hz) et enregistrés à la fois sur le disque dur d’un PC et sur un enregistreur numérique (DVD-Cam) pour les extractions et analyses de données (Figure 41, partie centrale de la figure).



Figure 42. Montage expérimental pour l'analyse des mouvements oculaires : A- Photo du casque permettant l'enregistrement des mouvements oculaires, B- Le PC et le magnétoscope permettant l'enregistrement et l'extraction des données, C- Exemple de tracé de mouvements oculaires (i.e. direction de regard en centrifugeuse, durée de 10 secondes) analysé avec le logiciel SAMO.

Le logiciel SMI permettait, à partir de la détection du contour de la pupille sur les images vidéo, de convertir les images vidéo de chaque œil en coordonnées angulaires horizontales et verticales en degrés. Les données des différentes parties du protocole étaient ensuite importées dans le logiciel SAMO (logiciel d'analyse des mouvements oculaires, réalisé par Denise en 1996) pour procéder au traitement et à l'analyse de données (Figure 41, partie droite de la figure). L'analyse des données de mouvements oculaires était réalisée grâce au logiciel SAMO dans lequel les fixations du regard (i.e. tâches de direction de regard) étaient repérées grâce à une détection manuelle.

Pour obtenir la localisation exacte des fixations oculaires, une calibration VOG devait être réalisée avant chaque session expérimentale. Cette calibration consistait en des points de fixation oculaire (durée de 2 secondes) obtenues avec des cibles visuelles (LEDs) à des angles de 15 degrés vers la droite, la gauche, vers la haut et le bas ainsi qu'un point de fixation central.

Afin de vérifier si la tâche de direction du regard rend compte de la tâche visuelle estimée habituellement avec une diode, une étude préliminaire, a été réalisée sur 8 de nos sujets. Dans cette étude, nous avons utilisé le panneau de diode décrit dans le premier chapitre expérimental.

Procédure expérimentale

Une fois le sujet installé dans la centrifugeuse face à l'axe de rotation pour l'illusion oculogravique (ou dos à l'axe pour l'illusion d'élévation), le réglage du masque VOG était réalisé (précision et netteté de l'image). La calibration des mouvements oculaires était ensuite réalisée (i.e. le *point 0* représente le point situé entre les yeux du sujet). Les lumières de la salle expérimentale étaient éteintes et, après deux minutes, le sujet devait réaliser cinq essais, tout en restant en position verticale et sans rotation de la centrifugeuse. Pour chaque essai, un *bip* donnait le signal au sujet d'ouvrir les yeux et de diriger son regard à l'horizon visuel gravitaire (ou 'droit devant soi'). Le sujet devait fixer la direction choisie pendant 2 secondes (bip de 2 secondes indiquant la durée de fixation oculaire) et valider la position oculaire avec un bouton-poussoir. A la suite de cette validation, le sujet devait effectuer une suite de saccades oculaires (vers le haut, vers le bas, vers la gauche, et vers la droite) afin d'éviter l'apprentissage de la position oculaire validée. A la fin des cinq essais à l'horizon (ou 'droit devant soi'), le sujet devait réaliser les cinq essais 'droit devant soi' (ou à l'horizon). Ces essais étaient suivis de l'estimation verbale de la perception d'orientation corporelle. Une fois les estimations en normo-gravité achevées, la centrifugeuse débutait sa rotation avec une accélération de 1 deg.s^{-2} jusqu'à atteindre la vitesse constante de 164 deg.s^{-1} (AGI = 1.3G). Le siège était graduellement incliné et aligné sur AGI pour l'illusion d'élévation ou était maintenu à la verticale pour l'illusion oculogravique. Après deux minutes de rotation à vitesse constante, le sujet réalisait cinq essais de direction du regard pour chaque tâche, et reportait l'orientation de son orientation corporelle. La rotation de la centrifugeuse était ensuite arrêtée graduellement (décélération de 1 deg.s^{-2}) et le siège retournait à sa position initiale verticale (pour l'illusion d'élévation).

Concernant l'étude préliminaire (i.e. 8 des 28 sujets utilisant la diode), la mise en place de la diode était identique au chapitre précédent. La procédure expérimentale était identique à celle utilisée avec les tâches de direction du regard.

Variable dépendante

Cette première partie de l'étude était composée de deux intensités AGI (1G, 1.3G), deux types d'illusions (élévation, oculogravique) et deux tâches (horizon, droit devant soi). Chaque session expérimentale étant composée de cinq essais, cette étude comprenait 40 essais au total.

Les ajustements de la direction du regard étaient donnés en angle visuel par rapport au *point 0* de la calibration. La mesure retenue pour chaque condition expérimentale était la moyenne des cinq essais. La variable dépendante était la différence algébrique ε entre la moyenne des erreurs lors d'une condition d'accélération (δ_2) et la moyenne des erreurs δ_1 mesurée lorsque le sujet était à l'arrêt: $\varepsilon = \delta_2 - \delta_1$. La valeur de ces erreurs d'estimation était positive lorsque les ajustements sont situés au-dessus de la référence, et négative lorsque les ajustements sont effectués en dessous.

- Mesures des propriétés otolithiques -

Matériel

Le test utilisé pour étudier les propriétés otolithiques des sujets était le test de rotation à vitesse constante autour d'un axe incliné par rapport à la gravité (RAIG) qui permet, en condition d'obscurité totale, d'analyser le réflexe otolithico-oculaire (ROO). Ce test est couramment utilisé chez l'Homme et l'animal (Guedry, 1965 ; Benson et Bodin, 1966 ; Janeke et al., 1970 ; Cohen et al., 1981 ; Raphan et al., 1981 ; Cohen et al., 1983 ;

Darlot et al., 1988 ; Denise et al., 1988 ; Furman et Baloh, 1992 ; Angelaki et Hess, 1996a-b ; Kushiro et al., 2002). La rotation autour d'un axe incliné par rapport à la gravité consiste à faire tourner un sujet autour de l'axe Z alors que cet axe n'est pas aligné avec la gravité. Lors de ce test de rotation à vitesse constante, les canaux semi-circulaires ne sont plus stimulés au bout d'une minute. Cependant, le vecteur gravitaire stimule les cellules ciliées des macules otolithiques. La réponse oculaire observée est constituée d'un nystagmus qui perdure durant toute la stimulation (Guedry, 1965 ; Benson et Bodin, 1966). La vitesse des phases lentes des mouvements oculaires d'origine otolithique s'établit selon un décours sinusoïdal (Figure 43).

Le matériel utilisé dans cette seconde partie d'expérience était un fauteuil rotatoire, ayant une vitesse de rotation pouvant atteindre 60 deg.s^{-1} (jusqu'à 100 deg.s^{-2} d'accélération) et s'inclinant jusqu'à 15 degrés. Le fauteuil était placé au centre d'une pièce où l'obscurité complète est faite. Le sujet était sanglé sur le fauteuil par des ceintures de sécurité ne permettant aucun déplacement du corps. Compte tenu de la durée d'expérience (15 minutes) et afin de limiter l'apparition des cinétoses chez les sujets, le test RAIG a été réalisé uniquement en rotation dans le sens horaire (i.e. sens de rotation similaire à celui de la centrifugeuse). La consigne donnée au sujet était de rester immobile en maintenant les yeux ouverts en fixant devant soi de manière naturelle.

L'enregistrement des mouvements oculaires était réalisé avec le masque VOG décrit précédemment. La réponse otolithique a été étudiée selon deux paramètres physiologiques (Figure 42) : *i*) la *composante continue* (ou *biais*), et *ii*) *l'amplitude de modulation* (Guedry, 1965 ; Benson et Bodin, 1966 ; Kushiro et al, 2002). La composante continue ou biais est défini comme une vitesse moyenne oculaire non nulle de direction opposée à la vitesse de la tête. Le biais reflète l'estimation de la vitesse de rotation du système vestibulaire à partir d'une stimulation otolithique. Ainsi, le test RAIG provoque

l'activation séquentielle des cellules ciliées par réorientation permanente de la tête par rapport à la gravité et cette activité est convertie en un signal de vitesse de rotation par le système vestibulaire central très probablement en utilisant le système de stockage de vitesse (Raphan et al, 1981 ; Cohen et al, 1983 ; Dai et al, 1994 ; Kushiro et al, 2002). L'amplitude de la modulation autour de la vitesse moyenne représente l'activation otolithique compensant les translations et inclinaisons perçues de la tête (Raphan et al, 1981 ; Cohen et al, 1983 ; Dai et al, 1994 ; Kushiro et al, 2002).

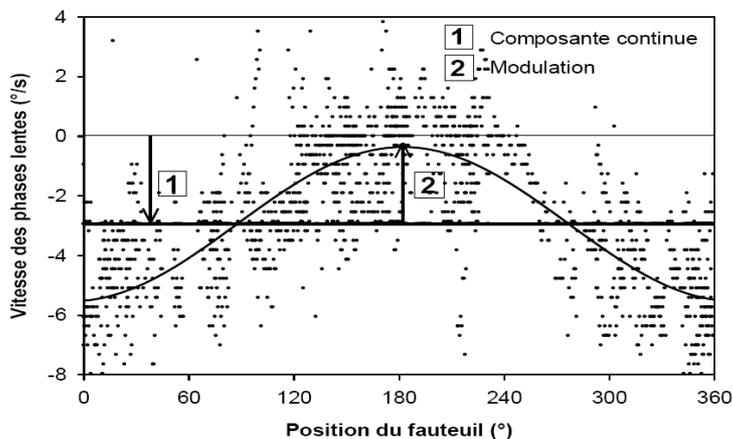


Figure 42. Tracé de la vitesse des phases lentes du nystagmus otolitho-oculaire horizontal (deg.s^{-1}) lors d'un test RAIG avec une rotation de chaise de 60 deg.s^{-1} autour d'un axe incliné par rapport à la Gravité de 15 degrés. L'ajustement d'une sinusoïde permet le calcul de la composante continue (1) et de la modulation (2) du ROO. D'après Tanguy, 2008.

L'analyse des données de mouvements oculaires était réalisée grâce au logiciel SAMO. La première étape de l'analyse du nystagmus du réflexe otolithico-oculaire était le calcul de la vitesse des mouvements oculaires, réalisée numériquement par un filtre différentiateur (pas de 50 ms, Bahill et McDonald, 1983). Les phases lentes étaient repérées par la suite selon deux étapes: une détection automatique et une correction manuelle (i.e. les marqueurs de phases lentes posés automatiquement étaient vérifiés manuellement et corrigés si nécessaire). Les coordonnées vidéo utilisées dans notre étude étaient telles qu'un mouvement oculaire horizontal vers la gauche représentait par un signe positif, et un mouvement oculaire vers la droite correspondait à un signe négatif.

Procédure expérimentale

Après l'installation du sujet dans le fauteuil, le réglage du masque VOG était réalisé (précision et netteté de l'image). Une fois la séquence de calibration achevée, les lumières de la salle de laboratoire étaient éteintes, la chaise était accélérée autour de l'axe vertical (Figure 43), jusqu'à une vitesse constante de 60 deg.s^{-1} (accélération 100 deg.s^{-2}) : c'est la phase pré-rotatoire. Après 90 secondes de rotation à vitesse constante, la réponse canaliculaire était terminée. L'axe de rotation du fauteuil était alors incliné d'un angle de 12 degrés en 4 secondes : c'est la phase inclinaison-croissance, correspondant à l'augmentation des réponses otolithiques (120 secondes). Cette vitesse de rotation et cet angle d'inclinaison ont été choisis afin de limiter l'apparition des cinétoses (i.e. nausées) chez les sujets (Denise et al., 1996). Par la suite, les réponses otolithiques constantes étaient enregistrées pendant 120 secondes (à raison d'un cycle toutes les 6 secondes, 20 cycles mesurés au total) : c'est la phase de plateau. La chaise était ensuite inclinée de nouveau dans sa position de départ, en rotation autour de l'axe vertical : c'est la phase de décroissance, correspondant à la décroissance des réponses otolithiques (90 secondes). Finalement, la chaise s'arrêtait : c'est la phase post-rotatoire. L'enregistrement des mouvements oculaires s'arrêtait à la fin des mouvements nystagmiques post-rotatoires du sujet. La session expérimentale était immédiatement stoppée en cas de cinétose du sujet. Seules les données du RAIG-plateau ont été analysées dans notre étude.

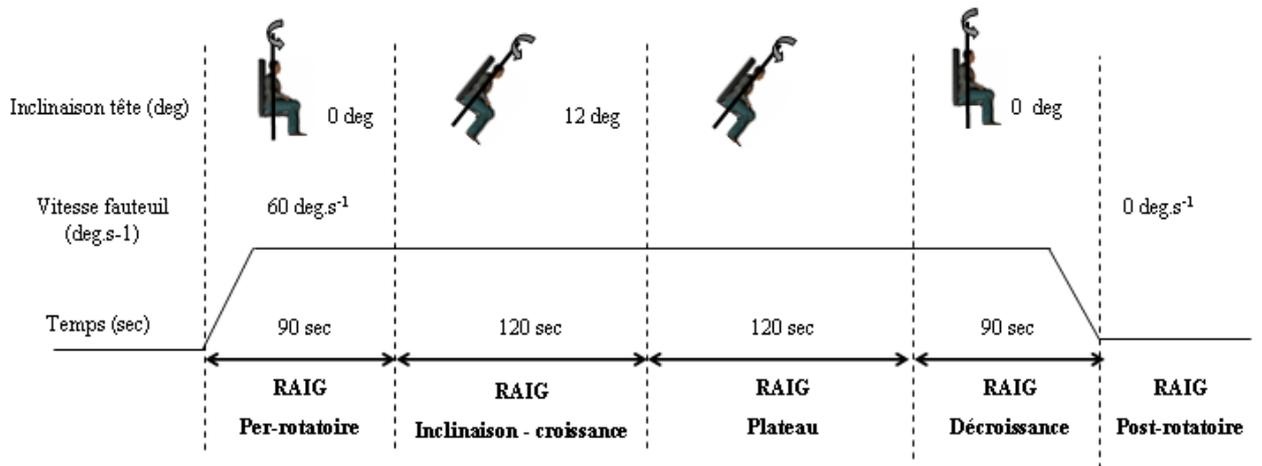


Figure 43. Représentation schématique de la stimulation par rotation autour d'un axe incliné de 12 degrés par rapport à la gravité (RAIG) avec un départ et un arrêt en position verticale.

Variable dépendante

Les variables dépendantes de cette étude étaient les données de vitesse horizontales (deg.s^{-1}) concernant le biais et la modulation.

6. 2. Résultats

- Diode vs. Direction du regard -

La figure 44 montre des ajustements similaires de la diode et de la direction du regard que ce soit pour l'horizon visuel gravitaire ou le 'droit devant soi' (test-t apparié, $p > .05$).

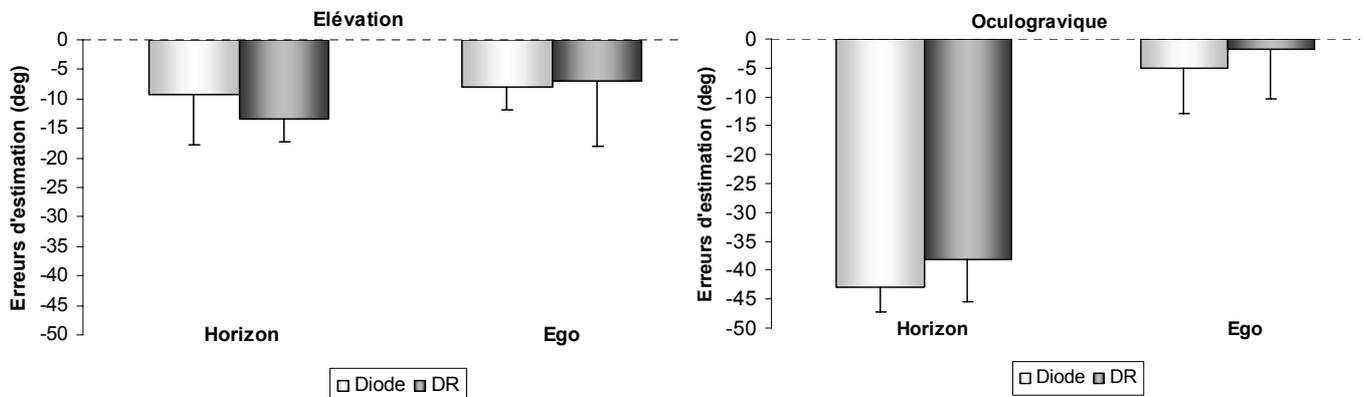


Figure 44. Erreurs d'estimation (en degrés) de l'horizon visuel gravitaire et du 'droit devant soi' (Ego) réalisées avec la diode ou la direction du regard (DR) en fonction des illusions d'élévation (partie gauche de la figure) et oculogravique (partie droite de la figure).

