



INSTITUT ////////////////  
DES SCIENCES ETIENNE  
DU MOUVEMENT JULES  
////////////////////// MAREY

**AIX-MARSEILLE UNIVERSITE  
ECOLE DOCTORALE SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN**

**CADRES DE REFERENCE SPATIAUX :  
DES ESPACES FORMELS A L'ESPACE REPRESENTE**

**Mémoire présenté en vue de l'obtention de  
l'Habilitation à Diriger des Recherches**

**par**

**LIONEL BRINGOUX**

Soutenu le 06 juillet 2018

Jury d'examen :

Dr. Christine ASSAIANTE	CNRS / Aix-Marseille Université	(Rapporteur)
Pr. Yann COELLO	Université de Lille	(Rapporteur)
Pr. Dominic PERENNOU	CHU / Université Grenoble Alpes	(Rapporteur)
Dr. Michel DENIS	CNRS / Université de Paris Sud	(Examineur)
Dr. Yury IVANENKO	Fondazione Santa Lucia (Italie)	(Examineur)
Dr. Jean-Louis VERCHER	CNRS / Aix-Marseille Université	(Tuteur)
Pr. Eric BERTON	Aix-Marseille Université	(Président du jury)

-----





*« Je crois que si par espace on entend un continu mathématique à trois dimensions, c'est l'esprit qui le construit, mais il ne le construit pas avec rien, il lui faut des matériaux et des modèles »*

Henri Poincaré, *La valeur de la science* (1905) p. 98

***A ma famille, présence inspirante et support indéfectible.***



# Remerciements

*Quand l'environnement est un espace de soutien, il devient référent.*

Je tiens tout particulièrement à remercier les membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail et de participer aux échanges autour des cadres de référence spatiaux.

Mon intérêt pour la thématique perceptivo-spatiale n'aurait pu voir le jour sans le rôle important de mes directeurs de thèse, Vincent Nougier et Christian Raphel, et de mes superviseurs post-doctoraux, Adolfo Bronstein et Michael Gresty. Je leur en sais gré pour cela.

Je pense ensuite à mes premiers collaborateurs marseillais, Christophe Bourdin, Jean-Louis Vercher et Gabriel Gauthier, connus dès l'époque grenobloise, précieux conseillers scientifiques dont le regard avisé voire exigeant m'a permis de rechercher constamment l'amélioration.

Je remercie naturellement l'ensemble des personnels que j'ai côtoyés depuis ma titularisation au sein de la Faculté des Sciences du Sport (d'abord membre du Laboratoire Mouvement et Perception puis de l'Institut des Sciences du Mouvement), pour m'avoir offert un environnement scientifique et social de haute qualité. Personnels chercheurs, ingénieurs, techniciens ou administratifs, qu'ils en soient tous remerciés.

Dans ce parcours scientifique, mes pensées vont également à mes étudiants de thèse, Aurore Bourrelly, Cécile Scotto di Cesare, et Thomas Macaluso, pour lesquels la formation et l'accompagnement ont véritablement été des activités partagées : on apprend toujours autant qu'on transmet.

L'amitié de très longue date issue des rencontres professionnelles est un fruit rare qu'il faut savoir cultiver, et c'est à ce titre un plaisir de compter Frédéric Danion, Fabrice Sarlegna, Jérôme Carriot ou encore Hadrien Ceyte parmi les relations les plus fortes et durables.

Enfin, je voudrais naturellement citer mes parents, ma compagne Caroline et mes enfants Thomas et Célia, pour me procurer tant de bonheur au quotidien et pour leur soutien inconditionnel. Ce travail leur est dédié.



# Avant-propos

L'Espace a toujours fasciné.

La polysémie du terme en est d'ailleurs révélatrice. Des grands espaces de l'Ouest américain à l'espace intersidéral (terme qui a jalonné les dessins animés de mon enfance), l'espace est une machine à rêves, source d'inspiration créatrice et d'aventures imaginées. Les trois dimensions accessibles au sujet percevant sont en effet autant d'invitations au voyage et à la découverte. L'espace appelle le mouvement et intègre le temps. En ce sens, toute idée de déplacement dans un espace considéré peut servir à définir une métrique, une géométrie et une temporalité.

Mon parcours post-doctoral m'a permis de mieux comprendre le lien indissociable qui associe perception spatiale et action, et j'ai progressivement intégré dans mes études l'analyse du mouvement aux outils traditionnels de psychophysique permettant de questionner les aptitudes perceptivo-spatiales. Si le sujet percevant est donc un sujet agissant potentiel, celui-ci perçoit et agit également en fonction des expériences qu'il vit. J'ai peu à peu considéré que cette singularité individuelle, plutôt que d'être un obstacle à l'homogénéité des observations tant recherchée, constituait une information riche permettant de mettre en exergue le rôle du vécu perceptivo-moteur et des attentes cognitives dans les jugements spatiaux.

La place de l'observateur dans la structuration perceptive de son espace apparaît donc centrale et sera au cœur de la réflexion que nous conduirons à travers cette thèse d'HDR. Entre réalité physique, sensations, reconstruction, projections, ou encore expérience, nous verrons comment l'espace perçu ne peut être considéré comme le simple calque d'une géométrie rigide décidée à l'avance et sans lien avec l'individu. A cet égard, nous réhabiliterons le rôle du corps, de sa configuration et de son orientation dans les jugements perceptivo-spatiaux référés à l'espace extérieur, et vice versa, le rôle des éléments qui structurent l'environnement extérieur dans les jugements perceptivo-spatiaux référés au corps. De cette interaction naturelle entre corps et espace, nous proposerons l'idée d'une représentation spatiale contextuelle, évolutive, basée sur des processus de combinaison pondérée entre référentiels physiques disponibles à l'observateur pour ses jugements perceptifs de localisation et d'orientation.

Dans le chapitre 1, nous présenterons les systèmes de coordonnées classiquement utilisés par les psychologues pour structurer l'espace et nous soulèverons la question du bien-fondé de cette structuration au regard de sa réalité perceptive.

Le chapitre 2 apportera quelques éléments sur les liens unissant les informations sensorielles disponibles à l'observateur et ses représentations spatiales. Ces éléments nous permettront de poursuivre notre questionnement sur la réalité objective des représentations physiques des référentiels spatiaux au sein du système nerveux central.

Les chapitres 3 et 4 seront dédiés à la présentation synthétique de nos travaux expérimentaux autour de la perception de l'espace géocentré et de l'espace égocentré. Nous y traiterons de verticale et d'horizon subjectifs, et d'aptitudes de localisation de cibles par rapport au corps dans différents contextes environnementaux.

Enfin, le chapitre 5 offrira quelques perspectives de recherche qui découlent de ces travaux. Nous insisterons sur la nécessité de mettre en œuvre une approche différentielle, pour comprendre non seulement les processus d'intégration des informations sensorielles mais aussi la combinaison des indices d'orientation et des références disponibles pour la perception spatiale.



