

Jean-Pierre ROLL*

Physiologie de la kinesthèse

La proprioception musculaire : sixième sens ou sens premier ?

Résumé : Husserl, dans ses leçons de 1907, exprimait déjà l'idée que « sans le concours des systèmes kinesthésiques, il n'y a pas là de corps, et pas de chose ». Notre perspective sera d'apporter quelques faits neurobiologiques attestant chez l'homme du rôle fondateur (« constituant », disait Husserl) de la sensibilité proprioceptive, à la fois pour l'intelligence du corps et pour la nécessaire coalescence des espaces corporel et extracorporel. Sensibilité mécanique de l'appareil moteur, distribuée dans la totalité des muscles et profondément enfouie en leur sein, la proprioception musculaire commence seulement à livrer les règles de son organisation et de son fonctionnement. Les codes sensoriels qui la régissent sont des *codes de population* à caractère directionnel et intensif organisés à la fois dans l'espace anatomique et dans le temps. La manipulation expérimentale de cette modalité évoque chez l'homme des illusions kinesthésiques qui peuvent être complexes et relever, selon les cas de la motricité posturale, dirigée ou symbolique. Nous soutiendrons l'idée que les informations proprioceptives, nées de l'action même, sont le principal et premier opérateur de la *conscience du mouvement* et qu'elles participent alors à des fonctions mentales de niveau élevé, fonctions qui émergent clairement au répertoire des *activités cognitives*.

Mots-clés : kinesthésie, proprioception musculaire, illusion de mouvement, IRMf, coordination visuo-motrice.

Abstract: Physiology of kinaesthesia. Muscular proprioception: sixth sense or primary sense ? Husserl, in his 1907 lessons, put forward the following idea: "without the contribution of kinaesthetic systems, there is no body here, and nothing". Our aim here is to present some neurobiological data attesting that proprioceptive sensitivity contributes to body awareness as well as acting as a link between the body and extra-personal space. Mechanosensitivity

* UMR 6149 Laboratoire de Neurobiologie Humaine Université de Provence / CNRS - Marseille.

deeply buried and distributed throughout the whole musculature, proprioception only recently revealed its complex structural and functional properties. The proprioceptive sensory codes are oriented and weighted population codes. Manipulating the muscle proprioceptive sensory modality experimentally by applying vibration to human subjects muscle tendons elicits complex kinaesthetic illusions at both the segmental and whole body levels. We would like to suggest that the proprioceptive feedback signals generated by actions themselves constitute the primary basis of body movement awareness and that this feedback information is involved in the cognitive aspects of motor behavior.

Key words: kinaesthesia, muscular proprioception, illusions of movement, fMRI, visuo-motor coordination.

INTRODUCTION

Dans ses Leçons de 1907, Husserl mettait la phénoménologie sur la voie d'une problématique inédite, à savoir l'exploration des facultés kinesthésiques de l'homme et la révélation du corps propre comme condition de perception d'un monde objectif. Il exprimait aussi l'idée que sans le concours des systèmes kinesthésiques « il n'y a pas là de corps, et pas de chose ».

L'indispensable contribution de l'action, et par-là de la kinesthèse qui la signe, à la représentation du sujet lui-même comme à la constitution du monde perçu par le sujet, ne fait aujourd'hui plus de doute. Il est en effet démontré que les sensibilités kinesthésiques, celles de l'appareil moteur lui-même, sont déterminantes à la fois pour l'élaboration de la connaissance de soi, la maturation fonctionnelle des autres sensibilités, leur exercice et leur mise à jour¹.

Tous nos organes des sens sont en effet portés et transportés par un corps déformable et mobile et ce sont nos actions qui conditionnent et calibrent l'ensemble de nos fonctions sensibles. Ainsi, la connaissance visuelle ou tactile du monde et des objets qu'il contient naît de l'action elle-même et des kinesthèses qui l'accompagnent². C'est d'ailleurs ce que soutiennent aujourd'hui les « théories motrices de la perception »³, le corps constituant en quelque sorte le mètre étalon de nos perceptions. De plus, les sensibilités kinesthésiques interviennent pour mettre en relation

¹ Hein et Diamond 1982; Roll, 1998; Buisseret et al., 1978; Maffei et Fiorentini, 1976; Milleret et al., 1985; Buisseret et Singer, 1983; Fiorentini et al., 1979.

² Gandevia and Burke, 1992; Lackner et Levine, 1979; Roll and Roll, 1996; Roll et al, 1991.

³ Viviani et al., 1997.

fonctionnelle le corps et son espace d'action assurant alors la nécessaire cohésion des espaces corporel et extracorporel⁴.

A l'instar de Husserl pour qui la kinesthèse était « le principal opérateur de la constitution », nous soutiendrons dans cet article que les sensibilités kinesthésiques (ou proprioceptives) ont un rôle fondateur de toute connaissance et notamment de la représentation du corps propre au travers des actions qu'il accomplit. Dès lors, parce que les sensibilités proprioceptives sont celles des actions du corps, nous proposerons qu'elles aient un statut particulier parmi l'ensemble de nos sensibilités. Qu'elles soient considérées comme un *sens premier*, celui qui donne sens à nos autres sens, nous démarquant ainsi des propos de Michel Serres lorsqu'il évoque, dans son ouvrage *Les cinq sens*, la nécessité d'un « sixième sens par lequel le sujet se retourne sur soi et le corps sur le corps » et de nos propres propositions antérieures⁵.

Le titre de cet article renvoie aussi au fait que la neurobiologie contemporaine serait à même d'enraciner physiologiquement le sens du mouvement, la kinesthésie. En effet, notre objectif est bien de présenter un ensemble d'arguments neurophysiologiques et neurocognitifs susceptibles de fournir un support au sens des attitudes et des mouvements du corps.