Les estimations d'horizon gravitaire réalisées avec la diode vs. direction du regard corrélaient de manière positive pour l'illusion d'élévation (Bravais-Pearson, $r=.74$, $p<.05$) dans le sens où plus le sujet abaisse l'horizon gravitaire avec la diode, plus il l'abaisse avec la direction du regard. Cependant, les analyses statistiques ne montrent aucune corrélation entre les deux moyens d'estimation de l'horizon visuel pour l'illusion oculogravique ($p>.05$).

Dans l'ensemble, cette étude préliminaire montre que les estimations de l'horizon visuel gravitaire et du 'droit devant soi' ne sont pas différentes, qu'elles soient réalisées avec la diode ou la direction du regard.

- Direction du regard : illusion d'élévation et oculogravique -

Concernant l'illusion d'élévation, la figure 45 montre un abaissement des estimations de l'horizon visuel et du 'droit devant soi', ainsi qu'une perception d'inclinaison en tangage arrière en milieu d'hyperpesanteur. L'abaissement est plus important pour l'horizon visuel (-17,32 degrés) que pour les estimations égocentrées (-9,74 degrés, test-t apparié, $T=3.2$, $p<.05$). Ces deux tâches ne corrélaient pas entre elles ($p>.05$). Cependant, comme nous l'avons observé dans le chapitre 5 lorsqu'il s'agissait d'ajuster une diode sur l'horizon ou 'droit devant soi', cette corrélation devient significative lorsque l'on considère l'estimation corporelle comme facteur contrôle ($r=.51$, $p<.05$). Pour évaluer si l'abaissement de l'horizon visuel gravitaire par rapport au 'droit devant soi' pouvait refléter la perception d'inclinaison corporelle, nous avons calculé une *erreur relative* correspondant à la différence algébrique entre les ajustements d'horizon visuel et du 'droit devant soi'. La corrélation entre cette erreur relative et les erreurs d'estimation corporelle est significative et positive (Bravais-Pearson, $r = .69$, $p<.05$). Comme nous l'avons suggéré dans le chapitre 5,

la différence entre les estimations d'horizon visuel et les estimations égocentrées reflèterait la perception d'inclinaison corporelle du sujet.

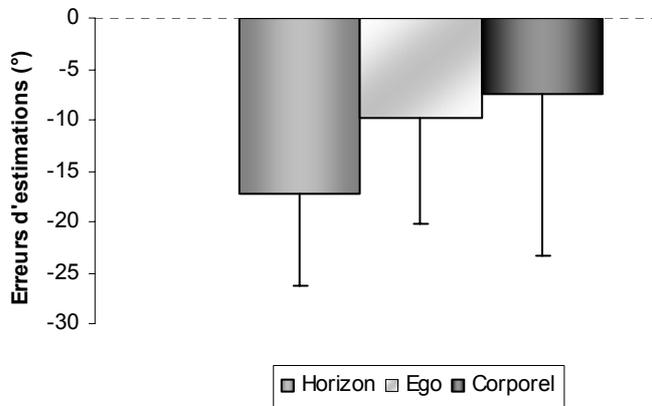


Figure 45. Erreurs d'estimations (en degrés) de l'horizon visuel gravitaire, du 'droit devant soi' (Ego) et de l'estimation corporelle verbale lors de l'illusion d'élévation. Les barres d'erreurs représentent les écart-types.

Lorsque le sujet reste aligné sur la gravité, l'accélération radiale produite par centrifugation induit un déplacement de l'horizon visuel dans la direction de AGI (Figure 46). Cependant, le 'droit devant soi' ne présente aucun biais systématique, suggérant une absence d'effet de l'augmentation de l'intensité et de la direction de AGI. Bien que corrélées (Bravais-Pearson, $r=0.49$, $p<0.05$), la perception de l'horizon gravitaire et la référence égocentrée ne sont pas confondues ($-33,78$ et $0,07$ degrés pour les estimations de l'horizon et du 'droit devant soi' respectivement, test-t apparié, $T=-9.78$, $p<0.05$). Par ailleurs, les sujets se sentiraient inclinés en tangage arrière, d'un angle égal à l'inclinaison de la direction de AGI par rapport à G (moyenne $-45,21$ degrés $\pm 17,3$; comparaison -40 degrés correspondant à la valeur de l'angle d'inclinaison de AGI). Il existe également une corrélation positive entre l'erreur relative (i.e. différence algébrique entre les estimations d'horizon et la référence égocentrée) et l'estimation corporelle (Bravais-Pearson, $r = 0.69$, $p<0.05$). Ce résultat va dans le sens de la littérature : une accélération linéaire constante vers l'avant crée une sensation d'inclinaison arrière en tangage par rapport à la résultante gravito-inertielle, entraînant un abaissement correspondant de l'horizon visuel gravitaire (illusion oculogravique).

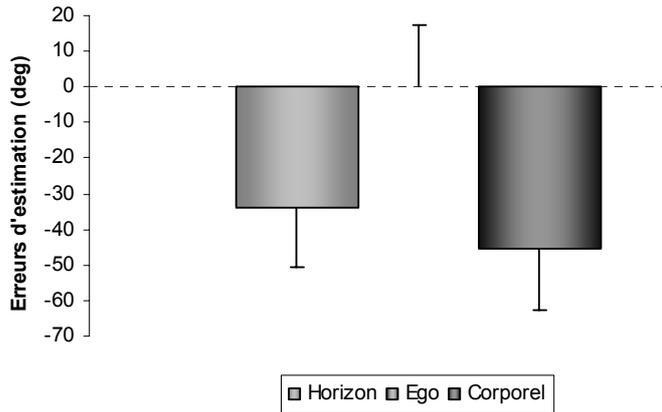


Figure 46. Erreurs d'estimations (en degrés) de l'horizon visuel gravitaire, du 'droit devant soi' (Ego) et de l'estimation corporelle lors de l'illusion oculogravique. Les barres d'erreurs représentent les écarts-types.

- Analyse des propriétés otolithiques -

La valeur moyenne pour l'ensemble de la population est de $2,17 \text{ deg.s}^{-1}$ ($\pm 1,89$) pour le biais de vitesse horizontale et de $1,44 \text{ deg.s}^{-1}$ ($\pm 0,93$) pour la modulation de vitesse horizontale. Nos résultats obtenus lors du test RAIG correspondent aux normes rencontrées dans la littérature (Darlot et al., 1988 ; Quarck et al., 1988 ; Tanguy et al., 2008 ; Ventre-Dominey et al., 2008).

- Analyse des tâches de direction du regard en fonction des propriétés otolithiques -

Concernant l'illusion d'élévation, nos résultats montrent une corrélation positive entre le biais de vitesse horizontale et (1) les estimations de l'horizon visuel (Bravais-Pearson, $r=.46$, $p<.05$), (2) les estimations du 'droit devant soi' (Bravais-Pearson, $r=.45$, $p<.05$). Moins le sujet abaisse l'horizon visuel gravitaire et le 'droit devant soi', plus le biais de vitesse horizontale est positif. La méthodologie utilisée lors du test RAIG stipule qu'un mouvement oculaire vers la gauche est représenté par un signe positif. Notre test RAIG s'étant déroulé en rotation dans le sens horaire (i.e. vers la droite), le biais de vitesse horizontale peut donc être considéré comme compensateur lorsque ses valeurs sont positives. Les analyses ne mettent en évidence aucune relation entre les estimations

visuelles et la modulation de vitesse horizontale ($p > .05$). Enfin, les estimations verbales d'orientation corporelle lors de l'illusion d'élévation, ne sont pas significativement corrélées avec les propriétés otolithiques ($p > .05$). Ainsi, notre étude montre qu'un biais de vitesse horizontale compensateur s'accompagne d'une moindre intensité des illusions visuelles engendrées par un milieu d'hyperpesanteur.

Concernant l'illusion oculogravique, nos résultats ne montrent aucune corrélation avec les propriétés otolithiques et les estimations de direction du regard ($p > .05$) que ce soit pour les estimations d'horizon visuel gravitaire ou les estimations du 'droit devant soi'. De plus, les résultats ne montrent aucune corrélation entre les estimations d'orientation corporelle et les propriétés otolithiques ($p > .05$).

6. 3. Discussion

L'objectif principal de cette étude était d'évaluer l'implication des propriétés otolithiques dans l'estimation de l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur, en particulier d'un point de vue des différences inter-individuelles.

La mesure de l'intensité des illusions d'élévation et oculogravique choisie dans ce chapitre était l'ajustement de la direction du regard et non l'ajustement d'une diode généralement utilisé dans la littérature. La modification de l'intensité et/ou de la direction de AGI a cependant des effets semblables sur ces deux tâches psychophysiques. Par ailleurs, comme nous l'avons observé dans le chapitre 5, l'abaissement de l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur reflète d'une part une sensation d'inclinaison en tangage arrière illusoire et d'autre part des erreurs de localisation du 'droit devant soi'.

De fortes différences interindividuelles sont observées dans notre population que ce soit au niveau de l'intensité de l'illusion oculogravique ou d'élévation. Cependant, seule l'illusion d'élévation corrèle avec les propriétés otolithiques mises en évidence dans le test

RAIG. Ainsi, notre étude montre qu'un biais de vitesse horizontale compensateur s'accompagne d'une moindre intensité de l'illusion d'élévation. Cependant, une analyse de corrélation partielle met en évidence que les erreurs d'ajustement du regard au 'droit devant soi' sont responsables de la corrélation observée entre l'illusion d'élévation et le biais de vitesse horizontale. En effet, la corrélation entre l'intensité de l'abaissement de l'horizon visuel gravitaire et le biais de vitesse horizontale disparaît ($p > .05$) lorsque la direction du 'droit devant soi' est contrôlée. Ainsi, des différences au niveau de la fonction des propriétés otolithiques engendrent des différences comportementales en milieu d'hyperpesanteur dans une population de sujets non-experts spatiaux. Cependant, elles ne s'expriment qu'au niveau égocentré (le 'droit devant soi') et non exocentré (perception de son corps dans l'espace).

Enfin, alors que les résultats mettent en évidence des corrélations entre les propriétés otolithiques et les estimations réalisées lors de l'illusion d'élévation, aucun lien n'a été mis en évidence entre les propriétés otolithiques et les estimations réalisées lors de l'illusion oculogravique. Bien que ces deux illusions soient associées à une intensité de AGI identique (1.3G), la direction de la résultante gravito-inertielle est alignée sur le corps pour l'illusion d'élévation et inclinée à 40 degrés pour l'illusion oculogravique. Les effets de l'intensité et de la direction de AGI sur les comportements perceptifs ne sont pas différenciés dans ce dernier cas. A ce niveau, nous pouvons émettre l'hypothèse que les différences inter-individuelles au niveau du système otolithique s'expriment davantage au niveau des variations de l'intensité que des variations de la direction de AGI par rapport à l'axe corporel. Pour répondre à cette question, il aurait été intéressant de contrôler ces paramètres, en générant différentes intensités de AGI pour une inclinaison corporelle donnée.

Si des processus similaires semblent être impliqués dans l'intensité des illusions d'élévation et oculogravique (perception égocentrée et perception de l'orientation corporelle), il existe des différences dans le degré d'implication du système vestibulaire dans l'apparition de ces deux illusions. Ainsi, les personnes vestibulo-lésées soumises à une modification de l'intensité et de la direction de la gravité, présentent une illusion oculogravique (Clark et Graybiel, 1966b). Lorsque ces personnes vestibulo-lésées sont soumises à une modification de l'intensité de la gravité sans changement de la direction, aucune illusion d'élévation n'est observée (Cheung, 2004). Ainsi, l'activité otolithique ne semble pas indispensable pour l'illusion oculogravique alors qu'elle est nécessaire pour l'illusion d'élévation. Ce constat pourrait rendre compte des différents patterns de corrélations entre les propriétés otolithiques et l'illusion d'élévation d'une part et l'illusion oculogravique d'autre part.

Chapitre 7

IMPLICATION DES INFORMATIONS SOMESTHESIQUES VS. OTOLITHIQUES DANS LA PERCEPTION VISUELLE DE L'HORIZON EN MILIEU D'HYPERPESANTEUR

Carriot J, Cian C, Paillard A, Denise P, Lackner JR. Body orientation and visual vertical perception. *Exp Brain Res, in revision*. (cf. Annexe 2)

L'illusion oculogravique est généralement attribuée aux propriétés inertielles du système otolithique. Cependant, la présence d'une illusion oculogravique chez des patients vestibulo-lésés (Graybiel et Clark, 1965 ; Clark et Graybiel, 1966b), suggère l'implication d'informations graviceptives extra-vestibulaires (cf.3.4.). Les changements de l'orientation corporelle par rapport à AGI peuvent être détectés grâce à divers récepteurs sensoriels, comme les mécanorécepteurs cutanés, internes (estomac, rein), musculo-squelettiques, et le système vasculaire (Mittelstaedt, 1988 ; Vailt et al., 1997, 2002 ; Trousselard et al., 2003). De façon générale, les capteurs inertiels du système somesthésique reproduisent le type d'information fournie par le système vestibulaire (Patterson, 1974 ; Benson, 1990). Mittelstaedt, en 1996, a observé que des sujets dépourvus de système vestibulaire allongés sur une centrifugeuse se sentaient à horizontale lorsque l'axe de rotation de la centrifugeuse était à environ 50 cm en aval de l'axe binaural (otolithique). Cet auteur conclue que la position moyenne des gravicepteurs somesthésiques, ou *centre de masse de la somesthésie*, serait situé à une distance de 45 à 55 centimètres par rapport au méat externe de l'oreille (cf. 3.4.).

Ce dernier chapitre expérimental a pour objectif d'étudier l'implication des informations somesthésiques vs. otolithiques dans l'illusion oculogravique. Pour cela, il

est nécessaire de dissocier l'intensité des stimulations somesthésiques et otolithiques. Or, lorsque le sujet est assis à la verticale, la plupart des segments corporels sont à une même distance de l'axe de rotation de la centrifugeuse : le système somesthésique duplique l'information d'inclinaison du système otolithique. Par contre, lorsque le sujet est en position couchée, les différents segments corporels sont à une distance variable de l'axe de rotation : les segments corporels sont soumis à différentes intensités gravito-inertielles et la somesthésie ne duplique plus l'angle d'inclinaison par rapport aux accélérations gravito-inertielles des otolithes.

L'objectif principal de ce chapitre est que les gravicepteurs extra-vestibulaires sont impliqués dans l'illusion oculogravique. Notre hypothèse est que, si pour une stimulation otolithique donnée, il existe une modulation de l'intensité de l'illusion oculogravique en fonction de l'intensité et de la direction de AGI sur le 'centre de masse de la somesthésie' (Mittelstaedt, 1996), cette modulation serait imputable au système somesthésique.

7.1. Méthode

- Sujets -

31 sujets ont participé volontairement à cette étude. 19 sujets ont participé à la première expérience (neuf femmes et dix hommes, d'une moyenne d'âge de 21 ans \pm 2,96) et 12 sujets à la seconde (six femmes et six hommes, d'une moyenne d'âge de 30 ans \pm 4,03). Tous les sujets étaient sains (bonne acuité visuelle, aucun trouble vestibulaire et somesthésique apparent).