## Table des matières

Chapitre 1. Des référentiels pour structurer l'espace .....	1
1.1. Cadres de référence et référentiels spatiaux .....	2
1.1.1. Définition et déterminants constitutifs .....	2
1.1.2. Espace physique versus espace perceptivo-moteur ? .....	4
1.1.3. Une structuration spatiale pour l'observateur ou le chercheur ? .....	5
1.2. Références égocentrées et exocentrées .....	7
1.2.1. Références égocentrées : des axes corporels signifiants.....	7
1.2.2. Références exocentrées : vers une dissociation entre références allocentrées et géocentrées.....	11
1.2.3. Synthèse.....	17
Chapitre 2. Des processus d'intégration donnant accès aux références spatiales.....	21
2.1. Spécifications sensorielles des référentiels spatiaux .....	22
2.1.1. Spécificités sensorielles et évocation naturelle .....	22
2.1.2. Vers une spécification multimodale des référentiels spatiaux .....	26
2.2. Des référentiels représentés ? .....	28
2.2.1. Les arguments neurophysiologiques .....	28
2.2.2. Les arguments comportementaux (effets de contexte).....	32
Chapitre 3. Perception de l'espace géocentré.....	35
3.1. La Verticale Subjective.....	35
3.1.1. Effet de l'ancrage des indices visuels sur l'orientation de tête (Mars et al., 2005).....	35
3.1.2. Influence du contenu de la scène visuelle (Bringoux et al., 2009) .....	36
3.1.3. Approche différentielle et spécificité du jugement de l'orientation verticale d'un objet versus du corps (Scotto Di Cesare et al., 2015).....	37
3.1.4. Conséquences de l'absence d'indices somesthésiques. Cas d'une patiente désafférentée (Bringoux et al., 2016) .....	38
3.2. L'Horizon Subjectif.....	39
3.2.1. Effet de l'inclinaison du corps en tangage (Bringoux et al., 2004).....	39
3.2.2. Impact d'un déficit vestibulaire bilatéral (Bringoux et al., 2007).....	40
3.2.3. Absence de gravité et indices somesthésiques (Carriot et al., 2004) .....	41
3.2.4. Influences cognitives (Bringoux et al., 2006) .....	42
3.3. Le paradigme du franchissement d'obstacles .....	43
3.3.1. Effet de l'inclinaison du corps en tangage (Bringoux et al., 2008).....	43
3.3.2. Influence de l'orientation de regard (Bourrelly et al., 2009).....	43
3.3.3. Effet de la configuration posturale (Bourrelly et al., 2011) .....	44
3.3.4. Conflit entre orientation du flux visuel et orientation du corps (Bourrelly et al., 2014) .....	45

Chapitre 4. Localisation spatiale égocentrée.....	47
4.1. Pointage continu.....	47
4.1.1. Effet d'une modification graduelle du vecteur gravito-inertiel (Scotto di Cesare et al., 2011) .	47
4.1.2. Conflit entre informations visuelles et gravito-inertielles (Scotto di Cesare et al., 2011).....	47
4.2. Pointage discret.....	48
4.2.1. Influence de l'inclinaison progressive du corps en tangage et conflit entre informations visuelles et posturales (Scotto di Cesare et al., 2014).....	48
4.2.2. Microgravité et restitution d'un moment pseudo-gravitaire à l'épaule (Bringoux et al., 2012).....	49
4.2.3. Simulation microgravitaire en milieu subaquatique (Macaluso et al., 2016).....	50
Chapitre 5. Bilan et projet de recherche.....	53
5.1. Bilan et synthèse .....	53
5.2. Rôle de la cognition dans les liens entre modalités sensorielles et référentiels spatiaux .....	55
5.2.1. Caractère appétant ou répulsif de la scène visuelle sur la vection optostatique et optocinétique .....	56
5.2.2. Contenu sonore et vection dynamique ressentie.....	57
5.2.3. Corrélats neurophysiologiques associés à l'évolution du sentiment de vection .....	57
5.3. Approche différentielle et préférences individuelles dans l'utilisation de références spatiales.....	58
5.3.1. Signature amodale de la dépendance à l'égard du champ dans l'estimation de la VVS.....	59
5.3.2. Corrélats psychologiques : traits de personnalité et état contextuel dans les différences de ressenti vectionnel .....	60
5.3.3. Pratique sportive et effets de l'expérience perceptivo-motrice dans la lecture des références spatiales .....	61
5.4. Dynamique de repondération des références spatiales .....	63
5.4.1. Evolution du poids accordé aux références spatiales selon le degré d'expertise sportive .....	63
5.4.2. Repondération des références spatiales en immersion sèche.....	64
5.4.3. Repondération des références spatiales lors d'une immersion longue en scaphandre.....	65
5.5. Applications industrielles et sociétales .....	66
5.4.1. Transport : contrôle et ergonomie des déplacements.....	66
5.4.2. Jeux vidéo : réalité virtuelle et présence.....	67
5.4.3. Traitement clinique de déficits perceptivo-spatiaux .....	68

# Chapitre 1. Des référentiels pour structurer l'espace

« C'est quand on a voulu introduire la mesure dans le continu que ce continu est devenu l'espace et que la géométrie est née. »

Henri Poincaré, *La science et l'hypothèse* (1902).

Structurer l'espace revient-il à structurer la perception spatiale ? Cette question a été abordée depuis fort longtemps et revient à considérer les liens entre des lois mathématiques ou physiques qui semblent s'appliquer à sinon régir notre environnement, et la façon dont nous appréhendons ce même environnement.

Les premières réflexions philosophiques initiées dès l'antiquité sur le sujet contiennent l'idée selon laquelle notre seule sensibilité ne suffit pas à rendre compte de notre espace environnant. Selon Platon, la perception en tant que connaissance sur le monde ne peut se construire sur la base d'un simple agrégat de sensations (Platon, *Théétète* ; 369 av JC). Ce positionnement va durablement marquer la philosophie contemporaine, instaurant l'idée d'un « jugement référé de l'entendement » à l'origine de nos perceptions subjectives (Kant, *Prolégomènes à toute métaphysique future* ; 1865). Dans ce contexte, Nietzsche parle même des limites de la perception associées au fait que le sujet percevant s'inscrit dans une « ligne d'horizon » dont il ne peut s'échapper, dans un espace où il est enfermé (Nietzsche, *Aurore* ; 1881). Dès lors, le concept même de représentation spatiale découle assez naturellement de ces considérations, et reflète les exigences de structuration de l'espace conditionnées par les limites évoquées précédemment. Ainsi, même si Poincaré reconnaissait déjà que l'espace représentatif ne pouvait être qu'une image déformée de l'espace géométrique (Poincaré, *La science et l'hypothèse* ; 1902), la question de ce que contiennent les représentations spatiales et la façon dont elles s'organisent est devenue centrale dans les recherches actuelles sur la perception spatiale.

Dans les paragraphes suivants, nous discuterons de la notion de référentiels spatiaux, en questionnant spécifiquement les formes de structuration spatiale disponibles et leur relation avec l'observateur dans le cadre de sa construction perceptive de l'espace ou des espaces environnants.

## 1.1. Cadres de référence et référentiels spatiaux

### 1.1.1. Définition et déterminants constitutifs

#### 1.1.1.1. *Système de coordonnées spatiales*

Comment donc notre cerveau structure-t-il l'espace perceptif, et quels systèmes ou règles de mise en relation des éléments constitutifs de notre environnement et de nous-mêmes dans cet environnement utilise-t-il à cet égard ?

De cette question émerge la nécessaire formalisation des différentes façons de spécifier la localisation et l'orientation d'entités présentes dans notre environnement. La littérature a très rapidement convergé vers une terminologie commune pour exprimer un tel formalisme, en parlant de *cadres de référence*. Les écrits de Paillard (1971) à ce propos n'y sont certainement pas étrangers et sont encore considérés comme séminaux dans bon nombre de revues de questions sur la thématique.

Formellement, et selon une acception très consensuelle, un cadre de référence (ou référentiel, terme souvent considéré comme synonyme) repose sur un système de coordonnées permettant de localiser tout élément dans un espace donné (Berthoz, 1991; Klatzky, 1998). Si l'on se place dans une perspective newtonienne pour laquelle le temps est un continuum absolu, les référentiels se limitent à un système de coordonnées spatiales. Spécifiquement, un tel système de coordonnées nécessite simplement de définir une origine (un point de l'espace) et des axes dimensionnés pour spécifier la position et l'orientation des éléments constitutifs de cet espace (Batista, 2002). Dans ce contexte, bien qu'il existe des géométries non-euclidiennes (e.g., géométrie hyperbolique dans laquelle l'espace peut admettre une infinité de parallèles à une droite donnée et passant par un point hors de cette droite, ou encore géométrie elliptique dans laquelle toutes les droites passant par un point extérieur à une droite donnée sont sécantes à cette droite), la métrique euclidienne est souvent privilégiée pour définir le système de coordonnées propre à un cadre de référence. Elle semble en effet plus légitime pour caractériser l'espace immédiat (dans le sens où la règle utilisée pour dimensionner l'espace ne varie pas au cours du temps sur de faibles échelles).