Les postures et les mouvements du corps, qui traduisent notre présence et notre relation au monde, pourraient constituer l'une des sources d'information les plus puissantes sur le corps lui-même. Les actions lorsqu'elles se déroulent génèrent en effet un concert d'informations sensorielles issues de modalités aussi diverses que le tact, la vision ou la proprioception. Dans ce paysage multisensoriel, les informations qui proviennent des muscles eux-mêmes nous paraissent être les indicateurs les plus fidèles de l'état et des changements d'état de notre corps et donc les plus directement utilisables par le système nerveux central pour élaborer sa connaissance et sa représentation au travers des actions qu'il accomplit⁶.

Les muscles constituent en effet la majeure partie de nos chairs et les masses musculaires sont les tissus de l'action. Leurs propriétés contractiles permettent tout à la fois de configurer, de déformer ou de déplacer le corps. Il s'agit donc bien là du tissu qui donne vie au corps, qui l'anime. Les contractions de nos muscles nous livrent donc les signes de notre appartenance au monde animé, ceux qui nous permettent de savoir que notre corps est vivant parce qu'il bouge ou se déplace.

⁴ Roll et al, 1991; Trotter, 1992.

⁵ Roll et Roll, 1996.

⁶ *Ibid.*

Mais au-delà de leurs fonctions motrices, les muscles sont aussi une chair sensible, un vaste organe des sens distribué dans la totalité du corps⁷. Nos muscles devront dès lors être considérés à la fois comme *des organes moteurs* et comme *des organes des sens*, comme les acteurs mais aussi comme les spectateurs du corps.

Les capteurs dont sont dotés nos muscles sont des mécanorécepteurs dont l'aptitude est justement de détecter en permanence, et de transmettre au cerveau, des informations sur l'état des effecteurs musculaires qui les contiennent et leurs changements d'état au cours de l'action. Ces capteurs, appelés fuseaux neuromusculaires, pourraient à chaque instant, par les messages qu'ils délivrent, rendre compte de la forme du corps lorsqu'il est immobile, et de ses déformations au cours du mouvement. Alors la connaissance que le sujet a de ses propres actions, c'est-à-dire ses kinesthéses, pourrait résulter de la collecte permanente et de l'intégration centrale des messages proprioceptifs d'origine musculaire émis par l'ensemble de la musculature. Dans cette perspective, notre exposé s'organisera en trois parties :

Dans la première seront présentées les propriétés fonctionnelles des capteurs proprioceptifs et la façon dont ils rendent compte, de manière collective, des paramètres spatio-temporels des actions.

Dans la deuxième partie, nous verrons que la manipulation expérimentale de la modalité proprioceptive évoque chez l'homme *des sensations kinesthésiques illusoires* qui peuvent relever, selon les cas, de la motricité posturale, dirigée ou symbolique. Ce dernier argument devrait nous permettre aussi de soutenir l'idée que les informations proprioceptives musculaires, nées de l'action même, participent à des fonctions qui élargissent clairement au répertoire des activités cognitives.

Nous verrons enfin que certaines données expérimentales récentes suggèrent que les informations kinesthésiques issues des muscles pourraient, au-delà de leur rôle cognitif au sein même de l'espace du corps, jouer un rôle d'intégration du corps à son espace d'action.

LA PROPRICEPTION MUSCULAIRE : UN SYSTÈME SENSORIEL MÉCANOSENSIBLE PROFOND, DISTRIBUÉ ET ORIENTÉ.

D'un point de vue fonctionnel, nos muscles doivent être considérés comme constitués de deux compartiments : un compartiment *contractile* qui assure la cohésion posturale du corps ainsi que ses mouvements et un compartiment *sensible* constitué de mécanorécepteurs - les fuseaux neuromusculaires - qui détectent la longueur et les changements de longueur des muscles qui les contiennent. Compartiment moteur et compartiment sensoriel sont

⁷ Roll 1998.

en fait totalement indissociables – inclus l'un dans l'autre - ce qui confère à chacun de nos muscles la possibilité d'assurer simultanément ou alternativement, des fonctions motrices et des fonctions sensibles. La densité des mécanorécepteurs peut d'ailleurs atteindre, dans certains muscles comme ceux du cou ou des doigts, plusieurs dizaines par gramme de tissu musculaire⁸.

La structure des fuseaux neuromusculaires est complexe et nous retiendrons simplement qu'ils peuvent être considérés comme des *micromuscles*, distribués dans le corps des muscles et dotés, dans leur partie équatoriale, de terminaisons nerveuses mécanosensibles de forme annulospiralée (terminaisons primaires), ou « en bouquet » (terminaisons secondaires). Ces deux types de terminaisons sont à la fois sensibles à l'état et aux changements de longueur des muscles qui les abritent. En fait, ce sont surtout des récepteurs sensibles aux allongements musculaires qui surviennent au cours des actions⁹. Leurs propriétés de codage ont pu être étudiées chez l'homme grâce au développement de la méthode microneurographique qui consiste à enregistrer, par microélectrodes insérées dans un nerf périphérique superficiel, les messages sensitifs unitaires qui en sont issus. Cette méthode permet une description directe du trafic neurosensoriel issu des capteurs musculaires lorsque nous réalisons des actions plus ou moins complexes. Ainsi, il a été possible de recueillir l'activité de populations de récepteurs issus de l'ensemble des muscles qui mobilisent une articulation lors de la réalisation de mouvements orientés dans l'espace, ou de mouvements symboliques comme le dessin ou l'écriture¹⁰.

La figure 1 décrit, pour un fuseau neuromusculaire contenu dans un muscle fléchisseur de la cheville, les messages sensoriels signant l'exécution de ces diverses actions : gestes orientés dans toutes les directions d'un espace à deux dimensions (A), exécution de dessins de formes géométriques (B), de lettres (C) et de chiffres (D). L'analyse des données montre que le comportement de l'ensemble des récepteurs distribués dans un muscle donné est très homogène mais que chaque population code tout, ou partie, d'une action particulière et de ses paramètres. Ce codage est directement dépendant des déformations que le muscle qui l'héberge subit selon sa disposition anatomique. L'ensemble des muscles sollicités, et notamment étirés, au cours d'une action particulière, génère en quelque sorte *une signature sensorielle* proprioceptive qui est unique pour un acte donné et parfaitement reproductible lorsque la même action se répète. Ces véritables « codes barres » sensoriels marquant chacune de nos productions motrices sont acheminés vers le système nerveux central par les grandes voies de la sensibilité et distribués dans diverses

⁸ Matthews, 1972.