- *Matériel* -

Modification de l'environnement gravitaire

Le matériel utilisé dans cette étude était la centrifugeuse décrite dans le premier chapitre expérimental. Sur le plateau tournant en lacet était installé un siège baquet en position horizontale (rotation de 90 degrés en tangage arrière), ou un lit. Le sujet avait donc les jambes fléchies au-dessus de lui lorsqu'il était installé dans le siège ou les jambes étendues, lorsqu'il était installé dans le lit. Le sujet était sanglé sur le siège ou le lit par des ceintures de sécurité ne permettant aucun déplacement du corps. La tête était maintenue dans le prolongement du corps par un casque.

Modulation des informations sensorielles

Dans la première expérience, le sujet était installé dans le siège baquet en position horizontale (rotation de 90 degrés en tangage arrière). L'axe de rotation de la centrifugeuse était situé (Figure 47):

- *condition A1*- à 100 centimètres en aval du méat auditif externe ;
- *condition A2*- à 50 centimètres en aval du méat auditif externe ;
- *condition A3*- l'axe de rotation et le méat externe de l'oreille étaient alignés (0 centimètre).

L'expérience était réalisée sans rotation de la centrifugeuse (1G) ou avec une vitesse angulaire permettant d'appliquer 1.2G au système otolithique des sujets (146 deg.s^{-1} pour la condition expérimentale A1, et 208 deg.s^{-1} pour la condition expérimentale A2). Pour la condition expérimentale A3 (i.e. méat auditif externe aligné sur l'axe de rotation), la vitesse de la centrifugeuse était de 208 deg.s^{-1} , appliquant ainsi environ 1.2G au niveau du *centre de masse de la somesthésie* (Mittelstaedt, 1996).

Dans la deuxième expérience, le méat auditif externe était toujours situé à 100 centimètres de l'axe de rotation (Figure 47) :

- *condition B1*- l'axe de rotation de la centrifugeuse était en aval de l'axe binaural et le sujet avait les jambes fléchies au-dessus de lui (i.e. condition similaire à A1) ;
- *condition B2*- l'axe de rotation de la centrifugeuse était en aval de l'axe binaural et le sujet avait les jambes étendues (utilisation du lit sur la centrifugeuse) ;
- *condition B3*- l'axe de rotation de la centrifugeuse était en amont de l'axe binaural et le sujet avait les jambes fléchies au-dessus de lui.

L'expérience était réalisée sans rotation de la centrifugeuse (1G) ou avec une vitesse angulaire permettant d'appliquer 1.2G au système otolithique des sujets (146 deg.s^{-1}).

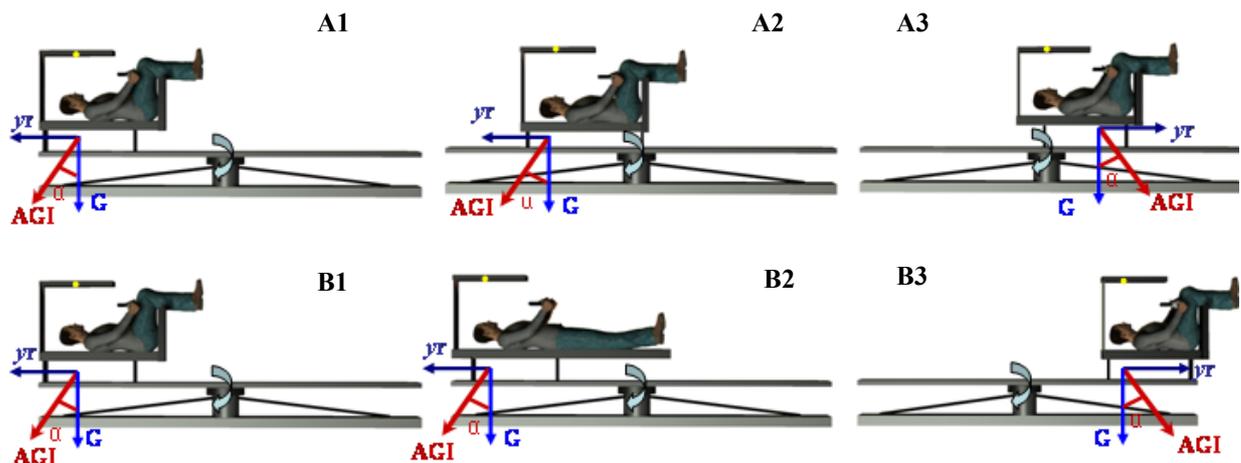


Figure 47. La première partie de l'expérience est représentée par la partie supérieure de la figure. Les sujets gardaient la même configuration corporelle et leur position par rapport à l'axe de rotation était modifiée (100 cm, 50 cm, 0 cm, respectivement pour A1, A2, et A3). La deuxième partie de l'expérience est représentée par la partie inférieure de la figure (B1-B3). Les sujets étaient positionnés à 100 cm de l'axe de rotation et la configuration corporelle était modifiée. Une résultante AGI de 1.2G était appliquée au système otolithique et au niveau de la position moyenne des gravicepteurs des sujets pour A3.

Pour chaque expérience, les sujets participaient aux différentes conditions expérimentales dans la même journée. Les conditions étaient contrebalancées selon les sujets.

Tâche psychophysique

Du fait des limites anatomiques de l'œil, les sujets devaient positionner une diode non pas à l'horizon visuel gravitaire, mais au zénith apparent (i.e. plan passant par le niveau des yeux et étant parallèle à la gravité). Afin de réaliser cette tâche, nous avons utilisé le panneau de diode décrit dans le premier chapitre expérimental. La table traçante électronique permettant de déplacer la diode lumineuse était parallèle à l'axe Z du sujet (position horizontale) à une distance de 40 centimètres. La précision de déplacement de la diode lumineuse était de $\pm 0,05$ millimètre (i.e. 0,06 degré d'angle visuel, déplacement selon l'axe Y) et les sujets pouvaient déplacer la diode lumineuse 'vers le haut' ou 'vers le bas' par rapport à l'axe de leur regard à l'aide d'un joystick.

- Protocole expérimental -

Procédure expérimentale

Une fois le sujet installé dans la centrifugeuse, le milieu de la table traçante (zéro sur l'axe Y) était positionné dans l'alignement du plan médian des yeux (i.e. entre les yeux). Ainsi, le *point 0* de la table correspondait au point entre les deux yeux du sujet. Les lumières de la salle expérimentale étaient éteintes et, après deux minutes, le sujet devait réaliser cinq essais, sans rotation de la centrifugeuse. Pour chaque essai, la cible était éteinte et aléatoirement déplacée sur la table traçante. Ensuite, elle était allumée, un *bip* donnait le signal au sujet d'ouvrir les yeux et de déplacer la cible lumineuse au zénith apparent. Le sujet validait l'essai à l'aide d'un bouton-poussoir sur le joystick. La diode était ensuite à nouveau éteinte et déplacée à la position suivante. A la fin du cinquième essai, la centrifugeuse débutait sa rotation avec une accélération de 1 deg.s^{-2} jusqu'à atteindre la vitesse constante de 146 deg.s^{-1} (208 deg.s^{-1} pour les conditions A2 et A3). Après deux minutes de rotation à vitesse constante, le sujet réalisait les cinq essais de

zénith apparent. A la fin de la session en 1.2G, la rotation de la centrifugeuse était arrêtée graduellement (décélération de 1 deg.s^{-2}). Cette procédure était répétée pour chaque condition expérimentale.

Variable dépendante

Les coordonnées (en millimètres) de l'ajustement de la diode sur la table traçante étaient transformées en degrés d'angle visuel. La variable dépendante était la différence algébrique ε entre la moyenne des erreurs lors des conditions d'inclinaison simulée (δ_2) et la moyenne des erreurs δ_1 mesurées lorsque le sujet était à l'arrêt: $\varepsilon = \delta_2 - \delta_1$. Cette différence a été choisie afin d'étudier l'amplitude de l'illusion oculogravique. Les valeurs étaient positives lorsque l'estimation du zénith apparent était située au-dessus de la référence (i.e. vers la tête, élévation), et négatives lorsque l'ajustement était effectué en dessous (i.e. vers les pieds, abaissement).

7.2. Résultats

- Expérience 1 : Stimulation somesthésique vs. otolithique -

La figure 48 montre une modification du zénith apparent vers les pieds (abaissement du zénith) pour les conditions où le sujet est excentré par rapport à l'axe de rotation (A1 et A2), et au-delà de la tête (élévation du zénith) pour la condition où le méat externe du sujet est aligné sur l'axe de rotation (A3). Ces premiers résultats suggèrent une perception d'inclinaison en tangage arrière au-delà de 90 degrés lorsque le système otolithique est soumis à une résultante gravito-inertielle de 1.2G et une inclinaison vers l'avant du corps (en deçà de 90 degrés) lorsque le sujet a son système otolithique sur le centre de rotation.

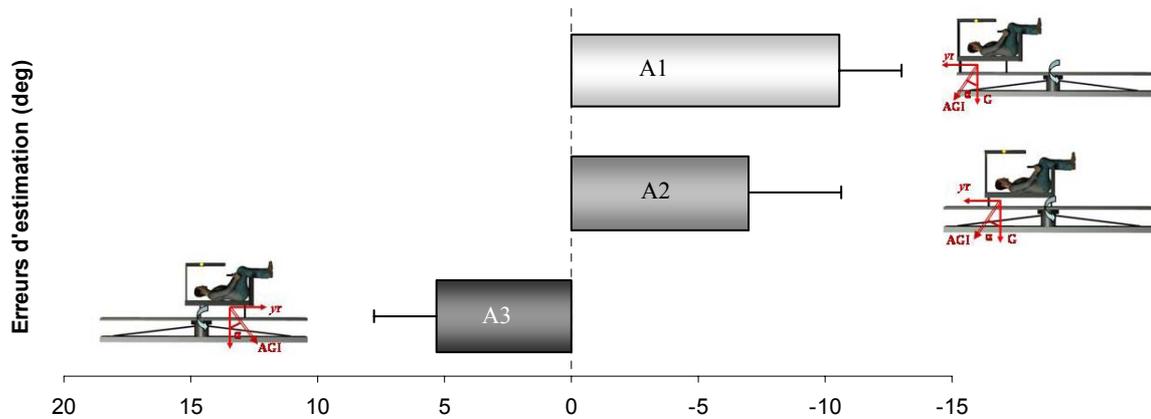


Figure 48. Moyenne des estimations du zénith apparent (degrés) en fonction de la position du sujet par rapport à l'axe de rotation (100 cm, 50 cm, 0 cm de distance par rapport à l'axe de rotation). Les barres d'erreurs représentent les écart-types.

Afin d'évaluer l'effet de la distance du sujet par rapport à l'axe de rotation sur l'amplitude des erreurs de perception du zénith, une ANOVA avec mesures répétées a été réalisée sur les valeurs absolues. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée quand $p < .05$. Cette analyse statistique met en évidence un effet significatif de la distance axe de rotation par rapport au méat auditif externe [$F(2, 36) = 15.5, p < .05$]. L'amplitude de l'illusion est plus importante lorsque le système otolithique est situé à 100 centimètres de l'axe de rotation par rapport aux conditions A2 et A3 qui ne sont pas significativement différentes.

- Expérience 2 : Modification de la configuration corporelle -

La figure 49 montre un abaissement du zénith (vers les pieds) pour les conditions B1 et B2 (axe de rotation de la centrifugeuse en aval de l'axe binaural) et une élévation du zénith (au-delà de la tête) pour la condition B3 (axe de rotation de la centrifugeuse en amont de l'axe binaural). Les estimations du zénith s'effectuent donc dans la direction du vecteur AGI et suggèrent une perception d'inclinaison en tangage arrière au-delà de 90

degrés dans les conditions B1 et B2 et une inclinaison vers l'avant du corps (en deçà de 90 degrés) pour la condition B3.

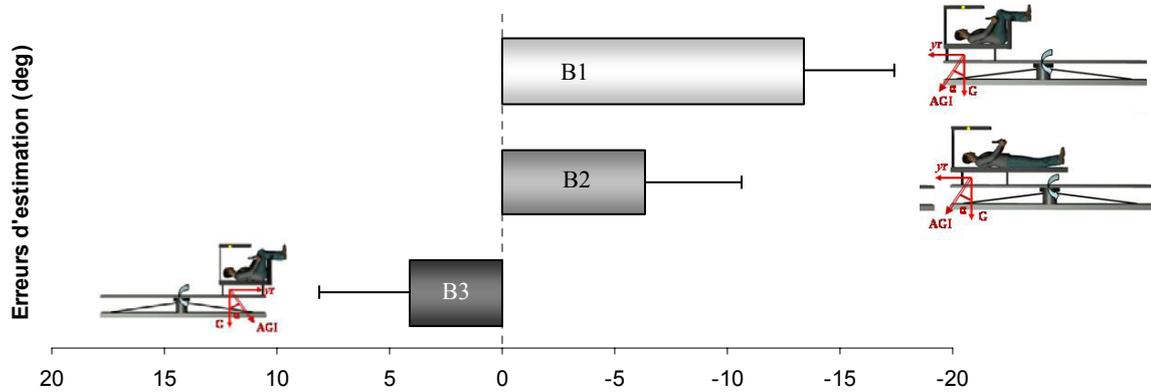


Figure 49. Moyenne des estimations du zénith apparent (degrés) en fonction de la configuration corporelle des sujets : jambes fléchies vers l'axe de rotation, jambes étendues vers l'axe de rotation, jambes fléchies hors de l'axe de rotation. Les barres d'erreurs représentent les écart-types.

Une ANOVA avec mesures répétées a été réalisée sur les valeurs absolues du zénith (analyse post-hoc Newman-Keuls quand $p < .05$). L'amplitude des erreurs varie en fonction de la disposition du sujet sur la centrifugeuse [$F(2,22)=24.77$, $p < .05$]. Allonger les jambes (B1 vs. B2) ou avoir l'axe de rotation de la centrifugeuse en amont de l'axe binaural (B1 vs. B3) induit une diminution de l'illusion ($p < .05$). Les conditions B2 et B3 ne sont pas significativement différentes ($p > .05$).

La table 2 résume les résultats expérimentaux de ce quatrième chapitre expérimental.

Table 2. Estimation du zénith apparent (amplitude de l'illusion oculogravique) en fonction de la distance du système otolithique par rapport à l'axe de rotation, ainsi que l'angle d'inclinaison de la résultante AGI au niveau des systèmes otolithiques et somesthésiques.

Condition expérimentale	A1	A2	A3	B1	B2	B3
Nombre de sujets	19	19	19	12	12	12
Distance du système otolithique par rapport à l'axe de rotation (cm)	100	50	0	100	100	100
Angle d'inclinaison AGI au système otolithique (deg)	34	34	0	34	34	34
Angle d'inclinaison AGI à la position moyenne des gravicepteurs (deg)	18,4	0	34	18,4	45	18,4

Estimation zénith apparent (deg)	-10,54 (± 5,76)	-7 (± 3,67)	5,33 (± 2,46)	-13,35 (± 5,76)	4,11 (± 4,03)	-6,37 (± 4,29)
---	--------------------	----------------	------------------	--------------------	------------------	-------------------

7.3. Discussion

L'objectif de cette étude était d'appréhender la part de chacun des deux systèmes otolithiques et somesthésiques dans l'illusion oculogravique. Plusieurs résultats mettent en exergue le rôle important des signaux somesthésiques dans l'illusion oculogravique. Ainsi, lorsque le système otolithique n'est pas affecté par la résultante AGI (i.e. système otolithique aligné avec l'axe de rotation, condition A3) alors que les gravicepteurs corporels sont soumis à un changement de direction et d'amplitude de AGI, un déplacement du zénith apparent est observé dans la direction de la résultante appliquée au niveau du *centre de masse de la somesthésie* (Mittelstaedt, 1996). Par ailleurs, pour une force centrifuge similaire appliquée sur les otolithes, la variation de la distance des différentes parties du corps par rapport à l'axe de rotation module l'amplitude de l'illusion oculogravique. Les mêmes observations ont été faites par Bourdon (1906) qui a utilisé le premier, avec une tâche de verticale proprioceptive (i.e. positionner manuellement une baguette à la verticale), la technique de maintenir constante la résultante AGI au niveau du système otolithique tout en variant la distance de la tête par rapport à l'axe de rotation (i.e. similaire à nos conditions A1 et A2).