Au sein même de cette géométrie euclidienne, il existe des systèmes de coordonnées cartésiens et des systèmes de coordonnées polaires. Au travers de coordonnées polaires, l'espace se caractérise par deux dimensions, dans lequel chaque point du plan est entièrement déterminé par un angle et une distance. C'est cependant au travers de repères cartésiens que se définissent le plus souvent les cadres de référence spatiaux comme des systèmes à 3 dimensions dont les axes sont orthogonaux les uns par rapport aux autres.

Certaines de ces différentes formalisations mathématiques de l'espace sont-elles plus légitimes que d'autres pour en décrire la réalité perceptive ? Poincaré (1902) disait à ce propos : « *Une géométrie ne peut pas être plus vraie qu'une autre ; elle peut seulement être plus commode* ». Par conséquent, si nous faisons le plus souvent référence à l'espace

cartésien pour définir la position et l'orientation des éléments constitutifs de notre environnement, c'est certainement parce qu'il est le plus appréhendable pour notre esprit (cartésien !), et non pas forcément parce qu'il retranscrit une réalité plus juste.

### 1.1.1.2. Une origine pour un référentiel, plusieurs référentiels dans un cadre de référence

Pour Descartes (*Méditations métaphysiques*, 1641), l'espace perceptif se structure autour d'une géométrie projective, « *les choses en son sein apparaissent comme si elles étaient considérées à partir d'un point* ». L'origine d'un référentiel est donc par essence structurante pour définir les coordonnées d'un objet. Il existe naturellement une infinité d'origines possibles à partir desquelles un même système d'axes peut s'appliquer. A l'inverse, une même origine peut servir de base à une infinité de repères orthogonaux.

Si, comme évoqué précédemment, la littérature parle indifféremment de référentiels ou de cadres de référence pour traiter de ces systèmes de coordonnées, nous faisons ici le choix de nommer *cadre de référence* un système comprenant une infinité d'origines ayant en commun des directions parallèles deux à deux, cadre de référence lui-même constitué de *référentiels* multiples ayant chacun une origine bien définie (Figure 1).

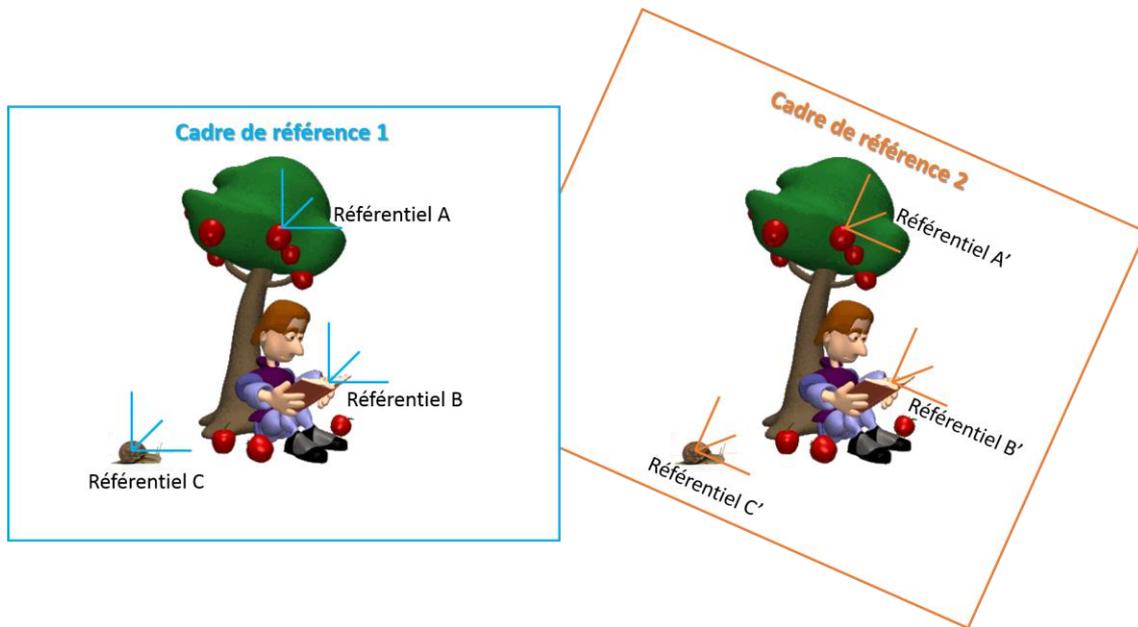


Figure 1. Illustration de deux cadres de référence spatiaux distincts, eux-mêmes constitués de divers référentiels. Dans le cadre de référence 1, les référentiels A B et C ont des origines différentes, mais partagent les mêmes directions structurantes. Parallèlement, si les référentiels A et A' possèdent la même origine, ils sont constitués de systèmes d'axes orthogonaux qui ne partagent pas les mêmes directions structurantes.

## 1.1.2. Espace physique versus espace perceptivo-moteur ?

### 1.1.2.1. Des espaces multiples ?

Compte tenu des propriétés inhérentes aux référentiels spatiaux évoquées dans la partie précédente, de nombreuses propositions ont vu le jour dans la littérature pour définir le repère qu'un observateur utilise pour percevoir les coordonnées d'un point de l'espace ou contrôler les caractéristiques d'une trajectoire. A titre d'exemple, différentes origines ont souvent été mis en exergue pour spécifier le référentiel à partir duquel la position ou le déplacement sont « codés » en terme spatial par le cerveau. On parle ainsi du référentiel « tête » pour la localisation spatiale (Schechtman, Shrem, & Deouell, 2012) et le contrôle posturo-locomoteur (Pozzo, Berthoz, & Lefort, 1990; Pozzo, Levik, & Berthoz, 1995), ou encore du référentiel « œil » (X. Chen, DeAngelis, & Angelaki, 2014; Mullette-Gillman, Cohen, & Groh, 2005), « épaule » (Khan et al., 2007) ou « main » (Makin et al., 2009) pour la localisation d'une cible et le contrôle du déplacement de l'effecteur associé à un mouvement focal du membre supérieur. Souvent, les processus préparatoires à l'action sont interprétés en termes de « transformation de coordonnées » supposant un changement graduel de référentiel (spécifiquement ici via un changement d'origine) entre la phase perceptive et la phase d'élaboration de la commande motrice (McGuire & Sabes, 2009; Piserchia et al., 2016; Sadeh et al., 2015). D'ailleurs, dès lors qu'on s'intéresse au codage des propriétés d'action, il n'est pas rare de voir des acceptions opposant « l'espace des articulations » à « l'espace des tâches » selon que le contrôle s'effectue au travers d'une combinaison d'angles articulaires ou de la résultante de cette combinaison observée sur le déplacement de l'effecteur (Desmurget & Prablanc, 1997; Smith et al., 2015). Enfin et surtout, les directions structurantes que l'individu utilise pour le codage de la position et du déplacement d'un objet ou de lui-même peuvent être également multiples, soit référées à son corps ou à l'espace environnant (cf chapitre suivant).

Toutes ces propositions illustrent clairement l'existence d'une vraie diversité de points de vue (au sens propre comme au sens figuré !) sur la façon dont l'espace peut être structuré par un observateur. Surtout, cette diversité pose de véritables questions sur la prédominance de tel ou tel référentiel dans le comportement spatial d'un individu, voire même sur la réalité de ces différentes structurations de l'espace pour l'observateur.

### 1.1.2.2. Niveau de couplage entre l'espace et l'observateur/acteur

Est-ce que notre cerveau appréhende le monde selon cette structuration très subjective et théorique de l'espace physique ? Doit-on pour autant considérer que les règles géométriques qui peuvent s'appliquer à l'espace physique sont révélatrices de la manière dont le cerveau organise l'espace d'un point de vue représentatif ?