⁹ Roll et al, 2000; Jones et al., 2001.

¹⁰ Roll et al, 2000 ; Bergenheim et al., 2000; Ribot et al., 2002.

structures sous-corticales et corticales. Leur traitement central est à la base de nos sensations de mouvements : nos kinesthèses, comme nous le montrerons ci-après.

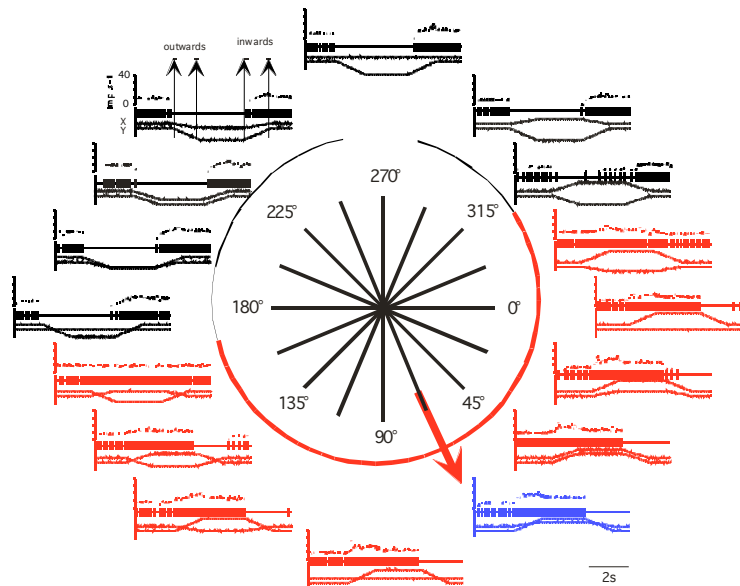


Figure 1A : La proprioception musculaire est une sensibilité orientée.

Enregistrements microneurographiques d'une afférence en provenance d'un fuseau neuromusculaire (Ia) du muscle extenseur commun lors de mouvements spatialement orientés imposés à l'articulation.

Noter que ce capteur n'est activé que dans un secteur angulaire limité (secteur sensoriel préféré) et qu'il est le plus actif lors d'un mouvement dans une direction particulière (direction sensorielle préférée) (d'après Bergenheim, Ribot et Roll 2000).

Des données sensorielles recueillies pendant plusieurs années à l'aide de la méthode microneurographique nous ont permis de constituer une véritable « neurothèque » où sont conservées les signatures sensorielles d'actions diverses de forme et de taille différentes et réalisées à des vitesses variées. L'analyse approfondie de ces messages sensoriels fait aujourd'hui émerger la nature et l'organisation des codes sensoriels qui régissent la modalité proprioceptive musculaire.

Tout d'abord, nous retiendrons, comme le montre la figure 1A, que chaque propriocepteur répond préférentiellement lors d'un mouvement effectué dans une direction donnée : c'est *sa direction sensorielle préférée*, celle qui étire le mieux le muscle qui héberge le capteur. Il répond aussi, mais moins fortement, pour un ensemble de

directions formant un angle précis autour de la direction sensorielle préférée : *le secteur sensoriel préféré*. Chaque muscle attaché à une articulation possède ainsi un secteur de codage qui lui est propre, l'ensemble de ces secteurs couvrant toutes les directions de l'espace d'action de celle-ci¹¹.

Ainsi, à l'instar de l'action de chaque muscle, qui permet de réaliser un mouvement dans une direction donnée, la proprioception est elle-même sollicitée de manière orientée, *mais en miroir* par rapport à l'action. C'est l'allongement inévitable des muscles antagonistes qui survient au cours des actions qui est responsable de l'émission des signaux proprioceptifs qui en décrivent la trajectoire et les paramètres cinématiques comme la direction ou la vitesse¹².

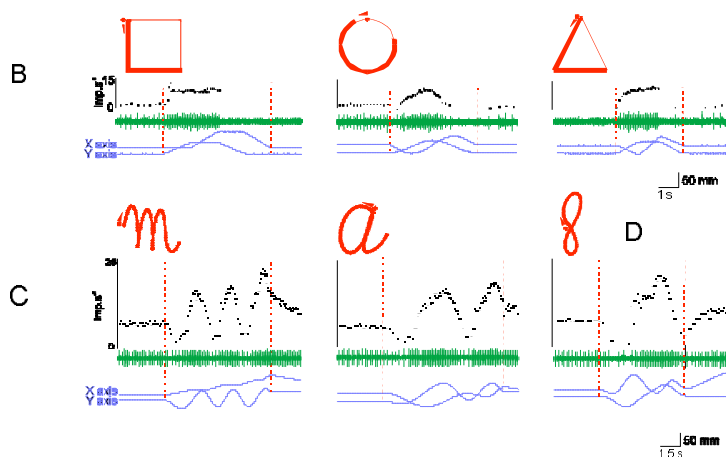


Figure 1B, C, D : Signatures proprioceptives de diverses actions symboliques de dessin (en haut) et d'écriture (en bas). Activité d'un fuseau neuromusculaire (fibre Ia) du muscle extenseur commun lors de l'exécution passive de mouvements symboliques.

Noter en particulier qu'une seule afférence proprioceptive ne peut coder la totalité d'une trajectoire motrice complexe, et que chaque symbole possède une signature sensorielle qui lui est singulière (d'après Roll, Ribot, Bergenheim 2000 ; Roll, Ribot, Bergenheim, Albert 2002).