Cependant, nous ne pouvons pas conclure que l'illusion oculogravique est d'autant plus importante que l'intensité de AGI augmente au niveau du centre de masse de la somesthésie (Mittelstaedt, 1996). En effet, l'illusion oculogravique est beaucoup plus importante en condition B1 qu'en condition B3 alors que l'intensité de AGI au niveau du centre de masse est plus importante dans cette dernière. Bien que ces deux illusions soient associées à une intensité de AGI identique au niveau du système otolithique (1.2G), le

déplacement de la direction de AGI par rapport au corps du sujet est différente : vers la tête dans la condition B1 et vers les pieds dans la condition B3 (Figure 50). Une hypothèse peut être faite pour expliquer ce résultat si l'on tient compte non pas de la localisation absolue du *centre de masse de la somesthésie* mais des informations intéroceptives et en particulier de la distribution de la masse sanguine.

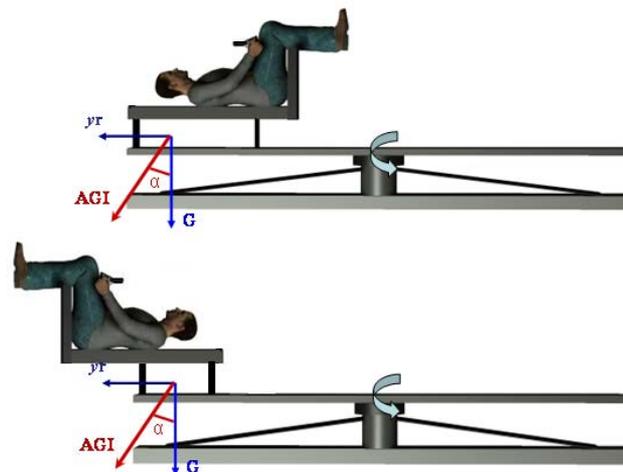


Figure 50. Direction de la résultante AGI par rapport au corps du sujet : la résultante AGI est dirigée vers la tête lorsque l'axe de rotation de la centrifugeuse est en aval de l'axe binaural et vers les pieds lorsque l'axe de rotation de la centrifugeuse est en amont de l'axe binaural.

Ainsi, lorsque l'axe de rotation de la centrifugeuse est en aval de l'axe binaural (condition B1), la rotation induit un déplacement du volume sanguin vers la tête et lorsque l'axe de rotation de la centrifugeuse est en amont de l'axe binaural (condition B3), la rotation entraîne un déplacement du volume sanguin vers les pieds. Cependant, lorsque l'on utilise le siège, les jambes sont élevées par rapport au torse. Cette situation crée également un déplacement dans la distribution de la masse sanguine, un afflux de sang vers le torse causé par un gradient hydrostatique. Cet afflux de sang vers le torse est augmenté en condition B1 renforçant la sensation d'inclinaison en tangage arrière. Dans la condition B3, la rotation induit un déplacement du volume sanguin vers les pieds, mais l'élévation des pieds crée un gradient hydrostatique conduisant le sang vers le torse. Cette situation

contribue probablement à la sensation d'être moins incliné que l'on est par rapport à AGI, d'où une moindre élévation du zénith.

La diminution de l'illusion oculogravique entre les conditions B1 et B2 peut être expliquée de la même manière. Ces deux situations représentent des conditions de stimulation du système otolithique identiques en intensité et direction (1.2G, déplacement de la direction de AGI par rapport au corps du sujet vers la tête). Une des différences est la position des jambes par rapport au torse : élevée en B1 et étendue en B2. L'élévation des jambes conduit à un afflux supplémentaire de sang vers la tête pouvant induire une surestimation de l'inclinaison corporelle. Cette situation était d'ailleurs assez mal tolérée par les sujets rapportant souvent la sensation d'être pendus par les pieds. L'afflux de sang vers la tête est limité lorsque les jambes sont allongées (condition B2), d'autant plus que la partie inférieure du corps était placée de l'autre côté de l'axe de rotation (le rayon de la centrifugeuse n'étant que de 1 mètre) et subissait donc une résultante gravito-inertielle de direction opposée à celle subie par le torse et la tête.

Deux expérimentations complémentaires ont été réalisées afin de vérifier si la distribution de la masse sanguine pouvait influencer la perception visuelle du zénith et de l'orientation corporelle. Ces expérimentations ont été réalisées dans un environnement gravito-inertiel de 1G. Les sujets étaient à plat dos, les jambes soit élevées par rapport au torse, soit allongées dans l'axe du torse. Dans la première expérience (N=12), les sujets devaient ajuster une diode sur le zénith apparent. Dans la seconde (N=8), les sujets, inclinés de 20 degrés en tangage avant par rapport à l'horizontale, devaient déplacer la table sur laquelle ils reposaient jusqu'à se sentir parfaitement horizontal. Les résultats mettent en évidence une augmentation des erreurs d'ajustement du zénith dans la direction des pieds lorsque les jambes sont relevées (-0,67 degrés \pm 4,5 et -2,07 degrés \pm 4,4 pour les jambes allongées et relevées respectivement). Enfin, pour se sentir à l'horizontale, les

sujets ajustent la table avec des erreurs dans le sens d'un tangage avant et ce de manière plus importante lorsqu'ils ont les jambes relevées (3,7 degrés \pm 1,4 et 6,1 degrés \pm 3,2 pour les jambes allongées et relevées respectivement). Ainsi, jambes au-dessus du corps, les sujets se perçoivent comme plus inclinés qu'ils ne le sont et abaissent en conséquence le zénith visuel.

Ces résultats mettent en évidence que les informations graviceptives extra-vestibulaires influencent fortement l'illusion oculogravique, suggérant en particulier l'implication de la distribution du fluide sanguin. L'importance des informations extra-vestibulaires et en particulier de la distribution des fluides corporels a surtout été mise en évidence dans la perception du corps dans l'espace (Mittelstaedt et Fricke, 1988 ; Mittelstaedt, 1996 ; Vailt et al., 1997, 2002). Cependant, Mittelstaedt et Fricke (1988) stipulent que si la perception d'orientation corporelle est influencée à la fois par la stimulation de gravicepteurs vestibulaires et non-vestibulaires, la verticale visuelle dépend uniquement de la stimulation otolithique. Mittelstaedt (1989) conclut que la perception de la verticale visuelle et de l'orientation corporelle seraient basées sur des processus différents. Ces conclusions ne sont pas supportées par les observations du présent chapitre expérimental et pourraient être nuancées par les résultats de notre deuxième étude (chapitre 5) qui montrent une implication de l'orientation corporelle dans l'estimation de l'horizon visuel gravitaire. Cependant, il faut remarquer que les travaux de Mittelstaedt et ses collaborateurs concernent essentiellement des inclinaisons réelles ou simulées en roulis alors que l'ensemble des données de cette thèse concerne des inclinaisons réelles ou simulées en tangage.

Conclusion générale

Conclusion générale

Les études de ce travail doctoral abordent les aspects fondamentaux de la perception visuelle de l'horizon gravitaire. Nous nous sommes particulièrement intéressés à la compréhension des mécanismes à l'origine des erreurs perceptives de l'horizon visuel dans un environnement gravito-inertiel supérieur à 1G, et ce à l'aide de quatre études. Le premier travail expérimental (chapitre 4) a tenté de comprendre les rôles respectifs de l'intensité et de la direction de la résultante AGI dans l'estimation de l'horizon visuel. L'influence de la localisation visuelle égocentrée et de l'orientation corporelle dans l'amplitude des erreurs d'estimation de cette tâche a fait l'objet d'une deuxième étude (chapitre 5). Les résultats de cette étude nous ont amené à nous intéresser dans un troisième travail expérimental à l'origine des différences inter-individuelles dans l'estimation de l'horizon visuel, sous l'angle de l'analyse des informations otolithiques (chapitre 6). Enfin, la quatrième étude (chapitre 7) était centrée sur les rôles respectifs des informations somesthésiques et otolithiques dans l'illusion oculogravique. Les quatre volets expérimentaux ayant déjà été commentés séparément lors de discussions spécifiques à chaque étude, nous tenterons dans ce chapitre de faire une synthèse des principaux résultats développés dans notre travail de recherche et de proposer des perspectives de recherche.

C1. L'ambiguïté otolithique : inclinaison réelle vs. inclinaison simulée

Les propriétés et limites du système otolithique (i.e. ambiguïté inclinaison/translation) induisent, lorsque le champ gravitaire est modifié en intensité et en direction, des illusions qui touchent l'orientation posturale du sujet. Il en résulte une mauvaise interprétation de sa position par rapport à la gravité mais aussi de l'orientation des objets, voire de l'environnement visuel complet, pouvant alors apparaître soudainement incliné ou déplacé par

rapport au sujet. Carriot et ses collaborateurs (2006) ont montré qu'une inclinaison en tangage arrière par rapport à AGI n'entraîne pas les mêmes conséquences perceptives qu'une inclinaison du même angle par rapport à G. Les ajustements visuels réalisés en centrifugeuse sont toujours au-dessus de ceux observés en normogravité. Dans le cadre du modèle interne de gravité (cf. 2.2.2., p.49), ces auteurs suggèrent une résolution partielle de l'ambiguïté inclinaison/translation : l'ajustement de l'horizon visuel gravitaire se ferait sur la perpendiculaire à la construction mentale représentative de la gravité. Les erreurs de jugements pourraient alors être imputées à un décalage entre les directions de la gravité et de sa représentation subjective.

Contrairement aux travaux de Carriot et ses collaborateurs, notre première étude met en évidence des ajustements en inclinaison simulée systématiquement en dessous des ajustements en inclinaison réelle. Ces résultats suggèrent une surestimation de l'inclinaison corporelle. Ainsi, nos résultats ne sont pas en faveur de l'hypothèse d'une résolution de l'ambiguïté otolithique mais plutôt de celle d'un effet G-excess (Guedry et Rupert, 1991 ; Jia et al., 2002). Si l'on considère les stimulations otolithiques, cette surestimation d'inclinaison en tangage arrière peut en effet s'expliquer par une force de cisaillement excessive (Schöne, 1964 ; Welch et al., 1996 ; Jia et al., 2002). L'utricule n'étant pas exactement perpendiculaire à la gravité, une force de cisaillement est appliquée sur les organes otolithiques, même lorsque les sujets sont alignés par rapport à AGI. Cette force de cisaillement, augmentant au-delà de 1G (Clark et Graybiel, 1949 ; Cohen, 1973b), amène à une sensation exagérée d'inclinaison.

Les travaux de Carriot et collaborateurs et notre étude utilisant des angles d'inclinaison par rapport à AGI semblables (10 et 20 degrés d'inclinaison), les différences entre ces deux études pourraient être imputables à l'intensité de AGI. En effet, Carriot et ses collaborateurs utilisent des intensités inférieures à 1.05G, alors que notre étude se déroule en milieu d'hyperpesanteur allant jusqu'à 1.3G. Se pose alors le problème des seuils de

sensibilité otolithique. En effet, dans l'étude de Carriot et ses collaborateurs, pour la plus forte intensité et inclinaison, les variations de stimulations otolithiques observées entre 1G et la situation d'hyperpesanteur sont inférieures à 0.016G. Dans notre étude, cette variation atteint 0.1G.

En plus de la stimulation otolithique, les mécanorécepteurs somesthésiques sont également stimulés par la déformation engendrée par l'accélération linéaire à laquelle le sujet est soumis. Les informations somesthésiques ne sont pas négligeables, puisque, comme nous l'avons vu, elles sont susceptibles d'induire et de moduler la perception de l'horizon visuel gravitaire. Si les informations otolithiques sont rarement conscientes, il semblerait que les messages afférents somesthésiques le soient d'avantage. En effet, si l'on demande à un sujet pourquoi il se sent incliné en tangage arrière, il rapporte très largement la perception de modifications somato-sensorielles. Dans ce contexte, nous pouvons donner une autre explication des différences de résultats entre l'étude de Carriot et collaborateurs et notre étude. Si l'on peut considérer que 1.05G induit des modifications physiologiques négligeables, il n'en est pas de même pour les sujets soumis à 1.3G. Soumis à une forte intensité gravito-inertielle, l'individu pourrait prendre conscience de ces modifications. Au-delà des informations sensorielles, des aspects cognitifs pourraient également influencer la perception de soi dans l'espace.

C2. Rôle de l'intensité vs. direction de AGI dans les estimations visuelles égocentrées et exocentrées

La modification de l'intensité de AGI, seule ou couplée avec une modification de sa direction, donne lieu à des erreurs perceptives différentes qu'il s'agisse de la perception de l'horizon gravitaire, la perception visuelle égocentrée ou de l'orientation de soi dans l'espace.

Ceci nous amène à considérer différemment les situations où le sujet est aligné sur AGI et les situations dans lesquelles il ne l'est pas.

- Perception de l'horizon visuel gravitaire -

L'augmentation de l'intensité de AGI entraîne un abaissement de l'horizon visuel gravitaire. L'inclinaison en tangage arrière du sujet en hyperpesanteur entraîne également des modifications de l'horizon visuel en fonction du degré d'inclinaison corporelle : alors qu'aucun effet n'a été mis en évidence pour des inclinaisons allant jusqu'à 20 degrés, une élévation de l'horizon visuel gravitaire est observée pour des inclinaisons de 40 degrés. Cette attraction de l'horizon gravitaire dans le sens de l'orientation du corps est semblable à celle observée dans un environnement normogravitaire (Bringoux et coll., 2004).

- La perception de soi dans l'espace -

Si la modification de l'intensité de AGI entraîne une perception d'inclinaison corporelle, la décorrélation entre l'axe du corps et la direction de AGI ne semble pas induire de biais systématique. Cependant, la variabilité inter-individuelle observée dans cette dernière situation ne permet pas de considérer les réponses des sujets comme une perception correcte de l'orientation corporelle. Dans l'ensemble, les résultats vont dans le sens d'une surestimation de l'inclinaison corporelle pour des faibles inclinaisons et une sous-estimation à partir de 40 degrés d'inclinaison.

- Localisation visuelle égocentrée -

Bien que les perceptions égocentrées soient par définition uniquement liées au corps, elles sont altérées par les modifications gravito-inertielles. Ainsi, l'augmentation de l'intensité de AGI induit un abaissement de la localisation visuelle égocentrée. Cette déviation peut

s'expliquer par la stimulation du système otolithique qui entraîne une déviation oculaire. Le contrôle oculomoteur change dans un environnement gravito-inertiel supérieur à 1G du fait d'une stimulation accrue des organes otolithiques (Whiteside, 1961 ; Ebenholtz et Shebilske, 1975) amenant les yeux à une position de repos décalée vers le bas (Cohen, 1973b, 1992, 1996). L'implication déterminante du système otolithique dans ces erreurs est corroborée par la relation observée entre les propriétés otolithiques mises en évidence dans le test RAIG et la référence visuelle égocentrée.

L'inclinaison en tangage arrière en milieu d'hyperpesanteur influence également la perception égocentrée. Cependant, on observe une élévation de la localisation visuelle. Cette déviation dans le sens de l'inclinaison corporelle ne reflète pas les composantes du réflexe vestibulo-oculaire (RVO). Dans ce sens, il n'existe aucune relation entre les propriétés otolithiques et l'intensité des erreurs de localisation visuelle égocentrée.

Ces constats nous laissent supposer une implication différente des informations sensorielles otolithiques et somesthésiques lorsque le sujet est vertical ou faiblement incliné par rapport à AGI et lorsqu'il y a un écart important entre l'axe du corps et la direction de AGI en hyperpesanteur. Cependant, les mêmes processus semblent rendre compte de la perception de l'horizon visuel quelle que soit l'inclinaison corporelle. En effet, la perception de l'horizon visuel gravitaire résulte d'un effet couplé de la perception de l'orientation du corps et de la perception égocentrée. Une forte relation est observée entre la perception du corps et l'horizon gravitaire. Cependant, les ajustements sont réalisés à partir de la localisation où la cible lumineuse semble correspondre au 'droit devant soi'.

C3. Les illusions d'élévation et oculogravique : similitudes et différences

L'illusion d'élévation est souvent considérée comme un type particulier d'illusion oculogravique (Cheung, 2004). Si l'horizon visuel gravitaire est lié à la perception de l'orientation corporelle quelle que soit l'illusion, elles se différencient par l'implication des informations gravito-inertielles. Alors que l'activité otolithique semble nécessaire pour l'illusion d'élévation, elle n'est pas indispensable pour l'illusion oculogravique.