D'un point de vue philosophique, une position naturaliste (ou réaliste) considère que la perception spatiale émane directement de l'immédiate impression du monde et de ses caractéristiques sur l'observateur. A l'inverse, une vision plus idéaliste (ou intellectualiste) suppose que la pensée elle-même est le facteur constitutif de l'espace perçu. Le travail fondateur de Merleau-Ponty a permis de renvoyer dos à dos ces deux

conceptions extrêmes. En effet, si les sens ne peuvent se réduire à une construction de l'esprit, car tout objet de connaissance ne peut être fondé que sur une forme perçue (Merleau-Ponty, *Phénoménologie de la perception* ; 1945), il est impossible de considérer que l'espace serait construit indépendamment de l'observateur, par un sujet non spatial. « *Ce n'est pas le monde réel qui fait le monde perçu* ». (Merleau-Ponty, *La structure du comportement* ; 1942).

Dès lors, si la relation du sujet percevant à l'espace s'inscrit dans une forme de reconstruction de la réalité physique sans en être pour autant détachée, qu'en est-il de son rapport à la motricité ? Déjà, Poincaré réfutait l'idée d'un *espace absolu* indépendant du sujet percevant, et plaçait déjà l'expérience motrice au cœur de la perception spatiale. Selon Poincaré, la volonté de structuration géométrique de l'espace est mue par la nécessité de référer à des changements d'état (e.g. de position) : « *Nous n'appréhendons l'espace qu'au travers des mouvements relatifs* » (Poincaré, *La science et l'hypothèse* ; 1902). Plus récemment, les théories enactives, notamment développées par Varela (Varela, Thomson, & Rosch, 1993), reprennent cette idée d'un rapport intime entre le sujet percevant et son espace géométrique, où la motricité est essentielle pour sa construction. Varela critique également la vision d'un monde pré-existant à la perception que le cerveau appréhenderait simplement, c'est à dire l'idée selon laquelle le monde extérieur comporte des règles fixes indépendamment du sujet percevant. La perception spatiale reste dans ce contexte un processus actif de la part de l'observateur où la motricité est un outil de structuration dans son émergence et son évolution.

### **1.1.3. Une structuration spatiale pour l'observateur ou le chercheur ?**

#### **1.1.3.1. De l'utilité de spécifier les exigences de la tâche**

Si les règles qui régissent la perception spatiale découlent de l'interaction indissociable entre propriétés physiques de l'environnement et reconstruction active de l'individu sur la base de ses caractéristiques et représentations, il est alors inconcevable que l'espace perçu soit indépendant de l'activité ou de la tâche considérée. Cette constatation est assez intuitive dès lors qu'on demande naïvement à un observateur de spécifier la position ou l'orientation d'un objet. Une telle demande entraîne quasi-systématiquement un complément d'information nécessaire : « par rapport à quoi ? », sous-entendant de préciser un point d'origine ou une direction référente. Ceci illustre clairement que la perception spatiale émane d'un processus décisionnel de la part de l'observateur, et que les consignes formulées sont déterminantes dans la façon d'appréhender l'espace (Bury & Bock, 2016).

Au-delà des précisions fournies dans les consignes de la tâche, les contraintes de réalisation elles-mêmes sont susceptibles d'impacter fortement la perception spatiale. Ainsi, dès lors qu'il est question de jugements catégoriels (e.g., « en haut ou en bas », « sur la droite ou sur la gauche ») ou métriques (« plus haut que ou plus bas que » ou « plus éloigné de » ou « moins éloigné de »), les cadres de référence privilégiés pourront varier (Ruotolo et al., 2016). De même, s'il s'agit de juger passivement de l'inclinaison

d'un tableau accroché au mur par rapport à la gravité, ou de rectifier cette inclinaison par le biais d'une action motrice, les coordonnées spatiales de référence pourront également être différentes du fait même du degré d'implication de l'observateur avec son environnement (Goodale, 2014). De nombreux travaux ont ainsi manipulé les caractéristiques de la tâche perceptivo-spatiale afin de questionner les repères spatiaux privilégiés en fonction des contraintes fixées (Brandes & Heed, 2015; Coello & Magne, 2000; Kirsch, 2015). Ainsi, selon un certain consensus actuel, des jugements spatiaux impliquant d'estimer passivement des localisations multiples et distantes reposent plutôt sur des systèmes de coordonnées centrés sur l'environnement. A l'inverse, lorsque la perception spatiale est initialement sondée au travers de réponses motrices, il semble que des référentiels dont l'origine est fixée sur le corps soient préférentiellement sollicités (A. Berthoz, 1997).

### **1.1.3.2. Une tentation inférentielle envers les processus perceptivo-spatiaux sous-jacents**

La nécessité de préciser le cadre opérationnel dans lequel doit s'effectuer une tâche perceptivo-spatiale (e.g., origine du repère, direction référente, mode de réponse) conduit naturellement à considérer que l'observateur se plie à ce cadre pour effectuer la tâche. Pour autant, et c'est là un point central de notre réflexion, une dérive commune à beaucoup de travaux consiste à considérer que les particularités du cadre opérationnel (i.e., les exigences de la tâche) sont nécessairement révélatrices des processus perceptivo-spatiaux sous-jacents. Par exemple, si l'on demande à un sujet de juger passivement de la position d'un objet par rapport à une ligne tracée sur une table (e.g., tâche de discrimination droite vs gauche), on « *interroge classiquement* » la façon dont il construit et utilise des référentiels spatiaux centrés sur l'environnement. A l'inverse, si l'on demande au même sujet de juger de la position de l'objet par rapport à son droit devant, on « *questionne* » la façon dont il construit et utilise des référentiels spatiaux centrés sur lui-même. Or, il nous paraît abusif de considérer que le cadre de référence physique utilisé par le chercheur afin de définir le cadre opérationnel de son expérience soit l'exact reflet du cadre de référence perceptif utilisé par l'observateur pour son jugement spatial.

Si nous pouvons de fait répertorier différents cadres de référence munis d'origines et de directions structurantes, cette classification distincte issue de la réalité physique peut-elle donc retranscrire une réalité psychologique ? Quelle que soit la réponse, il nous est impossible de nier l'impact de cette réalité physique sur les comportementaux perceptivo-spatiaux. En effet, d'innombrables travaux ont permis de mettre en exergue l'influence associée à la présence ou à la manipulation de références issues de l'environnement ou du corps sur les jugements spatiaux. S'il est donc possible de douter de l'existence de référentiels spatiaux distincts au cœur même de notre cerveau, il n'est donc pas question ici de remettre en cause le rôle des références qui les composent comme facteurs d'influence sur la perception spatiale. Le chapitre suivant se propose de rapporter les différentes références connues pour être impliquées dans la perception de l'espace selon une classification théorique très consensuelle propre aux référentiels spatiaux.

## 1.2. Références égocentrées et exocentrées

### 1.2.1. Références égocentrées : des axes corporels significants

« En ce qui concerne la spatialité, (...) le corps propre est le troisième terme, toujours sous-entendu, de la structure figure et fond, et toute figure se profile sur le double horizon de l'espace extérieur et de l'espace corporel » (Merleau-Ponty, *Phénoménologie de la perception* ; 1945).

Comme en témoigne la citation précédente, les propriétés anthropomorphiques du corps humain ont été considérées très tôt comme des facteurs structurants de la perception spatiale. Ainsi, pour un enfant, dissocier sa droite de sa gauche passe très fréquemment par une reconnaissance de la position de sa main dominante par rapport à l'axe du corps. La construction du schéma corporel est à ce titre essentielle pour développer des aptitudes spatiales (Christophe Lopez, 2015; Rousseaux, Honoré, & Saj, 2014). Il est donc possible de distinguer à partir d'un cadre de référence égocentré, défini comme un système de coordonnées centré sur le corps ou les parties qui le composent (Howard, 1991), des positions et orientations relatives d'objets par rapport à l'observateur. Parmi les directions corporelles caractéristiques qui ont été présentées comme principales références d'orientation, nous développerons ci-après l'axe longitudinal corporel et les directions spécifiques de l'orientation céphalique.