La figure 1B montre par ailleurs que l'activité des propriocepteurs hébergés par un seul muscle ne peut que très rarement coder la totalité d'un mouvement de dessin ou d'écriture. Le codage de l'ensemble de celui-ci sera alors assuré par la mise en activité successive au cours de l'exécution d'une action des récepteurs contenus dans les divers muscles attachés à l'articulation. Il s'agit d'un code sensoriel multipopulationnel ou chaque muscle participe à son tour tout au long d'un mouvement à son codage. Nous avons pu démontrer, en

¹¹ Bergenheim et al., 2000; Jones et al., 2001.

¹² Bergenheim et al., 2000.

utilisant un modèle vectoriel de traitement de l'information, inspiré des travaux du groupe de Georgopoulos (1984), qu'à chaque instant la somme vectorielle de tous les flux proprioceptifs émis par tous les muscles d'une articulation représentait la vitesse tangentielle instantanée d'une trajectoire motrice. Ainsi, la collecte instantanée de l'ensemble des signaux proprioceptifs issus de tous les muscles déformés par une action la décrit avec précision au système nerveux central, à la fois en terme de direction et de vitesse. Dans ce codage, chaque unité musculaire apporte une contribution sensorielle orientée et pondérée à chaque instant d'un mouvement¹³.

L'ensemble de ces données neurosensorielles laisse supposer que les sensations conscientes de mouvement, les kinesthèses pourraient résulter du traitement simultané de toutes ces informations proprioceptives et de leur intégration perceptive.

LES KINESTHÈSES ONT UNE ORIGINE PROPRIOCEPTIVE MUSCULAIRE

Un artifice expérimental permet d'activer de manière sélective et en l'absence de mouvement les capteurs musculaires, jusqu'à des fréquences pouvant aller jusqu'à 100 cycles par seconde¹⁴. Il s'agit de *vibrations mécaniques* de faible amplitude appliquées au niveau des tendons musculaires. *Ce leurre sensoriel*, lorsqu'on en fait varier la fréquence, est capable de générer des messages proprioceptifs si proches de ceux évoqués au cours d'un mouvement naturel qu'ils induisent, chez un sujet parfaitement immobile, *une sensation illusoire de mouvement*, dont on peut analyser les paramètres à l'aide des méthodes de la psychophysique. Cette observation constitue un argument décisif montrant que la sensibilité musculaire est à la base de la conscience des actions et qu'elle contribue de façon majeure à l'élaboration du sens du mouvement (Fig. 2)¹⁵.

En multipliant le nombre des muscles vibrés et en calquant les variations de fréquence de chaque vibreur sur celles préalablement enregistrées au niveau des fibres sensibles au cours d'un mouvement réel, on est en mesure d'évoquer chez un sujet immobile des sensations de mouvements du corps entier ou de ses segments dont l'expérimentateur peut prévoir les caractéristiques. Ces sensations kinesthésiques constituent de véritables *formes motrices* réellement perçues, mais néanmoins illusoire puisque aucun mouvement n'a été exécuté. Il s'agit de *mouvements virtuels*, comme le montre la figure 2A pour l'avant bras et la main.

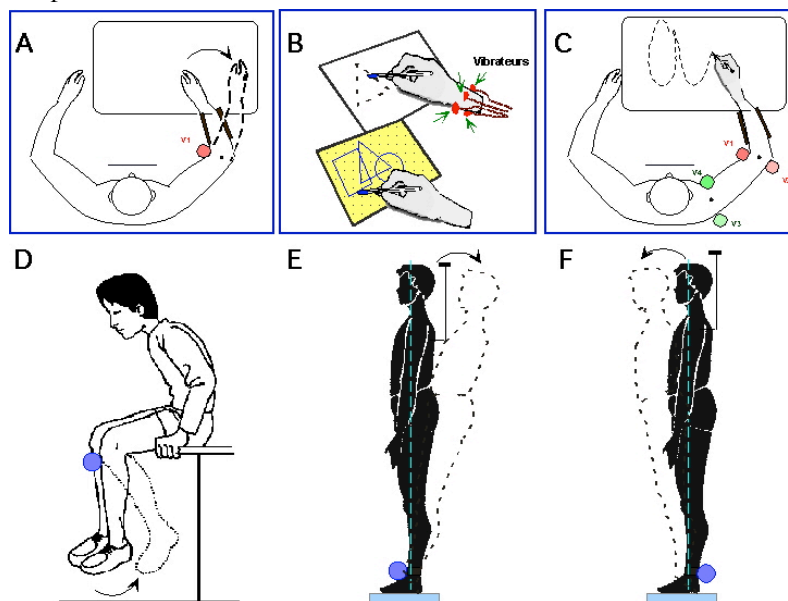


Figure 2 : Illusions kinesthésiques évoquées chez l'Homme par manipulation de la proprioception musculaire. Illusion d'extension de l'avant-bras (A), de dessin de figures géométriques (B) et de symboles graphiques (C) induites par vibration, ou multivibration, des muscles de la main, du bras ou de l'épaule (fréquence 10-100 Hz, amplitude 0,25 mm pic à pic). Illusion de flexion de la jambe (D) et d'inclinaisons orientées du corps entier (E et F) évoquées par vibration des muscles quadriceps, jambiers antérieurs ou soléaires. L'objectivation des sensations de mouvement illusoire est effectuée par une copie active réalisée par le sujet sur une tablette à digitaliser (ABC) ou un joystick (DEF) (d'après Roll et al. 96).

La connaissance acquise des règles qui président au cours d'un mouvement à l'organisation des messages sensoriels issus des muscles, et la compréhension des mécanismes nerveux centraux de décodage de ces messages permet, par exemple en vibrant les tendons des muscles du poignet d'un sujet dont la main ne bouge pas, d'évoquer chez lui la sensation claire et puissante qu'il dessine un carré ou un rectangle qu'il distingue entre eux et, à fortiori, d'une ellipse ou d'un triangle. Là encore, le sujet perçoit *qu'il dessine sans dessiner* (Fig. 2B)¹⁶.