Une autre explication des différences entre ces illusions perceptives s'appuie sur le modèle proposé par Mittelstaedt (1983) relatif à la verticale subjective et l'inclinaison corporelle. Selon cet auteur, les erreurs perceptives seraient le fruit de l'interaction entre deux tendances. Une première tendance, dirigée par le fonctionnement otolithique, incite le sujet à repousser la verticale subjective au-delà de la verticale physique, ce qui est observé dans l'illusion d'élévation. Une deuxième tendance incite le sujet à positionner la verticale subjective vers son axe longitudinal corporel, ce qui est observé dans l'illusion oculogravique. Cette dernière tendance est modélisée par un autre vecteur, appelé idiotropique. Ce vecteur ne serait pas défini par rapport à un système sensoriel spécifique, mais résulterait plutôt d'une sommation sensorielle effectuée au niveau du système nerveux central (Mittelstaedt, 1983).

Ce modèle postule également que le système nerveux central alloue aux systèmes sensoriels des poids différents dont la sommation vectorielle détermine, pour une position donnée, la verticale visuelle subjective. Dans ce sens, Witkin et Asch (1948) propose que le poids attribué à chaque indice d'orientation peut varier d'un individu à l'autre. A partir de ce postulat, Reuchlin (1978) a introduit la notion de vicariance, définie comme les préférences de chacun dans le traitement des informations. Cet auteur postule (1) qu'il n'existe pas dans les situations naturelles, un seul processus permettant de parvenir à une réponse mais plusieurs processus pouvant amener à une même réponse et (2) que chez un individu donné certains processus sont plus facilement mis en jeu que d'autres. Ohlmann (1998) décrit trois

styles de fonctionnement perceptif en s'appuyant sur les trois référentiels spatiaux d'orientation visuel, gravitaire et égo-centré (Figure 51), en terme de dépendance à l'égard d'un référentiel : (1) les dépendants à l'égard du champ visuel, qui utilisent les informations visuelles environnementales, (2) les dépendants à l'égard du référentiel gravitaire, qui s'appuient sur les informations vestibulaires et les indicateurs de gravité fournis par les somato-récepteurs et (3) les dépendants à l'égard du référentiel égo-centré, qui ont recours à l'axe corporel. Le référentiel égo-centré constitue le plus complexe des trois référentiels car il met en jeu l'ensemble des informations sensorielles, avec en priorité l'implication des patrons de pression, à la surface et à l'intérieur du corps associés aux informations tactilo-proprioceptives (Ohlmann, 1988).

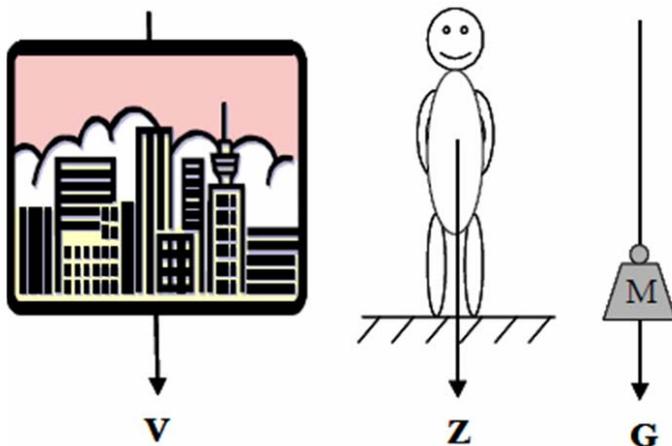


Figure 51. Trois référentiels spatiaux (V : visuel, Z : égo-centré, G : gravitaire. D'après Cian, 1992.

A partir de ces modèles, que les différences inter-individuelles soient considérées en termes de préférence pour un système sensoriel ou de préférence pour un référentiel spatial, nous pouvons proposer une explication des différences inter-individuelles au niveau de l'illusion d'élévation. Lors d'une accélération $+G_z$, le sujet étant aligné sur la résultante AGI , on peut observer une dissociation entre les informations somesthésiques et otolithiques d'orientation du corps dans l'espace. En effet, la force excessive de cisaillement au niveau otolithique peut entraîner une perception d'inclinaison en tangage arrière. En revanche, au

niveau somatosensoriel, les forces d'inertie qui sont dirigées vers les pieds agissent sur les différents organes qui augmentent de poids et entraîne un déplacement de la masse sanguine vers la partie inférieure du corps. En absence d'augmentation des appuis cutanés dans le dos, le sujet devrait se percevoir aligné sur la résultante AGI. Dans ce contexte, nous pouvons proposer que les personnes qui se perçoivent à la verticale privilégient les informations somesthésiques ou utilisent le référentiel égocentré, alors que les sujets qui se perçoivent inclinés privilégient les informations otolithiques ou seraient dépendants du référentiel gravitaire.

C4. Perspectives de recherche

Au terme de ce travail de recherche, plusieurs questions restent en suspens et diverses expérimentations pourraient être envisagées. Il convient cependant, de rappeler que toute recherche sur le référentiel d'horizon visuel gravitaire nécessite au préalable une définition claire de la tâche expérimentale utilisée. La terminologie utilisée dans la littérature n'étant pas toujours explicite, des confusions persistent entre l'horizon visuel gravitaire et le 'droit devant soi' (Cohen et al., 2001). L'horizon visuel gravitaire doit être considéré comme une tâche semi-égocentrée, définie comme la localisation d'une cible lumineuse sur un plan horizontal passant par le niveau des yeux et perpendiculaire à la gravité (Matin et Fox, 1986, 1989 ; Matin et Li, 1992a,b, 1994, 1995a,b ; Li et Matin, 1993, 1995).

L'une des originalités de l'approche de notre travail de recherche a été d'étudier l'implication des perceptions égocentrées et d'orientation corporelle dans les illusions d'élévation et oculogravique. Cette différenciation entre ces deux perceptions nous a également permis de comprendre à quel niveau les différences inter-individuelles liées au fonctionnement otolithique pouvaient rendre compte de l'intensité des erreurs d'estimation de l'horizon visuel. Bien que l'implication des signaux somesthésiques ait été mise en évidence,

nos recherches n'ont pas permis de spécifier la part de la contribution de ces signaux somesthésiques dans l'intensité des erreurs d'estimation de l'horizon visuel gravitaire.

L'implication somesthésique a été mise en évidence dans l'illusion oculogravique, notamment d'un point de vue intéroceptif avec les informations provenant du fluide sanguin. Cependant, l'implication somesthésique pourrait être étudié sur le plan extéroceptif. Ce patron comprend des informations issues des mécanorécepteurs cutanés, en particulier les indices de contact et de pression (cf. chapitre 1, p.26) exercés sur la peau par le dispositif de maintien du sujet. Afin de mieux contrôler les informations somesthésiques, notamment tactiles, certains auteurs ont cherché à rendre difficile la lecture des indices gravitaires somesthésiques disponibles par la mise en place de pressions uniformes sur l'ensemble de la surface corporelle (i.e. immersion, matelas-coquille). A l'inverse, ce canal sensoriel pourrait être utilisé afin de donner une information correcte de l'orientation du corps dans l'espace. On peut en effet renforcer l'apport des informations cutanées par un système développé par le Ministère de Défense Américain, le *Tactile Situational Awareness System* (TSAS, Figure 53, Dickers et Rogers, 1999). Il s'agit d'un gilet de stimulation tactile mis au point pour les pilotes et les astronautes soumis en vol à des conditions de stimulations sensorielles inhabituelles. Ce système permet l'application sur la peau, au niveau du tronc et des membres, de stimulations tactiles calculées pour fournir intuitivement aux sujets une information gravitaire adaptée au contexte. Les données expérimentales montrent que ce gilet facilite l'orientation des sujets évoluant dans un environnement sensoriel inhabituel (Rupert, 2000).



Figure 52. Le gilet de stimulation tactile développé par l'Armée Américaine pour les pilotes d'hélicoptères. D'après Mars, 2001.

- L'orientation spatiale en hyperpesanteur, un regard vers l'avenir -

Pour l'heure, le rôle de l'Homme dans le domaine spatial est arrivé à un *temps de transition* (Young, 2009). Plus d'un siècle s'est écoulé depuis le premier vol en avion motorisé des frères Wright, et aujourd'hui l'amélioration des performances des aéronefs laisse toujours présager une augmentation des contraintes sensorielles imposées aux pilotes. Le domaine de recherche relatif à la désorientation spatiale reste ainsi une source inépuisable de nouveaux questionnements. De nombreuses recherches sont encore nécessaires pour comprendre comment l'être humain perçoit son orientation corporelle et l'orientation des objets qui l'entoure dans un environnement gravito-inertiel supérieur à 1G. Une telle compréhension passe certainement par l'étude des stratégies utilisées par le cerveau humain pour organiser l'orientation spatiale dans un milieu d'hyperpesanteur. Ainsi, de nombreux efforts doivent être mis en œuvre afin de construire chez l'être humain un *sens de l'orientation spatiale* (Papaxanthis, 2004).

Bibliographie

Bibliographie

- A**hn SC. Short-term vestibular responses to repeated rotations in pilots. *Aviat Space Environ Med.* 2003; 74: 285-287.
- Amblard B, Carblanc A. Role of foveal and peripheral visual information in maintenance of postural equilibrium in man. *Percept Mot Skills.* 1980; 51: 903-912.
- Angelaki DE, Hess BJ. Three-dimensional organization of otolith-ocular reflexes in rhesus monkeys. II. Inertial detection of angular velocity. *J Neurophysiol.* 1996a; 75: 2425-2440.
- Angelaki DE, Hess BJ. Three-dimensional organization of otolith-ocular reflexes in rhesus monkeys. I. Linear acceleration responses during off-vertical axis rotation. *J Neurophysiol.* 1996b; 75: 2405-2424.
- Angelaki DE, McHenry MQ, Dickman JD, Newlands SD, Hess BJM. Computation of inertial motion: Neural strategies to resolve ambiguous otolith information. *J Neurosci.* 1999; 19: 316-327.
- Aschan G. Response to rotatory stimuli in fighter pilots. *Acta Otolaryngol.* 1954; 116: 24-31.
- B**ahill AT, McDonald JD. Frequency limitations and optimal step size for the two-point central difference derivative algorithm with applications to human eye movement data. *IEEE Trans Biomed Eng.* 1983; 30: 191-194.
- Baloh RW, Henn V, Jäger J. Habituation of the human vestibulo-ocular reflex with low-frequency harmonic acceleration. *Am J Otolaryngol.* 1982; 3: 235-241.
- Baloh RW, Honrubia V. *Clinical neurophysiology of the vestibular system.* Philadelphia: Davis F.A. Company, 1990.
- Barlow JS. Inertial navigation as a basis for animal navigation. *J Theor Physiol.* 1964; 6: 76-117.
- Bauermeister M. Effect of body tilt on apparent verticality, apparent body position, and their relation. *J Exp Psychol.* 1964; 67: 142-147.
- Bear MF, Connors BW, Paradisio MA. *Neurosciences : A la découverte du cerveau.* Paris: Pradel, 2002.

- Benson AJ, Bodin MA. Interaction of linear and angular acceleration on vestibular receptors in man. *Aerospace Med.* 1966; 37: 144-154.
- Benson AJ. Spatial disorientation. In J. Ernsting, King P. (Eds), *Aviation medicine*, 2nd ed. (20/21). London: Butterworths, 1988.
- Benson AJ. Sensory functions and limitations of the vestibular system. In: Warren R, Wertheim AH (Eds.), *Perception Control of Self-Motion* (pp. 145-170). Hillsdale, New-Jersey: Erlbaum, 1990.
- Berthoz A. *Le sens du mouvement*. Paris: Odile Jacob, 1997.
- Biguer B, Donaldson ML, Hein A, Jeannerod M. La vibration des muscles de la nuque modifie la position apparente d'une cible visuelle. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences (III, 303, pp. 43-48)*. Paris, 1986.
- Biguer B, Donaldson ML, Hein A, Jeannerod M. Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. *Brain.* 1988; 111: 1405-1424.
- Blair S, Gavin M. Response of the vestibule-ocular reflex to differing programs of accelerations. *Invest Ophthalmol.* 1979; 18: 1086-1090.
- Boff, KR, Lincoln JE. *Engineering Data Compendium: Human Perception and Performance*. Ohio: AAMLR, Wright-Patterson AFB, 1988.
- Bourdin C, Nougier V, Bringoux L, Gauthier GM, Barraud PA, Raphel C. Accuracy level of pointing movements performed during slow passive whole-body rotations. *Exp Brain Res.* 2001; 138: 62-70.
- Bourdon, B. Concerning the role of the head in the perception of space. *Rev Phil.* 1906; 61: 586-589.
- Bramble DM, Jenkins FA Jr. Mammalian locomotor-respiratory integration: implications for diaphragmatic and pulmonary design. *Science.* 1993; 262: 235-240.
- Brandt U, Fluor E. Postural perceptions and eye displacements during the variation of a force field acting in the mid-frontal plane. *Acta Otolaryngol.* 1967a; 63: 49-64.
- Brandt U, Fluor E. Postural perceptions and eye displacements produced by a resultant vector acting in the median saggital plane of the head. II: Continuous responses along the Y axis with the subject in a vertical position heading centripetally and centrifugally. *Acta Otolaryngol.* 1967b; 63: 564-578.
- Bringoux L, Schmerber S, Nougier V, Dumas G, Barraud PA, Raphel C. Perception of slow pitch and roll body tilts in bilateral labyrinthine-defective subjects. *Neuropsychologia.* 2002; 40: 367-372.

- Bringoux L, Nougier V, Barraud PA, Marin L, Raphel C. Contribution of somesthetic information to the perception of body orientation in the pitch dimension. *Q J Exp Psychol.* 2003; 56(5): 909-923.
- Bringoux L, Tamura K, Faldon M, Gresty MA, Bronstein AM. Influence of whole-body pitch tilt and kinesthetic cues on the perceived gravity-referenced eye level. *Exp Brain Res.* 2004; 155(3): 385-392.
- Bucher UJ, Mast F, Bischof N. An analysis of ocular counterrolling in response to body position in three-dimensional space. *J Vest Res.* 1992; 2(3): 213-220.
- Buser P, Imbert M. *Psychophysiologie sensorielle: Neurophysiologie Fonctionnelle II.* Paris: Hermann, 1982.
- Buser P, Imbert M. *Psychophysiologie sensorielle: Neurophysiologie Fonctionnelle IV.* Paris: Hermann, 1987.
- C**ampbell EJM, Agostini E, Davis JN. *The respiratory muscles: Mechanic and neural control.* Philadelphia: W.B. Saunders Company, 1970.
- Carriot J. *Contribution à l'illusion oculogravique : Effets différenciés d'une inclinaison réelle et simulée* Thèse de Doctorat, Université de Grenoble, 2005.
- Carriot J, Charles C, Hufenus AF, Nougier V, Raphel C, Cian C. Effect of low gravitational stimulation on the perception of target elevation: role of spatial expertise. *Percept Psychophys.* 2005; 67(6): 1044-1051.
- Carriot J, Barraud PA, Nougier V, Cian C. Difference in the perception of the horizon during true and simulated tilt in the absence of semicircular canal cues. *Exp Brain Res.* 2006; 174(1): 158-166.
- Ceyte H, Cian C, Nougier V, Olivier I, Roux A. Effects of neck muscles vibration on the perception of the head and trunk midline position. *Exp Brain Res.* 2006; 170(1): 136-140.
- Ceyte H, Cian C, Nougier V, Olivier I, Trousselard M. Role of gravity-based information on the orientation and localization of the perceived body midline. *Exp Brain Res.* 2007a; 176(3): 504-509.
- Ceyte H, Cian C, Zory R, Barraud PA, Roux A, Guerraz M. Effect of Achilles tendon vibration on postural orientation. *Neurosci Lett.* 2007b; 416(1): 71-75.