#### 1.2.1.1. Axe longitudinal corporel et vecteur idiotropique

L'axe longitudinal corporel (également nommé axe céphalo-caudal ou axe Z) peut tout d'abord représenter une référence à partir de laquelle, dans une projection sagittale, le plan médian se construit (Howard & Templeton, 1966). Ce plan permet de distinguer la gauche de la droite dans un cadre égocentré et permet par conséquent de localiser latéralement des objets par rapport à soi. L'accès perceptif à cette référence est souvent étudiée en questionnant notamment l'aptitude à juger du « droit devant » (Ceyte et al., 2006; Harris, 1974). Des pathologies perceptives, notamment associées au syndrome d'héminégligence corporelle ou asomatognosie (Dieguez & Lopez, 2016; Kerkhoff, 2001), permettent d'en mesurer l'importance dans la localisation spatiale. Ainsi, des patients souffrant d'un défaut de prise en compte d'un côté de leur corps (le plus souvent l'hémicorps gauche après lésion de l'hémisphère cérébral droit), voient leur droit devant perçu fortement décalé à l'opposé de l'hémicorps négligé, et perçoivent donc des positions relatives d'objets déplacées d'autant (Richard et al., 2004; Figure 2).

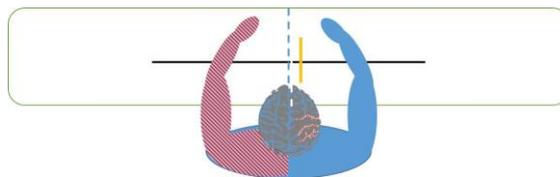


Figure 2. Dans une tâche de bissection de ligne dont le milieu est aligné avec le droit devant de l'observateur (trait discontinu bleu), on observe un décalage sur la droite du milieu perçu de la ligne (trait continu orange) corrélé avec le décalage du droit devant chez des patients atteints d'héminégligence associée à une lésion du cortex pariétal postérieur droit.

La pertinence de l'axe longitudinal corporel comme référence d'inclinaison peut également être appréhendée lorsqu'on questionne un spationaute sur la façon dont il définit l'orientation des objets en microgravité (Clément & Reschke, 2008). Dans ce contexte, même en présence de références visuelles structurantes, les inclinaisons d'objets sont en général référées à l'axe Z égocentré, qu'elles soient définies dans le plan frontal ou sagittal.

Sur terre, la perception de l'axe Z égocentré semble également déterminante pour les jugements d'orientation d'objets présents dans l'environnement. Ainsi, lorsque cette perception est altérée par des vibrations musculo-tendineuses brisant le codage proprioceptif (Ceyte et al., 2006) ou par des inclinaisons posturales maintenues (McFarland & Clarkson, 1966) les aptitudes de jugement de l'orientation d'éléments référés au corps, à tout autre objet extérieur, ou à la gravité, s'en trouvent dégradées (Figure 3).



Figure 3. Des illusions d'inclinaison d'objets (e.g., une coupe verticale perçue inclinée) peuvent émaner des déviations concomitantes de l'axe longitudinal corporel perçu (ligne continue rouge) provoquées par des vibrations musculo-tendineuses impactant la proprioception nucale (d'après Ceyte et al., 2006).

Si l'axe longitudinal corporel représente donc un ancrage référentiel à partir duquel l'orientation d'éléments extérieurs peut être définie, cette direction structurante peut souvent revêtir le statut de référence de verticalité. Comme illustré ci-après (Figure 4), polariser un environnement vierge de tout indice extérieur saillant, notamment dans la détermination du haut et du bas, revient à considérer l'alignement postural comme indicateur de la direction verticale, de la tête (le haut) aux pieds (le bas).

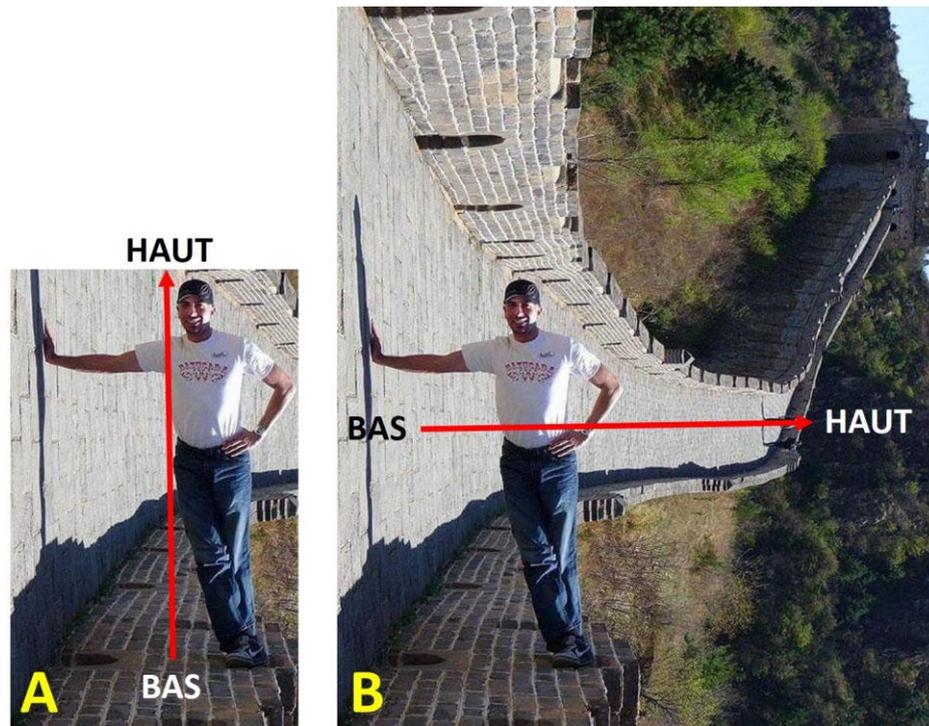


Figure 4. Polarisation environnementale à partir de l'axe Z longitudinal corporel. Le panel A montre qu'en l'absence de références environnementales saillantes, nous avons tendance à nous référer à cette direction égocentrée pour juger de la verticale polarisée. La présence d'un contexte environnemental polarisé et sémantique, comme illustré dans le panel B, suffit à démontrer que cette verticale perçue peut ne pas correspondre à la réalité physique.

Les travaux princeps de Mittelstaedt (1983, 1986) ont permis de démontrer que même en présence d'autres références d'orientation, la direction donnée par l'axe longitudinal corporel constituait un facteur essentiel dans la perception de la verticale. Précisément, Mittelstaedt a développé un modèle mathématique intégrant cette composante égocentrée (nommée « vecteur idiotropique ») afin de rendre compte des aptitudes perceptives individuelles dans le jugement de la Verticale Subjective (VS), basé sur l'aptitude des observateurs à replacer une baguette initialement inclinée à la verticale. En modifiant la configuration posturale des sujets, celui-ci a pu quantifier le poids de ce vecteur idiotropique pour chaque individu (en d'autres termes, la propension à utiliser l'axe du corps comme référence de verticalité) dans les combinaisons de références agissant sur les jugements d'orientation. Ito et Gesty (1996) ont suggéré que cette référence de verticalité pouvait même reposer sur un axe fictif, reconstruit, passant de la tête aux pieds, dès lors que l'observateur n'était plus en posture érigée (e.g. posture assise). Si des travaux plus récents ont permis d'affiner les modélisations permettant de prédire les estimations de la VS (Clemens et al., 2011; De Vrijer, Medendorp, & Van Gisbergen, 2008; MacNeilage, Ganesan, & Angelaki, 2008; Vingerhoets et al., 2009), il n'en demeure pas moins que l'influence de l'axe longitudinal corporel comme référence de verticalité, objectivée par Witkin & Asch (1948) dans le cadre de jugements visuels de la VS corps incliné, n'est aujourd'hui plus contestée.

### 1.2.1.2. Directions céphaliques

Les axes associés à l'orientation de la tête semblent également constituer des références égocentrées signifiantes pour la perception spatiale. Ainsi, dès lors qu'on demande à un lecteur ayant la tête inclinée (par rapport au tronc) de tenir un livre, l'orientation du livre respecte en général l'orientation frontale et sagittale de l'axe Z céphalique pour faciliter la lecture via la perception de l'orientation des lettres. Du fait même que les récepteurs visuels se situent au niveau de la tête, il semble en effet assez naturel que les coordonnées initiales permettant de structurer l'espace visuel reposent sur un référentiel égocentré basé sur des directions céphaliques (Mender & Stringer, 2013).