Plus récemment, en manipulant par vibration la sensibilité proprioceptive de muscles de l'épaule et du coude nous avons pu évoquer chez des sujets immobiles *des sensations illusoires* d'écriture de lettres, de mots courts ou de traçage de chiffres. Les patrons complexes de vibration à appliquer sur chaque muscle ont été élaborés en utilisant un modèle géométrique de l'ensemble bras – avant-bras qui permettait de connaître l'évolution de la longueur de chacun des

¹⁶ Roll et Gilhodes 1995; Roll et al., 1995.

muscles impliqués au cours du traçage d'un symbole graphique. Un modèle mathématique de fuseau neuromusculaire permettait ensuite de transformer les longueurs musculaires en fréquences de décharge des récepteurs, et par-là en fréquences de vibration (Fig. 2C)¹⁷.

Après l'application d'un patron de vibration le sujet devait identifier verbalement le symbole perçu puis dessiner celui-ci avec fidélité afin d'en étudier les caractéristiques de forme et la cinématique. 70% des illusions d'écriture de lettres ou chiffres ont été en moyenne identifiées par les sujets. Les chiffres ou les lettres moyennes ressenties et dessinés par l'ensemble des sujets sont représentés sur la figure 3A et B.

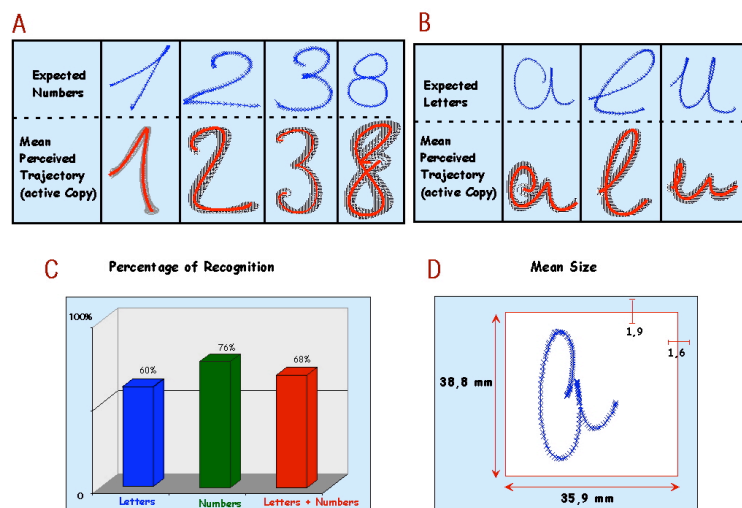


Figure 3 : Mouvements symboliques illusoires d'écriture évoqués au niveau de la main par vibration des muscles du bras et de l'épaule.

A Chiffres attendus et chiffres moyens perçus et reproduits par les sujets (n=10) sur une tablette à digitaliser.

B Lettres attendues et lettres moyennes perçues et reproduites par les sujets (n=10) sur une tablette à digitaliser.

C Taux de reconnaissance (exprimé en pourcentages) des illusions d'écriture pour les lettres, les chiffres et lettres et chiffres confondus

D Taille moyenne des caractères illusoires d'écriture perçus par les sujets (n = 10). (d'après Gilhodes and Roll, 2001).

De tels résultats montrent que les messages sensoriels proprioceptifs issus des muscles de la main qui écrit sont porteurs d'informations de nature cognitive (reconnaissance de forme, catégorisation) susceptibles d'intervenir, au même titre que d'autres

¹⁷ Gilhodes and Roll, 2001.

informations comme la vision dans la spécification symbolique des caractères écrits, et probablement par-là dans les apprentissages linguistiques. Ils soulignent enfin le fait que l'acte d'écrire est bien plus qu'un acte purement moteur et que les kinesthèses qui lui sont associées sont porteuses *du sens des signes* écrits ou dessinés par la main.

Le fait que la manipulation par vibration de la sensibilité musculaire au niveau de la main donne naissance à la perception *de mouvements virtuels symboliques* identifiés et reconnus par le sujet, suggère que la sensibilité musculaire dans son ensemble participe à *des fonctions mentales de niveau élevé*, fonctions qui relèvent clairement du champ *des activités cognitives*.

QUELLES SONT LES RÉGIONS DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE D'OÙ POURRAIT ÉMERGER LA CONSCIENCE DU MOUVEMENT ?

La perception d'un mouvement est indissolublement liée à son exécution. Dès lors, il devient difficile de discerner ce qui, dans la kinesthèse, revient à la commande motrice elle-même¹⁸ de ce qui revient aux réafférences sensorielles¹⁹ nécessairement évoquées lors de l'exécution de l'action. En ce sens, l'activité corticale sous-jacente à l'émergence d'une sensation de mouvement se trouve « contaminée » par l'activité liée à la préparation et à l'exécution motrice. Parvenir à faire percevoir à un sujet qu'il bouge sans qu'il bouge réellement constitue une situation expérimentale privilégiée qui permet d'analyser chez l'Homme les activités cérébrales associées à l'émergence de la kinesthèse *per se*.

Comme nous venons de le voir, il est aujourd'hui possible d'évoquer des sensations kinesthésiques en manipulant la proprioception musculaire à l'aide de vibrations mécaniques appliquées au niveau des tendons musculaires. Nous avons utilisé cet artifice afin de rechercher les sites corticaux impliqués dans le traitement des informations proprioceptives musculaires et notamment dans l'émergence de sensations kinesthésiques. Nous avons pour cela utilisé l'imagerie fonctionnelle cérébrale par résonance magnétique nucléaire (IRMf 3T) et activé par vibration les deux groupes musculaires fléchisseur et extenseur de la main droite. Afin de pouvoir distinguer ce qui, dans le signal d'activation corticale revient aux projections des afférences proprioceptives et ce qui revient à l'émergence des sensations de mouvement, nous avons coactivé ou activé séparément ces deux groupes musculaires. Leur co-activation, à même fréquence (70 Hz) n'évoque pas d'illusion de mouvement²⁰, tandis que leur activation à des fréquences différentes entraîne la

¹⁸ Von Holst, 1954.

¹⁹ Roll et al., 1994 ; Jeannerod, 1994.