- Ceyte H, Cian C, Trousselard M, Barraud PA. Influence of perceived egocentric coordinates on the subjective visual vertical. *Neurosci Lett*. 2009; 462 (1): 85-88.
- Chelette TL, Martin EJ, Albery WB. The effect of head tilt on perception of self-orientation while in a greater than one G environment. *J Vest Res*. 1995; 5(1): 1-17.
- Cheung B. Non visual illusion in flight. In: Previc FH, Ercoline WR (Eds.), *Spatial disorientation in aviation* (vol. 203: pp. 243-282). American Institute of Aeronautics and Astronautics. Virginia: Reston, 2004.
- Cian C. Perception de la verticale visuelle: approche différentielle des mouvements oculaires. Thèse de Doctorat, Université Pierre Mendès-France, Grenoble II, 1992.
- Citek K, Ebenholtz SM. Vertical and horizontal eye displacement during static pitch and roll postures. *J Vest Res*. 1995; 6(3): 213-228.
- Citek K, Ebenholtz SM. Vertical and horizontal eye displacement during static pitch and roll postures. *J Vest Res*. 1996; 6 (3): 213-228.
- Clark B, Graybiel A, MacCorquodale K. The illusory perception of movement caused by angular acceleration and by centrifugal force during flight. II. Visually perceived motion and displacement of a fixed target during turns. *J Exp Psychol*. 1948; 38: 298-309.
- Clark B, Graybiel A. Linear acceleration and deceleration as factors influencing non-visual orientation during flight. *J Aviat Med*. 1949; 20 (2): 92-101.
- Clark B, Graybiel A. Visual perception of the horizontal following exposure to radial acceleration on a centrifuge. *J Comp Physiol Psychol*. 1951; 44: 525-534.
- Clark B, Graybiel A. Perception of the postural vertical in normal and subjects with labyrinthine defects. *J Exp Psychol*. 1963; 65: 490-494.
- Clark B, Graybiel A. Factors contributing to the delay in the perception of the oculogravic illusion. *Am J Psychol*. 1966a; 79: 377-388.
- Clark B, Graybiel A. Perception of the visual horizontal in normal and Labyrinthine defective observers during prolonged rotation. *Am J Psychol*. 1966b; 79: 608-612.
- Clement G, Courjon JH, Jeannerod M, Schmid R. Unidirectional habituation of vestibulo-ocular responses by repeated rotational or optokinetic stimulations in the cat. *Exp Brain Res*. 1981; 42: 34-42.
- Clement G, Moore ST, Raphan T, Cohen B. Perception of tilt (somatogravic illusion) in response to sustained linear acceleration during space flight. *Exp Brain Res*. 2001; 138(4): 410-418.

- Clement G, Flandrin JM, Courjon JH. Comparison between habituation of the cat vestibulo-ocular reflex by velocity steps and sinusoidal vestibular stimulation in the dark. *Exp Brain Res.* 2002; 142: 259-267.
- Clement G, Tilikete C, Courjon JH. Retention of habituation of vestibulo-ocular reflex and sensation of rotation in humans. *Exp Brain Res.* 2008; 190: 307-315.
- Cohen B, Henn V, Raphan T, Dennett D. Velocity storage, nystagmus, and visual-vestibular interactions in humans. *Ann N Y Acad Sci.* 1981; 374: 421-433.
- Cohen B, Suzuki J, Raphan T. Role of the otoliths organs in generation of horizontal nystagmus : effects of selective labyrinthine lesions. *Brain Res.* 1983; 276: 159-164.
- Cohen B, Maruta J, Raphan T. Orientation of the eyes to gravito-inertial acceleration. *Ann N Y Acad Sci.* 2001; 942: 241-258.
- Cohen MM. Sensory-motor adaptation and after-effects of exposure to increased gravitational forces. *Aerospace Med.* 1970a; 41: 318-322.
- Cohen MM. Hand-eye coordination in altered gravitational fields. *Aerospace Med.* 1970b; 41: 647-649.
- Cohen MM, Crosbie RJ, Blackburn LH. Disorienting effects of aircraft catapult launchings. *Aerospace Med.* 1973a; 44: 37-39.
- Cohen MM. Elevator illusion: influences of otolith organ activity and neck proprioception. *Percept Psychophys.* 1973b; 14(3): 401-406.
- Cohen MM, Larson CA. Human spatial orientation in the pitch dimension. *Percept Psychophys.* 1974; 16(3): 508-512.
- Cohen MM. Disorienting effects of aircraft catapult launchings. II. Visual and postural contributions. *Aviat Space Environ Med.* 1976; 47, 39-41.
- Cohen MM. Perception and action in altered gravity. *Ann N Y Acad Sci.* 1992; 656: 354-362.
- Cohen MM. Elevator illusion and gaze direction in hyper-gravity. *Aviat Space Environ Med.* 1996; 67: 676.
- Collins WE. Vestibular responses from figure skaters. *Aerospace Med.* 1966; 37: 1098-1104.
- Comalli PE. Body position and localization of a visual object. *Percept Mot Skills.* 1963; 16: 86.
- Correia MJ, Hixson WC, Niven JJ. On predictive equations for subjective judgments of vertical and horizon in a force field. *Acta Otolaryngol.* 1968; 230: 1-20.
- Craig JC, Rollman GB. Somesthesia. *Ann Rev Psychol.* 1999; 50: 305-331.

- Craske B, Crawshaw M, Heron P. Disturbance of the oculomotor system due to lateral fixation. *Q J Exp Psychol.* 1975; 27(3): 459-465.
- D**ai M, McGarvie L, Kozlovskaya I, Raphan T, Cohen B. Effects of spaceflight on ocular counterrolling and the spatial orientation of the vestibular system. *Exp Brain Res Experimentelle Hirnforschung.* 1994; 102: 45-56.
- Dai M, Klein A, Cohen B, Raphan T. Model-based study of the human cupular time constant. *J Vestib Res.* 1999; 9: 293-301.
- Darian-Smith I. The sense of touch: performance and peripheral neural processes. In: Smith I (Ed.), *Handbook of Physiology - The nervous system* (vol. 3: pp. 739-789). New-York: Academic Press, 1984.
- Darbelley N, Driss-Ecole D, Perbal G. Cellular differentiation and proliferation in corn roots grown in microgravity (Biocosmos 1985). *Adv Space Res.* 1986; 6(12): 157-160.
- Darlot C. Traitement central des informations otolithiques : Etude par la méthode de rotation autour d'un axe incliné par rapport à la gravité. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 1987.
- Darlot C, Denise P, Droulez J, Cohen B, Berthoz A. Eye movement induced by off-vertical axis rotation (OVAR) at small angles of tilt. *Exp Brain Res Experimentelle Hirnforschung.* 1988; 73: 91-105.
- Denise P, Darlot C, Droulez J, Cohen B, Berthoz A. Motion perceptions induced by off-vertical axis rotation (OVAR) at small angles of tilt. *Exp Brain Res Experimentelle Hirnforschung.* 1988; 73: 106-114.
- Denise P, Etard O, Zupan L, Darlot C. Motion sickness during off-vertical axis rotation: prediction by a model of sensory interactions and correlation with other forms of motion sickness. *Neurosci Lett.* 1996; 203: 183-186.
- De Vries H. The mechanisms of the labyrinth otoliths. *Acta Otolaryngol.* 1950; 38: 262-273.
- Dickey B, Rogers A. Making small planes safer. *Newsweek.* 1999; 26.
- Dietz V, Gollhofer A, Kleiber M, Trippel M. Regulation of bipedal stance: dependence on "load" receptors. *Exp Brain Res.* 1992; 89: 229-231.
- DiZio P, Lackner JR, Held RM, ShinnCunningham B, Durlach NI. Gravitoinertial force magnitude and direction influence head-centric auditory localization. *J Neurophysiol.* 2001; 85: 2455-2460.

Droulez J. Les fonctions otolithiques chez l'homme : Etude des contributions vestibulaires et visuelles à la détermination des mouvements propres rectilinéaires et aux réflexes oculo-moteurs associés. Thèse de Doctorat de Médecine, Université Lariboisière-Saint Louis, Paris VII, 1986.

Droulez J, Berthoz A. Servo-controlled (conservative) versus topological (projective) mode of sensory motor control. In: Bles W, Brandt T (Eds.), Disorders of Posture and Gait (pp. 83-97). Elsevier Science Publishers, 1986.

Ebenholtz SM. Perception of the vertical with body tilt in the median plane. *J Exp Psychol.* 1970; 83(1): 1-6.

Ebenholtz SM, Shebilske W. Instructions and the A and E effects in judgments of the vertical. *Am J Psychol.* 1973; 3: 601-612.

Ebenholtz SM, Shebilske W. The doll reflex: ocular counterrolling with head-body in the median plane. *Vision Res.* 1975; 15(6): 713-717.

Ebenholtz SM, Paap KR. Further evidence for an orientation constancy based upon registration of ocular position. *Psychol Res.* 1976; 38(4): 395-409.

Ebenholtz SM. Determinants of rod and frame effect: the role of retinal size. *Percept Psychophys.* 1977; 22: 531-538.

Einstein A. Die Grundlage der allgemeinen Relativitaetstheorie. *Annalen der Physik.* 1916; 49: 769-822.

Fernandez C, Golberg JM. Physiology of peripheral neurones innervating semicircular canals of the squirrel monkey. II. Response to sinusoidal stimulation and dynamics of peripheral vestibular system. *J Neurophysiol.* 1971; 34: 661-675.

Fernandez C, Goldberg JM. Physiology of peripheral neurons innervating the otolith organs of the squirrel monkey. I. Response to static tilts and to long-duration centrifugal force. *J Neurophysiol.* 1976a; 39: 970-984.

Fernandez C, Goldberg JM. Physiology of peripheral neurons innervating the otolith organs of the squirrel monkey. II. Directional selectivity and force-response relations. *J Neurophysiol.* 1976b; 39: 985-995.

Fernandez C, Goldberg JM. Physiology of peripheral neurons innervating the otolith organs of the squirrel monkey. III. Response dynamics. *J Neurophysiol.* 1976c; 39: 996-1008.

Fitzpatrick R, McCloskey DI. Proprioceptive, visual, and vestibular threshold for the perception of sway during standing in humans. *J Physiol.* 1994; 1: 173-186.

Furman JM, Baloh RW. Otolith-ocular testing in human subjects. *Ann N Y Acad Sci.* 1992; 656: 431-451.

Gillingham KK, Wolfe JW. Spatial orientation in flight. In: Dehart RL (Ed.), *Fundamentals of Aerospace Medicine* (pp 299–381). Lea & Febiger: Philadelphia, 1985.

Gillingham KK, Wolfe JW. Spatial orientation in flight. Brooks AFB, TX: USAF School of Aerospace Medicine, USAFSAM-TR-85-31, 1986.

Glaister DH. Effect of acceleration. In: West JB (Ed.), *Regional difference in the lung* (pp. 323-377). New-York: Academic Press, 1977.

Goldberg JM, Fernandez C. The vestibular system. In: Smith I (Ed.), *Handbook of Physiology - The nervous system* (vol. 3:pp. 977-1021). New-York: Academic Press, 1984.

Goldberg JM, Desmadryl G, Baird RA, Fernandez C. The vestibular nerve of the chinchilla. IV. Discharge properties of utricular afferents. *J Neurophysiol.* 1990; 63: 781-790.

Graybiel A, Clark B, MacCorquodale K. The illusory perception of movement caused by angular acceleration and by centrifugal force during flight. I. Methodology and preliminary results. *J Exp Psychol.* 1947; 37: 170-177.

Graybiel A. Oculogravic illusion. *AMA Arch Ophthalmol.* 1952; 48(5): 605-615.

Graybiel A. The importance of the otolithic organs in man based upon a specific test for utricular function. *Ann Otol Rhinol Laryngol.* 1956; 65(2): 470-487.

Graybiel A, Clark B. Validity of the oculogravic illusion as a specific indicator of otolith function. *Aerospace Med.* 1965; 36: 1173-1181.

Guedry FE. Orientation of the rotation axis relative to gravity: its influence on nystagmus and the sensation of rotation. *Acta Otolaryngol.* 1965; 60: 30-38.

Guedry FE, Rupert AH. Steady state and transient G-excess effects. *Aviat Space Environ Med.* 1991; 62(3): 252-253.

Haustein W, Mittelstaedt H. Evaluation of retinal orientation and gaze direction in the perception of the vertical. *Vision Res.* 1990; 30(2): 255-262.

Highsten S, Fay R, Popper A. *The Vestibular System*. New York: Springer-Verlag, 2004.

Hill AL. Direction constancy. *Percept Psychophys.* 1972; 11: 175-178.

- Hlavacka F, Krizkova M, Horak FB. Modification of human postural response to leg muscle vibration by electrical vestibular stimulation. *Neurosci Lett*. 1995; 189: 9-12.
- Hlavacka F, Mergner T, Krizkova M. Control of the body vertical by vestibular and proprioceptive inputs. *Brain Res Bull*; 1996, 40: 431-435.
- Hoffer ME, Gottshall K, Weisskopf P, Moore RJ, Kopke RD, Wester D, Balastan C. The role of extravestibular inputs in maintaining spatial orientation in military vehicles. RTO-MP-086: Spatial Disorientation in Military Vehicles: causes, consequences and cures. 2002: 3.1-3.7.
- Hoppeler P. Über den Stellungsfaktor der Sehrichtungen eine experimentelle Studie [An experimental study of eye level]. *Zeitschrift für Psychologie*. 1913; 66: 249-262.
- Howard IP, Templeton WB. Human spatial orientation. New-York : Willey, 1966.
- Howard IP. Human visual orientation. New-York : Willey, 1982.
- Howard IP. The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In: Boff K, Kaufman L, Thomas J (Eds), *Handbook of Perception and Human Performance* (vol.1: pp.1-62). New-York:Willey, 1986.
- Howard IP. Interactions within and between the spatial senses. *J Vestib Res*. 1997; 7: 311-345.
- I**mbert M. La vision naturelle: le traitement neuronal de l'information visuelle. *Intellectica*. 1988; 5: 3-31.
- Ito Y, Gresty MA. Subjective postural orientation and visual vertical during slow pitch tilt for the seated human subject. *Aviat Space Environ Med*. 1997; 68(1): 3-12.
- J**äger J, Henn V. Habituation of the vestibulo-ocular reflex (VOR) in monkey during sinusoidal rotation in the dark. *Exp Brain Res Experimentelle Hirnforschung*. 1981a; 41: 108-114.
- Jäger J, Henn V. Vestibular habituation in man and monkey during sinusoidal rotation. *Ann N Y Acad Sci*.1981b; 374: 330-339.
- Janeke JB, Jongkees LBW, Oosterveld WJ Relationship between otoliths and nystagmus. *Acta Otolaryngol*. 1970; 69: 1-6.
- Jarchow T, Mast FW. The effect of water immersion on postural and visual orientation. *Aviat Space Environ Med*. 1999; 70(9): 879-886.

- Jarchow T, Wirz M, Haslwanter T, Dietz V, Straumann D. Perceived horizontal body position in healthy and paraplegic subjects: effect of centrifugation. *J Neurophysiol.* 2003; 90: 2973-2977.
- Jeannerod M. Vestibular projections on the cerebral cortex. *Rev Laryngol Otol Rhinol (Bord).* 1974; 95: 365-367 (suppl).
- Jeannerod M, Magnin M, Schmid R, Stefanelli M. Vestibular habituation to angular velocity steps in the cat. *Biol Cybernetics.* 1976; 22: 39-48.
- Jeannerod M, Biguer B. Egocentric reference and represented space. *Rev Neurol.* 1989; 145 (8-9): 635-639.
- Jia H, Yu L, Bi H, Wang K, Liu Z, Xie S. Perception of the cabin attitude changes in hypergravity. *Aviat Space Environ Med.* 2002; 73(3): 191-193.
- K**arnath HO, Christ K, Hartie W. Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline. *Brain.* 1993; 116: 383-396.
- Kavounoudias A, Gilhodes JC, Roll R, Roll JP. From balance regulation to body orientation: two goals for muscle information processing? *Exp Brain Res.* 1999; 124: 80-88.
- Kawato M. Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol.* 1999; 9: 718-727.
- Keil LC, McKeever KH, Skidmore HG, Hines J, Severs WB. The effect of head-down tilt and water immersion on intracranial pressure in non-human primates. *Aviat Space Environ Med.* 1992; 63: 181-185.
- Kleinhans JL. Perception of spatial orientation in sloped, slanted and tilted visual fields. PhD dissertation, Rutgers University, New Jersey, 1970.
- Korner PI. Integrative neural cardiovascular control. *Physiol Rev.* 1971; 51: 312- 367.
- Kornheiser AS. Adaptation to laterally displaced vision: a review. *Psychol Bull.* 1976; 83(5): 783-816.
- Kothe, A.C. The effect of posture on intraocular pressure and pulsatile ocular blood flow in normal and glaucomatous eyes. *Surv Ophtalmol.* 1994; 38: 191-197.
- Krestovnikov AK. The physiology of man. Moscow: Culture Physique et Sportive, 1954.
- Kushiro K, Dai M, Kunin M, Yakushin SB, Cohen B, Raphan T. Compensatory and orienting eye movements induced by off-vertical axis rotation (OVAR) in monkeys. *J Neurophysiol.* 2002; 88: 2445-2462.