Ainsi, l'axe naso-occipital a souvent été avancé comme plateforme de référence pour la perception spatiale qu'il convient de stabiliser en cas de déplacement (A. Berthoz, 1997; Pozzo et al., 1990). Parallèlement à cette direction céphalique, il est possible de définir un plan de référence égocentré passant par les yeux (HREL pour Head-referenced Eye Level ; Matin & Fox, 1989) que les observateurs utiliseraient pour localiser les objets par rapport à eux dans une dimension sagittale (i.e., au-dessus ou en dessous). A partir de ce plan égocentré, plusieurs modèles perceptifs ont été développés pour expliquer les jugements de la hauteur (W. Li, Dallal, & Matin, 2001; Matin & Li, 1992) et de la distance des objets placés face à nous (Ooi, Wu, & He, 2001), de même que des capacités d'action (e.g., franchissement) en lien avec ces objets (Bourrelly, McIntyre, & Luyat, 2015; Bourrelly et al., 2016).

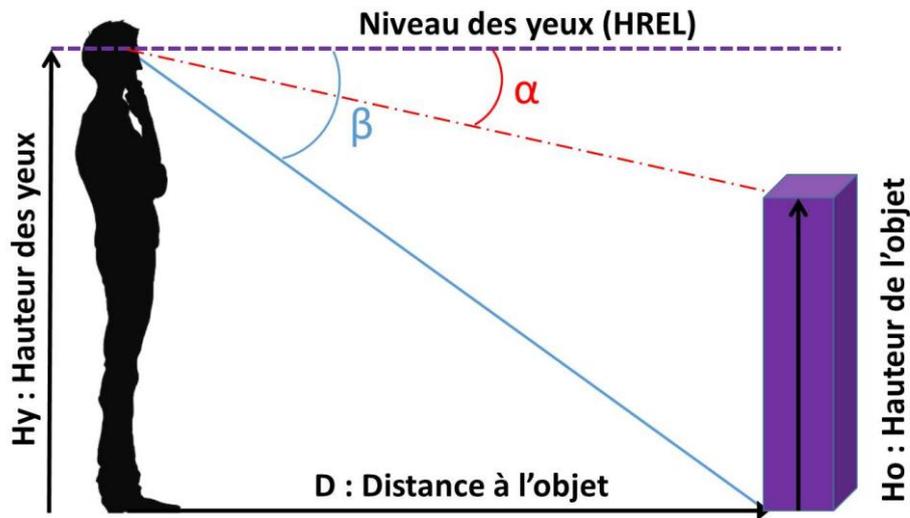


Figure 5. Détermination de la distance et de la hauteur relative des objets perçus à partir du plan passant par les yeux (HREL, Matin et Li, 1992). La Distance  $D$  à l'objet est déduite de la hauteur des yeux  $H_y$  et de l'angle  $\beta$  selon l'équation  $D=H_y/\tan(\beta)$ . La hauteur relative de l'objet référée à la hauteur des yeux  $H_y$  peut être définie sous forme de ratio selon l'équation  $H_o/H_y= 1-\tan(\alpha)/\tan(\beta)$ . L'utilisation du niveau des yeux comme référence égocentrée céphalique dans la détermination des angles ( $\alpha$ ) et ( $\beta$ ) a été démontrée lors d'expériences décorrélant ce plan de l'horizon physique en allongeant l'observateur sur le flan ou en le plaçant en microgravité où l'horizon physique n'existe plus. D'après Bourrelly et al. (2016), Li, Dallal & Matin (2001) et Ooi, Wu & He (2001).

Comme pour l'axe longitudinal corporel, les directions céphaliques (axe Z et axe naso-occipital) peuvent revêtir à la fois un statut de référence « d'ancrage » auxquelles les positions extérieures sont relativement définies, et un statut de référence « canonique » polarisant l'espace. Sous cette dernière acception, l'axe Z céphalique comprend intrinsèquement une composante de verticalité à l'instar de l'axe Z corporel. Cette composante a d'ailleurs été mise en évidence depuis plus d'un siècle et demi par Herman Aubert (1863) qui a remarqué qu'un fenestron vertical était perçu incliné dès lors que la tête était penchée latéralement. Depuis, le pouvoir d'attraction de l'orientation longitudinale céphalique dans les estimations de la VS n'a cessé d'être confirmé par de nombreux travaux (Alberts et al., 2016; Guerraz et al., 2000; Luyat et al., 2012). Parallèlement, on octroie souvent à l'axe naso-occipital un statut d'indicateur d'horizontalité, et, le plan céphalique passant par les yeux (HREL) pourrait représenter à ce titre un « horizon » qu'utiliseraient les observateurs pour la structuration de leur espace perceptif (Wu, He, & Ooi, 2005).

### **1.2.2. Références exocentrées : vers une dissociation entre références allocentrées et géocentrées**

*« Ce codage (exocentré) a pour caractéristique qu'il a décentré le repère fondamental dans l'espace extérieur (...). C'est cette capacité qui caractérise le cerveau humain et ouvre aux spéculations de la géométrie ». (Berthoz, *Le sens du Mouvement* ;1997).*

Parallèlement aux références corporelles, l'environnement nous fournit de nombreux indices spatiaux à partir desquels la position et l'orientation des éléments qui le composent (i.e., des objets ou de l'observateur lui-même) peuvent être définies. La littérature regroupe très majoritairement ces indices en tant que références exocentrées (Howard, 1982; 1991), par opposition à des références spatiales basées sur les caractéristiques morphologiques de l'observateur. Cependant, il nous semble pertinent de dissocier des références qui dépendent de l'organisation physico-géométrique de l'espace proche (i.e., la « scène environnementale » dans laquelle l'observateur est immergé, que cette scène soit appréhendée au travers de la vision, du toucher, ou même de l'audition), et des références qui sont issues des directions associées aux forces terrestres s'exerçant autour de nous (e.g., attraction gravitaire). Dans le premier cas, nous parlerons de références allocentrées et dans le second cas de références géocentrées (Paillard, 1991).

#### **1.2.2.1. Espace proche et structuration allocentrée**

Parmi les facteurs contextuels présents dans la scène environnementale qui structurent la perception spatiale, les directions saillantes des objets ou éléments qui composent l'espace proche constituent des références d'orientation prédominantes. Ainsi, selon Howard (1982), un cadre de référence allocentré repose sur des attributs en général invariants de certains objets, à partir desquels les mêmes attributs d'autres objets perçus sont référés. Par exemple, lorsque nous fixons un tableau au mur, nous avons tendance à calquer son orientation sur celle d'éléments adjacents comme le rebord d'une fenêtre ou le cadre d'un autre tableau (Figure 6).



Figure 6. Illustration de notre propension naturelle à utiliser des directions allocentrées ici définies par les lignes du papier peint comme références d'orientation de soi ou des autres objets (e.g., tableau) ou même des actions menées dans l'environnement. Ainsi, la posture du peintre et le rouleau qu'il tient basculeront ostensiblement dans le sens de l'orientation des lignes du papier peint lors de l'application de la première couche de peinture (ce qui explique pourquoi il convient de détapisser avant !).

Cette tendance à l'alignement relatif des objets les uns par rapport aux autres reflète l'influence des références directionnelles allocentrées sur les jugements spatiaux. En plein air, de nombreux indices plus éloignés peuvent également s'avérer des éléments d'ancrage allocentré pour juger de sa propre orientation ou de l'orientation d'éléments adjacents (direction donnée par les troncs arbres, lignes de crête, etc.). En aéronautique, il est ainsi bien connu que les nuages peuvent constituer des références visuelles erronées influant sur l'assiette perçue de l'aéronef et conduisant à des phénomènes de désorientation accidentogènes (Holmes et al., 2003). Mais la structuration de cet espace allocentré n'est pas seulement déterminée par la vision, d'autres indices sensoriels, notamment acoustiques ou haptiques, peuvent revêtir une fonction de référence. Ainsi, le son provenant d'un orchestre peut traduire une « direction sonore » à partir de laquelle d'autres éléments contextuels peuvent être définis en termes de localisation et d'orientation. De même, une rampe d'escalier explorée manuellement dans l'obscurité pourra constituer un support à partir duquel pourront être référées les orientations d'autres éléments touchés par le sujet percevant.