²⁰ Gilhodes et Roll, 1986.

perception illusoire d'un mouvement qui aurait étiré le muscle vibré à la fréquence la plus élevée. Dans les deux cas, la somme des flux proprioceptifs afférents au cortex cérébral était, pour des raisons méthodologiques, maintenue constante. Les principaux résultats de cette expérience, réalisée sur huit volontaires sains, sont décrits par la figure 4 où les aires corticales ont été reportées en faisant ressortir le contraste entre les données qui sont, et celles qui ne sont pas, accompagnées d'illusion²¹.

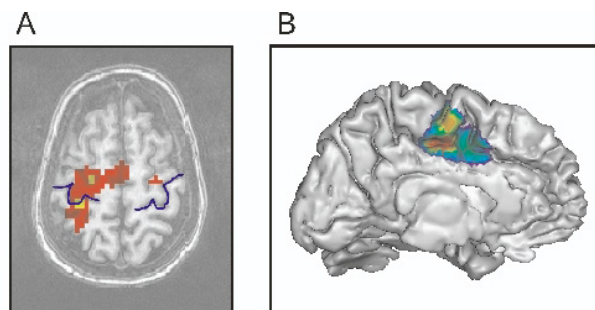


Figure 4 : Aires corticales spécifiquement activées lors de la perception d'un mouvement illusoire de la main.

A. Coupe horizontale (profondeur 52mm). Moyenne des activations corticales chez huit sujets reportées sur l'anatomie d'un seul sujet. Le sillon central est identifié par un trait bleu.

B. Coupe tridimensionnelle interhémisphérique montrant notamment les activations moyennes (n=8 sujets) du gyrus cingulaire lors d'une sensation kinesthésique de la main. Détails dans le texte (d'après Romaiquère et al., 2003).

On notera l'activation significative de quatre régions corticales lorsque les sujets ressentent une sensation kinesthésique : le cortex prémoteur, le cortex sensorimoteur et le cortex pariétal gauche, et les aires motrices supplémentaires et motrices cingulaires gauches et droites. De tels résultats confirment, à l'exception notable des activations pariétales, ceux de Naito et al.²² obtenus dans des conditions comparables à l'aide d'une caméra à émission de positons (PET Scan).

Il se confirme donc que l'émergence consciente de sensations de mouvement nécessite l'activité conjointe du cortex somesthésique pariétal postérieur, des aires prémotrices et motrices et des régions motrices du cortex cingulaire. La mise en évidence par IRMf 3 Tesla d'une forte activité pariétale contemporaine d'une sensation kinesthésique contredit les propositions de Naito et al. qui liaient

²¹ Romaiquère et al., 2003.

²² Naito et al., 1999.

l'émergence de celle-ci à l'activité des seules structures motrices de l'écorce cérébrale. Au contraire, la mise en évidence d'un foyer pariétal conforte les observations anciennes de la neuropsychologie, attribuant à ces régions la genèse des images motrices du corps²³. L'activation des aires pré-motrices et motrices se confirme, indiquant la puissance des liens fonctionnels entre perception kinesthésique et action²⁴. Enfin, l'activation des régions motrices du cortex cingulaire impliquées dans les processus précoces de programmation motrice, d'attention à l'action et d'imitation motrice, suggère que la sensation kinesthésique évoquée par vibration se rapproche plus d'une sensation de mouvement volontaire que d'une sensation de mouvement passif. Reste à analyser la contribution respective et les processus de mise en jeu, qu'elle soit séquentielle ou parallèle, de ces régions corticales dans l'élaboration des kinesthèses. La magnéto-encéphalographie (MEG) qui possède une résolution temporelle bien supérieure à l'IRMf devrait permettre de répondre à ces interrogations. On le voit, se dessine aujourd'hui une véritable physiologie de la kinesthèse et de son origine principalement proprioceptive musculaire, même si d'autres canaux sensoriels apportent, sans nul doute, leur contribution à son élaboration.

L'ensemble des résultats que nous venons d'exposer montre l'actualité de la proposition de Husserl, que « le Je a des sensations (kinesthésiques) et que ces sensations sont localisées dans le corps ».

**« CE N'EST PAS L'ŒIL QUI VOIT, C'EST LE CORPS COMME
TOTALITÉ OUVERTE » (MERLEAU-PONTY)**

Dans *Chose et Espace* Husserl s'est également appliqué à démontrer l'importance des « mouvements de notre corps », et à travers eux des « sensations de mouvement » dans « la constitution visuelle de la spatialité et de la localité » des objets. Pour lui, les divers « décours kinesthésiques » issus de l'œil, de la tête et de la totalité du corps qui le porte et le déplace, s'avéraient indispensables aux processus de localisation visuelle des objets. Des expériences récentes confirment en effet qu'au-delà de sa contribution à la connaissance de soi, la sensibilité des muscles participe à l'exploration de l'environnement grâce aux actions que nous réalisons. Les « actions perceptives », qui orientent et guident nos organes des sens vers leur stimulus, influencent profondément le traitement des messages sensoriels : ainsi, le système nerveux central traite-t-il conjointement les informations visuelles et les informations musculaires nécessairement associées à l'action de voir. Comment pourrions-nous localiser une cible visuelle dans l'espace sans que le système nerveux soit précisément informé du lieu où se trouve le

²³ Hécaen, 1972.

²⁴ Calvin-Figuière et al., 1999, 2000.

corps et, notamment, l'œil ? James Lackner, de l'Université de Brandeis, l'a démontré en plaçant dans l'obscurité, une lumière à l'extrémité du doigt immobile d'un sujet, puis en stimulant par vibration les muscles triceps ou biceps du bras correspondant : en même temps qu'il ressent un mouvement de son bras, le sujet a l'illusion que la lumière se déplace vers lui ou s'éloigne de lui.