- Lackner JR, Graybiel A. Some influences of touch and pressure cues on human spatial orientation. *Aviat Space Environ Med.* 1978; 49: 798-804.
- Lackner JR, Levine MS. Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles: vibratory myesthetic illusions. *Aviat Space Environ Med.* 1979; 50: 346-354.
- Lackner JR. Multimodal and motor influences on orientation: implications for adapting to weightless and virtual environments. *J Vestib Res.* 1992; 2(4): 307-322.
- Lackner JR, DiZio P. Multisensory, cognitive, and motor influences on human spatial orientation in weightlessness. *J Vestib Res.* 1993; 3(3): 361-372.
- Lackner JR, DiZio PA. Aspects of body self-calibration. *Trends Cogn Sci.* 2000; 4(7): 279-288.
- Lackner JR, DiZio P. Vestibular, proprioceptive, and haptic contributions to spatial orientation. *Ann Rev Psychol.* 2005; 56: 115-147.
- Lacour M. Contribution à l'étude de la restauration des fonctions posturo-cinétiques après labyrinthectomie chez le singe et le chat. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Aix-Marseille I, 1981.
- Lefranc A. Cours Université Paris 6, Le gravitropisme végétal. <http://www.anv.jussieu.fr/vie/dossiers/gravitropisme.html>
- Lee MY, Kim MS, Park BR. Adaptation of the horizontal vestibuloocular reflex in pilots. *Laryngoscope.* 2004; 114: 897-902.
- Lestienne F, Gurfinkel VS. Postural control in weightlessness : a dual process underlying adaptation to an unusual environment. *Trends Neurosci.* 1988; 11: 359-363.
- Li W, Matin L. The influence of saccade length on the saccadic suppression of displacement detection. *Percept Psychophys* 1990a; 48(5): 453-458.
- Li W, Matin L. Saccadic suppression of displacement: influence of postsaccadic exposure duration and of saccadic stimulus elimination. *Vision Res.* 1990b; 30(6): 945-955.
- Li W, Matin L. Eye and head position, visual pitch, and perceived eye level. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 1993; 34: 311.
- Li W, Matin L. Differences in influence between pitched-from-vertical and slanted-from horizontal lines on egocentric localization. *Percept Psychophys.* 1995; 57: 71-83.

- Li W, Matin L. Visually perceived eye level is influenced identically by lines from erect and pitched planes. *Perception*. 1996; 25(7): 831-52.
- Loe PR, Tomko DL, Werner G. The neural signal of angular head position in primary afferent vestibular nerve axons. *J Physiol*. 1973; 230: 29-50.
- Mac**Dougall R. The subjective horizon. *Psychol Rev Monograph*. 1903; 4: 145-166.
- MacDougall HG, Curthoys IS, Betts GA, Burgess AM, Halmagyi GM. Human ocular counterrolling during roll-tilt and centrifugation. *Ann N Y Acad Sci*. 1999; 871: 173-180.
- Mach E. *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen*. Leipzig, Engelmann, 1875.
- Mars F. *La désorientation en aéronautique : apports des neurosciences intégratives à la conception des postes de pilotage*. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Aix Marseille II, 2001.
- Massion J. De la posture au mouvement. In : Nougier V, Blanche JP (Eds.), *Pratique Sportives et Modélisation du Geste* (pp. 195-213). Grenoble: Grenoble Sciences, 1990.
- Massion J, Popov K, Favre JC, Rage P, Gurfinkel V. Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Exp Brain Res*. 1997; 114: 384-389.
- Mast F, Jarchow T. Perceived body position and the visual horizontal. *Brain Res Bull*. 1996; 40(5-6): 393-397.
- Matin L. A possible hybrid mechanism for modification of visual direction associated with eye movements: The paralyzed-eye experiment reconsidered. *Perception*. 1976; 5(2): 233-239.
- Matin L, Picoult E, Stevens JK, Edwards MW Jr, Young D, Macarthur R. Oculoparalytic illusion: visual-fields dependent spatial mislocalizations by humans partially paralyzed with curare. *Science*. 1982; 216(4542): 198-201.
- Matin L. Visual localization and eye movement. In: Boff K, Kaufman L, Thomas J (Eds.), *Handbook of Perception and Human Performance* (vol.1, pp.20-1/20-45). New York: Wiley, 1986a.
- Matin L, Fox CR. Perceived eye level: elevation jointly determined by visual field pitch, EEPI and gravity. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 1986b; 27: 33.

- Matin L, Fox CR. Visually perceived eye level and perceived elevation of objects: linearly additive influences from visual field pitch and from gravity. *Vision Res.* 1989; 29(3): 315-324.
- Matin L, Li W. Visually perceived eye level: changes induced by a pitched-from-vertical 2-line visual field. *J Exp Psychol.* 1992a; 18, 257-289.
- Matin L, Li W. Mislocalizations of visual elevation and visual induced by visual pitch : the great circle model. *Sensing and controlling motion. Ann N Y Acad Sci.* 1992b; 656, 242-265.
- Matin L, Li W. The influence of a stationary single line in darkness on the visual perception of eye level. *Vision Res.* 1994; 34(3): 311-30.
- Matin L, Li W. Light and dark adaptation of visually perceived eye level controlled by visual pitch. *Percept Psychophys.* 1995a; 57: 84-104.
- Matin L, Li W. Multimodal basis for egocentric spatial localization and orientation. *J Vestib Res.* 1995b; 5(6): 499-518.
- Maunsell JH, Newsome WT. Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annu Rev Neurosci.* 1987;10:363-401.
- Mayne RA. A systems concept of the vestibular organs. In: Kornhuber HH (Ed), *Handbook of Sensory Physiology Vestibular System* (pp. 493-580). New-York: Springer, 1974.
- McCabe BF. Vestibular suppression in figure skaters. *Trans Am Acad Ophthalmol Otolaryngol.* 1960; 64: 264-268.
- Merfeld DM. *Spatial Orientation in the Squirrel Monkey: An Experimental and Theoretical Investigation.* PhD thesis, Cambridge, MIT, 1990.
- Merfeld DM, Young LR, Oman CM, Shelhamer MJ. A multidimensional model of the effect of gravity on the spatial orientation of the monkey. *J Vestib Res.* 1993; 3: 141-161.
- Merfeld DM, Zupan L, Peterka RJ. Humans use internal models to estimate gravity and linear acceleration. *Nature.* 1999; 398: 615-618.
- Merfeld DM, Zupan LH, Gifford CA. Neural processing of gravito-inertial cues in humans. II. Influence of the semicircular canals during eccentric rotation. *J Neurophysiol.* 2001; 85: 1648-1660.
- Merfeld DM, Park S, Gianna-Poulin C, Black FO, Wood S. Vestibular perception and action employ qualitatively different mechanisms. I. Frequency response of VOR and perceptual responses during Translation and Tilt. *J Neurophysiol.* 2005a; 94: 186-198.

- Merfeld DM, Park S, Gianna-Poulin C, Black FO, Wood S. Vestibular perception and action employ qualitatively different mechanisms. II. VOR and perceptual responses during combined Tilt and Translation. *J Neurophysiol.* 2005b; 94: 199-205.
- Mergner T, Hlavacka F, Schweigart G. Interaction of vestibular and proprioceptive inputs. *J Vestib Res.* 1993; 3: 41-57.
- Mergner T, Huber H, Becker W. Vestibular-neck interaction and transformation of sensory coordinates. *J Vestib Res.* 1997; 7: 347-367.
- Mikulas S. Evaluation de l'état fonctionnel de l'analyseur vestibulaire en gymnastique sportive. Traduction INSEP. 1994; 348: 179-186.
- Miller EF. Counterrolling of the Human Eyes Produced by Head Tilt with Respect to Gravity. *Acta Otolaryngol.* 1962; 54 (1): 479-501.
- Miller EF, Graybiel A. Magnitude of gravitoinertial force, an independent variable in egocentric visual localization of the horizontal. *J Exp Psychol.* 1966; 71(3): 452-460.
- Mittelstaedt H. A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften.* 1983; 70: 272-281.
- Mittelstaedt H, Fricke E. The relative effect of saccular and somatosensory information on spatial orientation and control. *Acta Otolaryngol.* 1988; 42: 24-30.
- Mittelstaedt H. The role of the pitched-up orientation of the otoliths in two recent models of the subjective vertical. *Biol Cybern.* 1989; 61(6): 405-416.
- Mittelstaedt H. Somatic versus vestibular Gravity reception in man. *Ann N Y Acad Sci.* 1992; 656: 124-139.
- Mittelstaedt H. New diagnostic tests for the function of utricles, saccules and somatic graviceptors. *Acta Otolaryngol.* 1995; Suppl. 520(Pt 1): 188-193.
- Mittelstaedt ML, Mittelstaedt H. The influence of otholiths and somatic graviceptors on angular velocity estimation. *J Vestib Res.* 1996; 6 (5): 355-366.
- Mittelstaedt H. Somatic graviception. *Biol Psychol.* 1996; 42(1-2): 53-74.
- Mittelstaedt H. Interaction of eye-, head-, and trunk-bound information in spatial perception and control. *J Vestib Res.* 1997; 7(4): 283-302.
- Mittelstaedt H. The role of otoliths in perception of the vertical and in path integration. *Ann N Y Acad Sci.* 1999; 871: 334-343.
- Morgan CT. Constancy of egocentric visual direction. *Percept Psychophys.* 1978; 23: 61-68.

- N**emire K, Cohen MM. Visual and somesthetic influences on postural orientation in the median plane. *Percept Psychophys*. 1993; 53 (1): 106-116.
- Niven JJ, Whiteside TCD, Graybiel A. The elevator illusion: apparent motion of a visual target during vertical acceleration. Joint Rept US Naval School of Aviation Medicine, NASA. 1963; N° R-93.
- O**hlmann T. La perception de la verticale. Variabilité interindividuelle dans la dépendance à l'égard des référentiels spatiaux. Thèse de Doctorat. Université Paris VIII, 1988.
- Okada T, Grunfeld E, Shallo-Hoffmann J, Bronstein AM. Vestibular perception of angular velocity in normal subjects and in patients with congenital nystagmus. *Brain*. 1999; 122 (7): 1293-1303.
- Olzak LA, Thomas JP. Seeing spatial patterns. In: Boff KR, Thomas J, Kaufmann L (Eds.), *Handbook of Perception and Human Performance* (vol. 1: pp. 1-56). London: Wiley, 1986.
- Ono H, Angus RG. Adaptation to sensori-motor conflict produced by the visual direction of the hand specified from the cyclopean eye. *J Exp Psychol*. 1974; 103: 1-9.
- Osterhammel P, Terkildsen K, Zirstorff K. Vestibular habituation in ballet dancers. *Acta Otolaryngol*. 1968; 66: 221-228.
- P**aillard J, Amblard B. Static versus kinetic visual cues for the processing of spatial relationships. In: Ingle DJ, Jeannerod M, Lee DN (Eds.), *Brain Mechanisms and Spatial Vision* (pp.299-330). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1985.
- Paintal AS. Vagal sensory receptors and their reflex effects. *Physiol Rev*. 1973; 53: 159-227.
- Papaxanthis C. Traitement sensorimoteur et cognitif du champ gravito-inertiel. *Habilités à Diriger les Recherches*, Université de Bourgogne, Dijon, 2004.
- Patterson JL, Graybiel A. Acceleration, gravity and weightlessness. *Environmental physiology*. Saint Louis: Mosby Company, 1974.
- Park JN. Displacement of apparent straight ahead as an aftereffect of deviation of the eyes from normal position. *Percept Mot Skills*. 1969; 28(2): 591-597.
- Post RB, Leibowitz HW. The effect of convergence on the vestibulo-ocular reflex and implications for perceived movement. *Vision Res*. 1982; 22(4): 461-465.

- Post RB, Welch RB. The role of retinal versus perceived size in the effects of pitched displays on visually perceived eye level. *Perception*. 1996; 25(7): 853-859.
- Previc FH. Neuropsychological guidelines for aircraft control stations. *IEEE Eng Med Biol Mag*. 2000; 19 (2): 81-88.
- Prieur JM. Orientation Spatiale : Référentiels égocentrique et géocentrique et intégration multi-sensorielle. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Aix Marseille II, 2004.
- Prieur JM, Bourdin C, Vercher JL, Sares F, Blouin J, Gauthier GM. Accuracy of spatial localization depending on head posture in a perturbed gravito-inertial force field. *Exp Brain Res*. 2005; 161: 432-440.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Katz LC, LaMantia A-S, McNamara JO, Williams MS. *Neurosciences*. Paris : De Boeck Université, 1999.
- Q**uarck G, Etard O, Darlot C, Denise P. Motion sickness susceptibility correlates with otolith- and canal-ocular reflexes. *Neuroreport*. 1998; 9(10): 2253-2256.
- Quarck G, Denise P. Caractéristiques du réflexe vestibulo-oculaire chez les gymnastes. *Science et Motricité*. 2005; 55: 101-112.
- R**aphan T, Cohen B, Matsuo V. A velocity storage mechanism responsible for optokinetic nystagmus (OKN) optokinetic afternystagmus (OKAN) and vestibular nystagmus. In: Baker R, Berthoz A (Eds), *Control of gaze by brainstem neurons* (pp 37–47). Elsevier: North- Holland Biomedical Press, 1977.
- Raphan T, Matsuo V, Cohen B. Velocity storage in the vestibulo- ocular reflex arc (VOR). *Exp Brain Res*. 1979; 35: 229–248.
- Raphan T, Cohen B, Henn V. Effects of gravity on rotatory nystagmus in monkeys. *Ann N Y Acad Sci*. 1981; 374: 44-55.
- Raphel C, Barraud PA. Perceptual thresholds of radial accelerations as indicated by visually perceived eye level. *Aviat Space Environ Med*. 1994; 65: 2040-2208.
- Raphel C, Cian C, Barraud PA, Micheyl C. Effects of supine body position and low radial accelerations on the visually perceived apparent zenith. *Percept Psychophys*. 2001; 63: 36-46.

- Reuchlin, M. Processus vicariants et différences individuelles. *Journal de Psychologie*. 1978; 2: 133-145.
- Robinson D. The use of control systems analysis in the neurophysiology of eye movements. *Ann Rev Neurosci*. 1975; 4: 463-503.
- Robinson DA. Vestibular and optokinetics symbiosis: an example of explaining by modelling. In: Baker R, Berthoz A (Eds), *Control of gaze by Brainstem neurons* (pp. 49-58). Amsterdam: Elsevier, 1977.
- Rock I. The frame of reference. In Rock I. (Ed.). *The legacy of Solomon Asch* (pp. 243-268). Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1990.
- Roman JA, Warren BH, Niven JI, Graybiel A. Some observations on the behavior of a visual target and a visual afterimage during parabolic flight maneuvers. *Aerospace Med*. 1963; 34: 841-845.
- Rupert A. Tactile situation awareness system: proprioceptive prostheses for sensory deficiencies. *Aviat Space Environ Med*. 2000; 71(9): 92-99.
- Saarinen J. Perception of positional relationships between line segments in eccentric vision. *Perception*. 1987; 16(5): 583-591.
- Saarinen J, Rovamo J, Virsu V. Analysis of spatial structure in eccentric vision. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 1989; 30(2): 293-296.
- Schneider GE. Two visual systems. *Science*. 1969; 163: 895-902.
- Sharp WL. An experimental study concerning visual localization in the horizontal plane. *J Exp Psychol*. 1934; 17: 787-797.
- Schöne H. On the role of gravity in human spatial orientation. *Aerosp Med*. 1964; 35: 764-776.
- Schubert G, Brecher A. Ueber optische lokalisation und Augenstellung bei Vor-Rückwärtsneigung oder exzentrischer Rotation des Körpers. *Z. für Sin*, LXV. 1934; 1-2: 1-26.
- Schwarz U, Henn V. Vestibular habituation in student pilots. *Aviat Space Environ Med*. 1989; 60: 755-761.
- Sherrington CS. On the proprioceptive system, especially in its reflex aspect. *Brain*. 1906; 29: 467-482.