Comme pour les indices égocentrés, les indices allocentrés peuvent être vus comme des éléments d'ancrage perceptif, ou constituer eux-mêmes des indicateurs structurants de polarité spatiale. Cette propriété a été exploitée depuis fort longtemps par les concepteurs d'attractions foraines, qui, dès le XIX<sup>ème</sup> siècle, proposaient des nacelles se balançant d'avant en arrière, autour desquelles une structure fermée recréant une large pièce meublée pouvait être inclinée. Pendant le balancement d'avant en arrière, la pièce entière pouvait basculer autour des observateurs dans une dimension sagittale et générer une sensation de rotation complète du corps en tangage. Depuis, le paradigme de la

“Tumbling Room” (Figure 7) a été exploité scientifiquement afin d’étudier les effets de la rotation d’une scène visuelle structurée et remplie d’indices sémantiques polarisés sur l’orientation perçue (e.g., Allison, Howard, & Zacher, 1999; Jenkin et al., 2007; Preuss, Harris, & Mast, 2013)



Figure 7. « Tumbling Room » disponible à l’Université de York (Toronto) dans le groupe de recherche de L.R Harris. Cette pièce totalement aménagée (table, chaise, étagères, etc.), remplie d’objets à la direction polarisée (pot de fleur, bol, tasses, etc.) peut effectuer des rotations en tangage et en roulis, indépendamment de l’orientation de l’observateur. Dans la configuration présentée, une majorité de sujets font l’expérience d’une illusion d’inversion posturale, avec l’impression d’avoir « la tête en bas », c’est-à-dire dirigée vers le sol de la pièce inversée.

Asch et Witkin (1948a, 1948b) avaient déjà mis en évidence que les directions issues d’un simple cadre visuel pouvaient constituer des références de verticalité et d’horizontalité, exerçant une forte influence sur la VS. Mais au-delà de la structuration géométrique de l’espace environnant, les objets eux-mêmes peuvent revêtir le statut de référence d’orientation canonique via leur polarité intrinsèque. Ainsi, un tapis sur le plancher ou un lustre fixé au plafond indiqueront naturellement le haut et le bas de la pièce dans laquelle l’observateur est immergé, tout comme le grand axe d’une bouteille posée sur une table constituera une référence verticale polarisée. Certains travaux ont par ailleurs démontré que les ombres projetées sur les objets pouvaient également avoir un rôle polarisant de l’espace perçu selon l’hypothèse a priori que la « lumière vient d’en haut » (Mamassian & Goutcher, 2001). Une simple modification des ombres portées sur les objets environnants aurait ainsi un impact sur les estimations de l’orientation et même de la forme des objets (i.e., concave vs convexe ; Figure 8), même si la puissance de cette influence est aujourd’hui contestée par plusieurs études (Morgenstern, Murray, & Harris, 2011).



Figure 8. Illusion de forme associée à notre postulat que « la lumière vient d'en haut ». Ici, la forme de l'empreinte de pied perçue, convexe ou concave, est fonction de l'orientation de l'image pourtant identique. Notre lecture de la projection des ombres est sous-tendue par notre a priori sur l'orientation canonique de l'éclairage porté, qui peut ainsi constituer une référence allocentrée pour la perception spatiale.

#### **1.2.2.2. Des directions géocentrées invariantes**

En complément des références allocentrées issues des caractéristiques géométriques et sémantiques des éléments qui nous entourent, nous pouvons nous référer à des directions intangibles spécifiées par les vecteurs de forces s'exerçant sur terre. Certaines espèces sont ainsi munies de capteurs leur permettant de détecter l'orientation du champ magnétique terrestre, et ainsi de pouvoir s'orienter en azimut sur de grands déplacements. La référence ainsi définie par la direction du nord magnétique assure, par sa relative invariance, une structuration de l'espace et de ses points cardinaux pour bon nombre d'animaux dont ne font pas partie les êtres humains.

Parallèlement, l'attraction gravitationnelle constitue une force physique s'exerçant partout sur notre planète à laquelle peut être référée l'orientation frontale et sagittale des éléments qui nous entourent. Cette force reste constante à la surface de la terre et s'applique en tout point possédant une masse selon une direction définissant la verticale gravitaire (ou verticale physique). La propriété de constance offerte par la gravité terrestre à laquelle l'observateur humain est sensible via différents capteurs confère à cette référence un fort pouvoir d'ancrage pour juger de l'orientation des objets et de soi dans l'espace. De nombreuses tâches d'orientation reposent notamment sur cette aptitude à percevoir la direction gravitaire. Juger ainsi de son orientation posturale ou de la verticalité physique des objets environnants renvoie directement à la possibilité d'accéder perceptivement à cette référence géocentrée. Plus indirectement, la gravité est à l'origine d'une autre référence essentielle dans la structuration spatiale de notre environnement. Direction perpendiculaire à la verticale gravitaire et dont le point d'origine se situe au niveau des yeux, l'horizon physique (GREL pour Gravity-Referenced Eye Level ; Stoper & Cohen, 1989) apparaît comme une référence incontournable lorsqu'il s'agit de

déterminer « ce qui est en haut de ce qui est en bas ». Cette ligne de base constitue également un repère essentiel lorsqu'il s'agit par exemple de contrôler l'assiette d'un aéronef et sa direction de déplacement (Figure 9).



Figure 9. Parmi les instruments de bord dans le cockpit d'un avion, l'indicateur d'assiette constitue un outil essentiel pour contrôler l'orientation et le déplacement de l'aéronef, en particulier en navigation nocturne. Celui-ci spécifie visuellement l'horizon physique, plan-référence fixe dans l'espace géocentré, permettant de contrôler l'orientation de l'appareil en tangage et en roulis.

Les propriétés invariantes conférées à la gravité et à son application mécanique sur le sujet percevant peuvent être toutefois perturbées par l'ajout d'une composante de force inertielle associée au déplacement de l'individu. En effet, lors d'une translation accélérée ou d'une rotation excentrée, un vecteur force additionnel se couple au vecteur gravitaire pour constituer un vecteur résultant gravito-inertiel. Or, selon le principe d'équivalence d'Einstein, il est impossible pour nos mécanorécepteurs sensoriels de dissocier ce qui relève de la stimulation physique constante offerte par la gravité de la composante inertielle qui s'applique lors de nos déplacements. Cette confusion possible entre stimulation inertielle et stimulation gravitaire peut entraîner des changements de l'orientation perçue du corps ou de l'orientation des objets dans l'environnement, respectivement rapportés sous les termes d'illusion somatogravique et d'illusion oculogravique (Clark, Graybiel, & MacCorquodale, 1948). Ces illusions ont été interprétées comme étant la conséquence d'une modification perceptive de la direction de référence géocentrée (Figure 10) à laquelle sont référés les jugements d'orientation. D'autres stratégies doivent donc être utilisées par le système nerveux central (SNC) pour lever l'ambiguïté entre direction gravitaire et direction de déplacement associée à la stimulation inertielle (Angelaki, Wei, & Merfeld, 2001; MacNeilage et al., 2007).