En outre, la sensibilité musculaire peut influencer l'interprétation par le cerveau de ce que nous voyons dans l'espace extrapersonnel. Avec Régine Roll et Jean-Luc Velay, nous avons présenté une cible ponctuelle immobile sur un écran en face des yeux d'un sujet immobile. La vibration des muscles inférieurs des yeux, de la partie antérieure du cou ou même des chevilles (qui, lorsque le sujet a les yeux bandés, lui donne l'illusion d'un basculement vers l'arrière) donne au sujet l'illusion d'un déplacement de la cible vers le haut. Si, dans ces mêmes conditions, on demande au sujet de pointer la cible du doigt, il commet une erreur de localisation, dont la direction et l'amplitude varient avec les muscles vibrés et la fréquence de la vibration (Figure 5). Enfin, quand les muscles oculaires externes des deux yeux sont vibrés simultanément, le sujet a l'impression que la cible se rapproche de lui: les messages évoqués simulent ceux qui sont normalement associés à la convergence des yeux lorsque nous suivons du regard un objet qui se rapproche de nous²⁵.

²⁵ Roll et Roll, 1996.

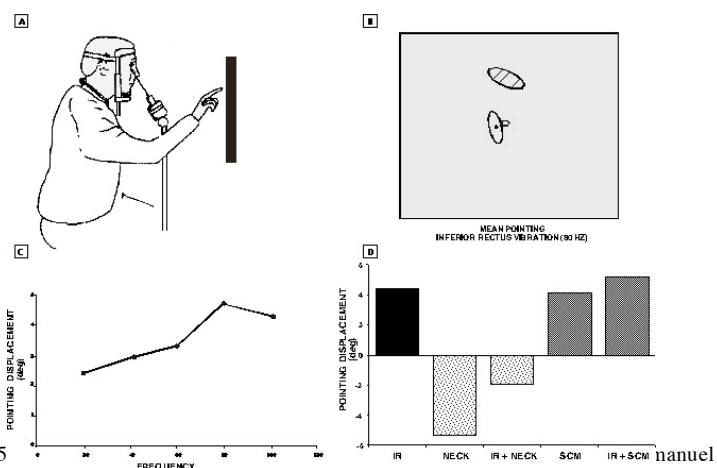


Figure 5 de cible visuelle
 A. Dispositif expérimental de pointage manuel d'une cible.
 B. Erreurs de pointage induites par vibration du muscle inférieur de l'œil droit (80 Hz). Ellipse de confiance des pointages contrôle (blanc) et sous vibration (hachuré).
 C. Déplacement moyen des pointages en fonction de la fréquence de vibration.
 D. Déplacement moyen des pointages dans cinq conditions de vibration des muscles extra-oculaires et/ou de la nuque.
 (IR : Droit Inférieur; SCM: Sternocléïdomastoïdiens ; Neck: Muscles Splenii)
 (d'après Roll et al., 1991).

A l'appui de cette description, Yves Trotter, de l'Université de Toulouse, a récemment observé, chez le singe, que l'activité de certains neurones du cortex visuel dépend de l'angle de convergence des deux yeux. Des messages provenant des récepteurs sensoriels des muscles extra-oculaires arriveraient donc directement dans le cortex visuel et contribueraient à la représentation des distances et du monde en trois dimensions.

La rétine est portée par un ensemble de segments corporels mobiles et emboîtés que sont successivement l'œil, la tête, le tronc et les jambes : les signaux proprioceptifs, issus de toute la chaîne des muscles mobilisant ces segments, « disent » à tout instant au cerveau quelle est l'attitude ou quels sont les mouvements du corps, et lui permettent le calcul de la position absolue de la rétine dans l'espace. L'ensemble des informations issues des muscles, depuis ceux des pieds qui ancrent le corps sur le sol jusqu'à ceux des yeux qui ouvrent le corps sur le monde (qu'avec R Roll, nous avons nommé « chaîne proprioceptive ») est indispensable à la connaissance, à chaque instant, de notre position dans l'espace. De ce point de vue, la proprioception musculaire assure aussi des fonctions extéroceptives en reliant fonctionnellement le corps à son espace d'action.

En conclusion, nous retiendrons qu'aujourd'hui se fait jour une véritable physiologie de la kinesthèse qui permet d'enraciner le sens du mouvement dans les propriétés biologiques du vivant. Le corps lui-même, parce qu'il est doté de ses propres sensibilités (sensibilités proprioceptives), est à même de se « décrire » en permanence au cerveau afin qu'émerge la conscience des actions dans lesquelles il est engagé. Cette conscience de l'action semble trouver sa source au sein même de l'appareil moteur et notamment dans la sensibilité proprioceptive dont il est doté. Plus qu'un « sixième sens », la sensibilité proprioceptive pourrait être un *sens premier* indispensable à l'émergence de la conscience de soi en tant qu'être capable d'action. De sorte que nos actions, connues de nous, seraient à même de donner du sens à nos cinq autres sens dont elles déterminent la maturation fonctionnelle, l'exercice et la mise à jour.

Références bibliographiques

- Bergenheim M., Ribot-Ciscar E., Roll J.-P. (2000). Proprioceptive population coding of 2-D movements in humans: Part I. Muscle spindle feedback during "spatially oriented movements", *Experimental Brain Research*, 134: 301-310.
- Buisseret P., Gary-Bobo E., Imbert M. (1978). Ocular mobility and recovery of orientational properties of visual cortical neurones in dark-reared kittens. *Nature* (London), 272: 816-17.
- Buisseret P. and Singer W. (1983). Proprioceptive signals from extraocular muscles gate experience-dependent modifications of receptive fields. *Exp Brain Res*, 51: 443-50.
- Calvin-Figuière S., Romaguère P., Gilhodes J.-C., Roll J.-P. (1999). Antagonist motor responses correlated with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Experimental Brain Research*, 124 : 342-350.
- Calvin-Figuière S., Romaguère P., Gilhodes J.-C., Roll J.-P. (2000). Relations between the direction of vibration-induced kinesthetic illusions and the pattern of activation of antagonist muscles. *Brain Research*, 881 : 128-138.
- Eklund G. (1972). Position sense and state of contraction; the effects of vibration. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, 35: 606-611.
- Fiorentini A., Maffei L., Bisti S. (1979). Change of binocular properties of cortical cells in the central paracentral visual field projections of monocularly paralysed cats. *Brain Res*, 171: 541-44.
- Gandevia S.C. and Burke D. (1992). Does the nervous system depend on kinaesthetic information to control natural limb movements? *Behav. Brain Res.*, 15 614-632.
- Georgopoulos A.-P., Caminiti R., Kalaska J.-F. (1984). Static spatial effects in motor cortex and Area 5: quantitative relations in a two-dimensional space. *Exp Brain Res* 54: 446-454