- Stoper AE, Cohen MM. Judgments of eye level in light and in darkness. *Percept Psychophys.* 1986; 40(5): 311-316.
- Stoper AE, Cohen MM. Effect of structured visual environments on apparent eye level. *Percept Psychophys.* 1989; 46(5): 469-475.
- Stoper AE, Cohen MM. Optical, gravitational and kinaesthetic determinants of judged eye level. In Ellis SR, Kaiser MK, Grunwald AJ (Eds.), *Pictorial communication in virtual and real environment* (pp. 390-403). Bristol PA USA, 1991.
- T**anguy SG. Plasticité vestibulaire chez l'Homme : approches écologique et expérimentale
Thèse de Doctorat, Université de Caen/Basse-Normandie, Caen, 2008.
- Tanguy SG, Quarck GM, Etard OM, Gauthier AF, Denise, P. Are otolithic inputs interpreted better in figure skaters? *Neuroreport.* 2008; 19(5): 565-568.
- Trevarthen CB. Two mechanisms of vision in primates. *Psychologische Forschung.* 1968; 61: 229-337.
- Tribukait A. Human vestibular memory studied via measurement of the subjective horizontal during gondola centrifugation. *Neurobiol Learn Mem.* 2003; 80(1): 1-10.
- Trousselard M, Cian C, Nougier V, Pla S, Raphel C. Contribution of somesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical. *Percept Psychophys.* 2003; 65: 1179-1187.
- Trousselard M, Barraud PA, Nougier V, Raphel C, Cian C. Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Brain Res Cogn Brain Res.* 2004; 20(3): 355-362.
- Tschermak-Seysenegg A. *Introduction to physiological optics.* Springfield: Charles C. Thomas, 1952.
- U**sami S-I, Igarashi M, Ishii M, Hozawa J. Unidirectional vestibular habituation in the squirrel monkey. The time course and its influence on optokinetic nystagmus. *Acta Otolaryngol.* 1988; 106: 124-129.
- V**aitl D, Mittelstaedt H, Baisch F. Shifts in blood volume alter the perception of posture. *Int J Psychophysiol.* 1997; 27(2): 99-105.

- Vailt D, Mittelstaedt H, Saborowski R, Stark R, Baisch F. Shifts in blood volume alter the perception of posture: further evidence for somatic graviception. *Int J Psychophysiol.* 2002; 44: 1-11.
- Van Beuzekom AD, Van Gisbergen JAM. Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates. *J Physiol.* 2000; 84: 11-27.
- Van der Kooij H, Jacobs R, Koopman B, Grootenboer H. A multisensory integration model of human stance control. *Biol Cybern.* 1999; 80: 299-308.
- Ventre-Dominey J, Luyat M, Denise P, Darlot C. Motion sickness induced by otolith stimulation is correlated with otolith-induced eye movements. *Neurosci.* 2008; 155(3): 771-779.
- Von Beck H. Gravity changes in aircraft and ships. *J Br Interplanet Soc.* 1956; 15: 73-81.
- Von Gierke HE, Parker DE. Differences in otolith and abdominal viscera graviceptor dynamics: implications for motion sickness and perceived body position. *Aviat Space Environ Med.* 1994; 65(8): 747-751.
- Virsu V, Nasanen R, Osmoviita K. Cortical magnification and peripheral vision. *J Opt Soc Am A.* 1987; 4(8): 1568-1578.
- W**ade NJ, Schone H. The influence of force magnitude on the perception of body position. I. Effects of head posture. *Br J Psychol.* 1971; 62(2): 157-163.
- Wade NJ. The representation of orientation in vision. *Aust J Psychol.* 1992; 44: 139-145.
- Weinstein S. Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, and laterality. In: Kenshalo DR (Ed.), *The skin senses* (pp. 195-222). Springfield, II: Thomas, 1968.
- Welch RB, Cohen MM, Deroshia CW. Reduction of the elevator illusion from continued hypergravity exposure and visual error-corrective feedback. *Percept Psychophys.* 1996; 58: 22-30.
- Whiteside TC. Hand-eye coordination in weightlessness. *Aeromed Acta.* 1961; 32: 719-725.
- Witkin HA, Asch SE. Studies in space orientation: III. Perception of the upright in the absence of a visual field. *J Exp Psychol.* 1948; 38: 603-614.
- Wolfe JW, Cramer RL. Illusions of pitch induced by centripetal acceleration. *Aerospace Med.* 1970; 41(10): 1136-1139.

Wolpert DM, Ghahramani Z. Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci.* 2000; 3: 1212–1217.

Young LR. Role of the vestibular system in posture and movement. In Mountcastle VB. (Ed.). *Medical Physiology* (vol. 1: pp. 705-721). Saint-Louis: Mosby, 1974.

Young LR. Perception of the body in space: Mechanisms. In Smith I (Ed.), *Handbook of Physiology - The nervous system* (vol. 3:pp. 1023-1066). New-York: Academic Press, 1984.

Young LR, Mendoza JC, Groleau N, Wojcik PW. Tactile influences on astronaut visual spatial orientation : human neurovestibular studies on SLS-2. *J Appl Physiol.* 1996; 81(1): 44-49.

Young LR. Humans in the air and space-looking beyond 2020. *Aviat Space Environ Med.* 2009; 80(7): 688.

Zee DS, Hain TC. Clinical implications of otolith-ocular reflexes. *Am J Otol.* 1992; 13(2): 152-157.

Annexes



Annexe 1

Paillard A, Denise P, Barraud PA, Roux A, Cian C. Body and egocentric implication in elevator illusion. *Neurosci Lett.* 2009; 464: 156-159.

Annexe 2

Carriot J, Cian C, Paillard A, Denise P, Lackner JR. Body orientation and visual vertical perception. *Exp Brain Res, in revision.*

Annexe 3

Remerciements

Annexe 1

Paillard A, Denise P, Barraud PA, Roux A, Cian C. Body and egocentric implication in elevator illusion. *Neurosci Lett.* 2009; 464: 156-159.

Annexe 2

Carriot J, Cian C, Paillard A, Denise P, Lackner JR. Body orientation and visual vertical perception. *Exp Brain Res, in revision.*

Annexe 3

Remerciements

Un grand merci...

... à Madame Corinne Cian d'avoir accepté d'être ma directrice de thèse. Je la remercie pour tout ce qu'elle m'a apporté tant d'un point de vue professionnel que personnel. Un merci particulier pour son aide précieuse dans l'écriture de ce document et pour m'avoir permis de participer au travail expérimental décrit dans le chapitre 7.

... à Monsieur Pierre Denise d'avoir accepté la tâche difficile de co-directeur de thèse. Je tiens à souligner sa disponibilité malgré la distance géographique. Je le remercie pour son accueil à Caen, pour son aide pédagogique, et sa confiance. Un grand merci pour m'avoir aidé à participer à plusieurs congrès scientifiques ainsi que de m'avoir permis d'améliorer mon expérience en tant qu'enseignante universitaire. Ma reconnaissance est à la hauteur de la gentillesse et du soutien qu'il m'a apporté.

... à Monsieur Gilles Clément et Monsieur Philippe Perrin pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la tâche de rapporteur de ce travail doctoral. Je tiens également à remercier sincèrement Monsieur Théophile Ohlmann pour sa participation à mon jury de thèse.

... à Madame Jocelyne Ventre-Dominey pour sa patience sans borne, son écoute, et sa disponibilité qui m'ont été nécessaire pour le travail expérimental présenté dans le chapitre 6 de ce document. Je remercie par la même occasion Monsieur Peter Dominey pour sa disponibilité et son aide technique. Je les remercie tous les deux pour leur sympathique accueil dans leur laboratoire et toute la gentillesse qu'ils m'ont offerte.

... au Médecin Chef des Services Martet ainsi que le Médecin Chef des Services Multon pour leur accueil au sein du Centre de Recherche du Service de Santé des Armées. Je tiens à remercier particulièrement le Médecin Chef des Services Multon pour son écoute et sa compréhension dont il a fait preuve durant la fin de ma thèse. Je tiens également à remercier le Médecin Chef des Services Bigard, le Médecin Chef Queyroy et tout particulièrement le Médecin Chef Canini pour leur accueil au sein du pôle Facteurs Humains.

... aux personnels du département Facteurs Humains du CRSSA, en particulier l'étage 'psychologie', pour leur accueil, leur bonne humeur, leur soutien et leur sympathie.

... à toute l'équipe du Service d'Instrumentation du Centre de Recherche des Armées, en particulier à Monsieur Pierre-Alain Barraud pour son aide précieuse et nécessaire dans la mise en place du matériel. Je remercie par la même occasion Monsieur Alain Roux pour son aide et sa patience dans les passations expérimentales.

... à Madame Corinne Ducournau, Madame Angélique Le Breton, et Monsieur Philippe d'Aléo pour leur accueil grenoblois et leur écoute.

... à toute l'équipe INSERM-ERI27 de Caen qui m'a réservé un accueil sympathique et chaleureux au sein de leur laboratoire. Un merci particulier à Sébastien Tanguy pour sa

sympathie et son aide scientifique. Je tiens à réserver mes remerciements les plus affectueux à Madame Isabelle Denise pour sa disponibilité, son accueil amical et sa gentillesse.

... à tous les doctorants du CRSSA et de l'INSERM Motricité-Plasticité de Dijon pour leur amitié et leur soutien. Un merci particulier à Hadrien Ceyte, Jérôme Carriot et surtout Marion Trousselard.

... à tous les sujets ayant participé aux diverses expériences présentées dans ce document. Je les remercie pour leur sérieux et leur disponibilité. Un merci tout particulier à notre sujet pré-test préféré, pour avoir subi sans plainte un entraînement de trois années digne d'un spationaute !

Ces trois années m'ont permis d'élargir mon expérience dans des domaines autres que celui de la recherche, me permettant de faire des rencontres enrichissantes. Pour cela, je tiens à remercier toute l'équipe de l'école doctorale EDISCE, en particulier Aude Martinez pour sa gentillesse et sa disponibilité quasi-illimitée. Mes remerciements vont également à Madame Monica Baciú, pour son aide pédagogique, sa confiance et ses encouragements. Je tiens à remercier l'EDISCE pour la qualité des formations qui m'ont été proposées ainsi que le financement qui m'a permis l'accès à plusieurs congrès scientifiques.

... à Me Claire Calmels et Mr Thierry Pozzo qui m'ont, les premiers, offert leur confiance et leur soutien lors de mes premiers pas dans un laboratoire de recherche. Un grand merci à Claire pour tout ce qu'elle m'a apporté en si peu de temps. Un merci tout particulier à Thierry, avec toute mon admiration.

... à Marie-A., Domi, Marie et Céline pour la relecture de ce document.

... à Marie et Charlotte, pour leur amitié et leur compréhension face à mes longs moments d'indisponibilités.

Rien n'arrive par hasard... C'est pourquoi les amitiés liées tout au long de ces trois années me sont particulièrement chères. Merci à Ouamar, Thomas, Céline, Loubna, et Chloé pour m'avoir soutenu, dans tous les sens du terme. Un grand merci à Mina et Benoit-Alain, pour leur amitié, leur aide, leur écoute quotidienne durant ces deux longues dernières années. Je ne les remercie jamais assez.

Enfin, un immense merci à mes familles. A Lise, Nicolas, et Emilie. A ma belle-famille pour avoir été là à chaque moment difficile, avec un merci particulier à Valérie, Benoît et Séverine. A ma famille, pour leur requiem et leur comic strip : 'rien que moi, elles et vous'. And the last but not the least, to my B.initials... because he is all my reasons.

Perception de l'horizon visuel en milieu d'hyperpesanteur : Rôle des systèmes oculomoteur, otolithique et somesthésique

Résumé : Les déplacements à bord de véhicules de locomotion induisent souvent des stimulations sensorielles à l'origine d'illusions perceptives. Ces perceptions erronées de la position du corps ont été décrites dans la littérature sous le terme de désorientation spatiale, dont l'origine est principalement considérée comme otolithique. En effet, lors d'une accélération linéaire constante vers l'avant, le vecteur résultant de l'accélération imposée et de la gravité n'est plus aligné par rapport à la verticale gravitaire. Comme tout autre accéléromètre physique, le système otolithique ne peut différencier la gravité de toute autre accélération linéaire et va ainsi intégrer ce vecteur résultant, appelé accélération gravito-inertielle (AGI), comme la nouvelle verticale. Parmi les incidences comportementales les plus connues figurent les illusions d'élévation et oculogravique. Ces illusions se traduisent par une perception visuelle erronée de la position des objets en milieu d'hyperpesanteur. Ce travail doctoral s'intéresse *i)* aux sources d'informations sensorielles déterminantes dans les illusions perceptives en milieu d'hyperpesanteur, *ii)* aux différences inter-individuelles dans l'estimation de l'horizon visuel, et *iii)* au rôle des références égocentrée et exocentrée impliquées dans les illusions d'élévation et oculogravique. Nos résultats expérimentaux mettent en évidence : (1) le rôle fondamental de l'intensité gravito-inertielle dans la perception de l'horizon visuel, (2) l'effet couplé de l'orientation corporelle et de la perception visuelle égocentrée dans l'estimation de l'horizon visuel, (3) l'explication en termes otolithiques des différences inter-individuelles conséquentes à la modulation de l'intensité gravito-inertielle, (4) l'apport des informations somesthésiques, notamment pour l'illusion oculogravique. L'ensemble des travaux rapportés dans cette thèse suggère une approche sensorielle en termes otolithique et somesthésique, ainsi qu'une approche individuelle de la perception de l'horizon visuel gravitaire.

Mots clés : Horizon visuel gravitaire, intensité et direction gravito-inertielle, informations otolithiques et somesthésiques, différences inter-individuelles

Perception of visual horizon in a hypergravity environment: role of oculomotor, otolithic and somesthetic systems

Abstract: Travelling on board of locomotion vehicles often induce sensorial stimulations which provoke perceptive illusions. These erroneous perceptions of body position were defined in the literature as spatial disorientation, which is principally considered as otolithic origin. In fact, during a forward sustained linear acceleration, the resultant of the imposed acceleration and gravity is no longer aligned with the gravitational vertical. As other physical accelerometer, the otolithic system cannot discriminate the acceleration of gravity from sustained inertial acceleration, and will perceive this resultant, defined as gravito-inertial acceleration (GiA), as the new vertical. Elevator and oculogravic illusions are listed among the most experienced behavioural effects. These illusions are defined as erroneous visual perception of object position in hypergravity environment. This thesis takes an interest in *i)* sensorial information cues involved in perceptive illusions in hypergravity, *ii)* inter-individuals differences in the estimation of visual horizon, *iii)* the role of egocentric and exocentric references implicated in elevator and oculogravic illusions. Our results highlight: (1) the fundamental role of gravito-inertial intensity in the visual horizon perception, (2) the coupled effect of body and visual egocentric perceptions in visual horizon estimation, (3) inter-individuals differences, due to the modulation of gravito-inertial intensity, explained by otolithic cues, (4) the contribution of somesthetic cues, in particular for oculogravic illusion. All of the studies referred in this thesis suggest a sensory approach in otolithic and somesthetic terms, as well as an individual approach for visual horizon perception.

Keywords: Visual horizon, gravito-inertial intensity and direction, otolithic and somesthetic cues, inter-individual differences