- Gilhodes J.-C., Roll J.-P. (2001). Virtual hand-writing induced by well-patterned tendon vibration in humans. *First joint meeting of the EBBS and EPPS*, Septembre 8-12, Marseille
- Gilhodes J.-C., Roll J.-P. and Tardy-Gervet M.-F. (1986). Perceptual and motor effects of agonist-antagonist muscle vibration in *Man. Exp. Brain Res.*, 61 : 395-402.
- Goodwin G.M., McCloskey D.I., Matthews P.B. (1972). Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: contribution by muscle spindles to perception ? *Science*, 175: 1382-84.
- Hécaen H. (1972). *Introduction à la Neuropsychologie*. Larousse Ed. Paris, 327 pp
- Hein A. et Diamond R. (1982). Contribution of eye movement to representation of space, in A. Hein et M. Jeannerod (Eds) *Spatially oriented behaviour*, New York, Springer Verlag, pp 119-133
- Husserl E. (1907). *Chose et Espace. Leçon de 1907*. PUF Ed. Paris (Réédition 1989)
- Jeannerod M. (1994). The representing brain. Neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Science*, 17(2) : 187-245
- Jones K.E., Wessberg J., Vallbo A.B. (2001). Directional tuning of human forearm muscle afferents during voluntary wrist movements. *J Physiol*, 536(2) 635-47.
- Lackner J.R. and Levine M.S. (1979). Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles : vibratory myesthetic illusions. *Aviat Space Environ Med*, 50(4) : 346-54.
- Maffei L., Fiorentini A. (1976). Asymmetry of motility of the eyes and change of binocular properties of cortical cells in adult cats. *Brain Res.* 105: 73-78.
- Matthews P.B.C. (1972). *Mammalian Muscle Receptors and their Central Actions*. Edward Arnold Ltd, London. pp 1-630.
- Milleret C., Gary-Bobo E., Buisseret P. (1985). Responses of visual cortical cells (area 18) to extraocular muscles stretch or nerve stimulation in cats and normal or deprived kittens. *Neurosc. Lett*, 22: S298.
- Naito E., Ehrsson H.H., Geyer S., Zilles, K., Roland P.E. (1999). Illusory arm movements activate cortical motor areas : a positron emission tomography study. *J Neuroscience*, 19(14) : 6134-44.
- Ribot-Ciscar E., Bergenheim M., Roll J.-P. (2002). The preferred sensory direction of muscle spindle primary endings influences the velocity coding of two-dimensional limb movements in humans. *Exp Brain Res.* 145(4) : pp 429-36.)
- Roll J.-P., Gilhodes J.-C., Roll R., Harlay F. (1995). Are proprioceptive sensory inputs combined into a "Gestalt" ? Vibration-induced virtual hand drawing or visual target motion. *Attention and Performance*, 12 : 291-314.
- Roll J.-P. (1998). Les muscles, organes de la perception. *Pour la Science*. Juin 1998 : 92-99.

- Roll J.-P., Roll R. (1996). Le Schéma corporel. *Sciences et Vie. Les fonctions du Cerveau*. Excelsior Publications (Paris), Hors Série N°195, Juin 1996, pp 70-79.
- Roll J.-P., Vedel J.-P. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.*, 47 : 177-190.
- Roll R., Velay J.-L., Roll J.-P. (1991). Eye and neck proprioceptive messages contribute to the spatial coding of retinal input in visually-oriented activities. *Exp. Brain Res.*, 85 : 423-431.
- Roll J.-P., Bergenheim M., Ribot-Ciscar E. (2000). Proprioceptive population coding of 2-D limb movements in humans : Part II. Muscle spindle feedback during "drawing like movements" *Experimental Brain Research*, 134: 311-321.
- Roll J.-P., Gilhodes J.-C., Roll R. (1994). Kinaesthetic illusions as tools in understanding motor imagery. *Behavioral and Brain Sci.*, 17(2): 220-221.
- Roll J.-P., Vedel J. and Roll R. (1989). Eye, head and skeletal muscle spindle feedback in the elaboration of body references. *Progress in Brain Research*, vol 80 : 113-123.
- Roll J.-P. (1998). Les muscles, organes de la perception. *Pour la Science*. Juin 1998 : 92-99.
- Roll J.-P., Gilhodes J.-C. (1995). Proprioceptive sensory codes mediating movement trajectories perception : human hand vibration-induced drawing illusions. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 73 : 295-304.
- Roll J.-P., Roll R. (1996). Le Schéma corporel. *Sciences et Vie. Les fonctions du Cerveau*. Excelsior Publications (Paris), Hors Série N°195, Juin 1996, pp 70-79.
- Roll J.-P., Vedel J.-P. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.*, 47 : 177-190.
- Romaiguère P., Anton J.L., Roth M., Casini L., Roll J.-P. (2003). Kinaesthetic activates both motor and parietal cortical areas in humans: a parametric fMRI study. *Cognitive Brain Research*. 16 : 74-83
- Serres M. (1998). *Les Cinq sens*. Hachette (Ed) Paris
- Trotter Y. (1992). Des muscles pour voir en trois dimensions. *La Recherche*, 248(23): 1320-1322.
- Viviani P., Baud-Bovy G., Redolfi M. (1997). Perceiving and tracking kinesthetic stimuli : further evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychology*, 23(4) 1232-52.
- Von Holst E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *Br J Animal Behav*, 2: 89-94.