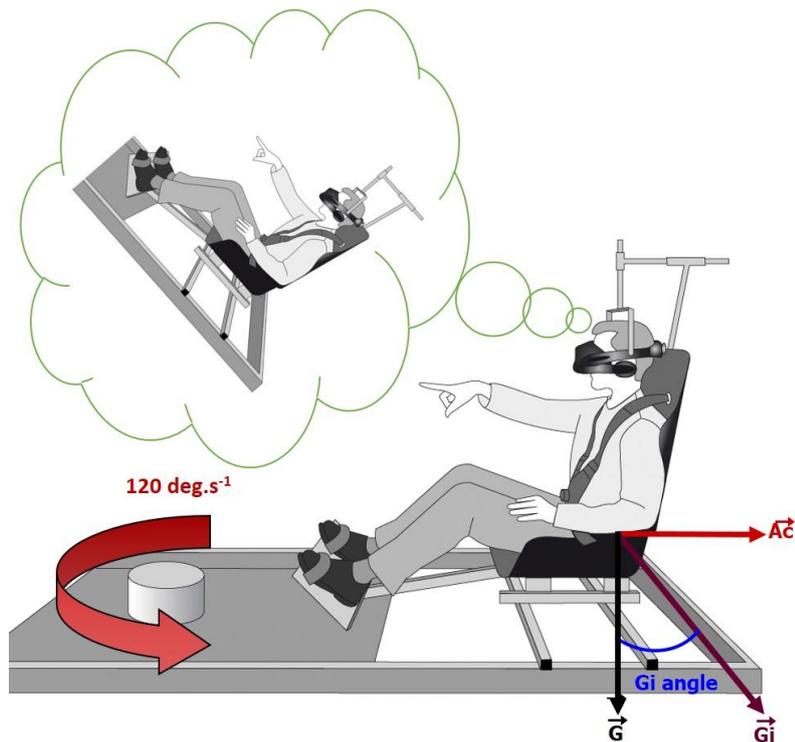


Figure 10. Illustration de l'illusion somatogravique, issue de la confusion entre force inertielle et force gravitaire. Un observateur soumis à une rotation excentrée en lacet à vitesse constante sur une plateforme tournante subit une poussée inertielle due à l'accélération centrifuge ( $A_c$ ) dont la direction se confond avec la direction gravitaire ( $G$ ). La force résultante ( $G_i$ ) s'établit selon un vecteur directionnel qui est interprété par l'observateur comme un indice de verticalité. Par conséquent, le corps référé à cette direction gravito-inertielle est perçu incliné.

### 1.2.2.3. L'axe gravitaire, un statut privilégié dans les références spatiales ?

Malgré l'ambiguïté inhérente aux conditions dynamiques énoncée plus haut, la direction gravitaire est la référence qui définit par essence la verticale physique, de par ses propriétés intrinsèques invariantes. Elle se distingue en cela des références polarisées égocentrées et allocentrées qui peuvent être ambiguës ou fréquemment modifiées et découplées (Lacquaniti et al., 2015). Bon nombre de recherches ont d'ailleurs insisté sur les propriétés de structuration de l'espace qu'offrait la gravité. Parmi les exemples récents les plus emblématiques, la cohérence perceptive dans le déplacement des objets dans l'environnement (Claassen et al., 2016), ou encore la reconnaissance visuelle de configurations posturales présentées à un observateur (Barra, Senot, & Auclair, 2016; Lopez, Bachofner, Mercier, & Blanke, 2009) ont été directement liés à l'orientation du vecteur gravitaire.

En l'absence de gravité, les aptitudes de perception spatiale sont en général altérées et des processus adaptatifs sont nécessaires afin de retrouver une fonctionnalité optimale dans l'environnement considéré. Par exemple, les jugements d'interception (McIntyre et al., 2001) tout comme les capacités estimées de franchissement d'obstacles (Bourrelly et al., 2016) relèveraient d'une prise en compte anticipée de l'action gravitaire

et de sa polarité sur les déplacements perçus, même en l'absence effective de gravité. Toujours de manière anticipée, la direction gravitaire perçue exercerait même une influence sur l'organisation du mouvement focal (e.g., gestes de pointage). Ainsi, dans le cas de rotations visuo-motrices où le retour visuel de l'action est décorrélié de son exécution en terme d'orientation, l'influence du feedback visuel sur la planification du geste semble particulièrement effective dès lors que cette information est présentée dans une dimension verticale (Sciutti et al., 2012).

Est-ce à dire qu'un observateur utilise prioritairement cette référence géocentrée dès lors qu'elle est disponible pour juger de l'orientation des objets dans son environnement, même en présence d'autres références spatiales ? La question revient encore une fois à considérer le statut des référentiels comme base de structuration de l'environnement, de leur sélection et de leur degré d'interaction. La partie suivante se propose de résumer selon une organisation formelle la place des différentes références évoquées précédemment dans le contexte théorique des cadres de référence spatiaux.

### 1.2.3. Synthèse

Nous proposons donc ici une classification synthétique des références évoquées précédemment en les reliant à la notion de cadres de référence spatiaux (Figure 11). Pour rappel, ces cadres de référence renvoient à la façon dont notre espace physique peut être structuré, catégorisé, sur la base des indices spatiaux disponibles pour un observateur. A ce stade de notre argumentation, ils n'ont pas valeur de représentation dans l'évocation perceptive d'une réalité spatiale. Pour autant, ils nous semblent utiles à la compréhension du contexte environnemental (e.g., d'où proviennent les directions spatiales structurantes ?) et des exigences propres à la tâche perceptivo-spatiale considérée (e.g., par rapport à quoi mon jugement doit être référé ?).

La classification proposée Figure 11 s'inspire de celle initialement proposée par Ohlmann (1988) qui distingue respectivement référentiel égocentré, référentiel visuel et référentiel gravitaire. Reprise depuis dans bon nombre de travaux et clairement fondatrice de réflexions théoriques importantes sur la nature même de ce que représentent les cadres de référence spatiaux, la catégorisation d'Ohlmann repose de notre point de vue sur une terminologie hétérogène. Si le qualificatif « égocentré » renvoie plutôt à une dimension psychologique, l'adjectif « visuel » identifie une modalité sensorielle alors que le terme « gravitaire » caractérise une propriété physique. Nous défendons ici l'idée que différentes propriétés physiques « référentes » de l'environnement (et de l'observateur dans son environnement) peuvent être appréhendées à travers plusieurs modalités sensorielles selon différents systèmes de coordonnées. Ce sont ces systèmes de coordonnées classiquement évoqués par Paillard (1971) ou Howard (1982) que nous avons repris pour une dénomination standardisée des cadres de référence spatiaux.

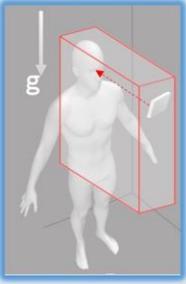
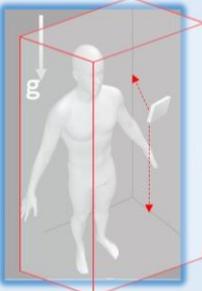
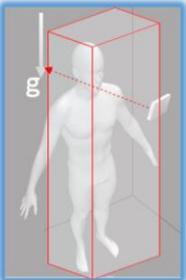
Cadre de référence / référentiel *	Définition	Références directionnelles	Tâches de référence **
<p><b>Egocentré</b></p> 	<p>Système de coordonnées permettant de coder la position et l'orientation des objets ou du corps (tout ou partie) <b>par rapport à soi</b></p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Axe céphalique naso-occipital (Pozzo et al., 1990)</li> <li>- Plan transoculaire (HREL) (Matin &amp; Fox, 1989)</li> <li>- Direction longitudinale corporelle (axe Z idiotropique) (Mittelstaedt, 1983)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Localisation et orientation référées au corps (Ruotolo et al., 2016)</li> <li>- Pointage de cibles fixes / corps (Grealy et al., 2003)</li> <li>- Droit devant (Harris, 1974)</li> <li>- Plan médian apparent (Ceyte et al., 2006)</li> </ul>
<p><b>Allocentré</b></p> 	<p>Système de coordonnées permettant de coder la position et l'orientation des objets ou du corps (tout ou partie) <b>par rapport à d'autres éléments contextuels présents dans l'environnement</b></p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Lignes de fuite (Asch &amp; Witkin, 1948)</li> <li>- Directions saillantes et orientation sémantique d'objets (Jenkin et al., 2007)</li> <li>- Directions sonores (Gandemer et al., 2014)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Localisation et orientation référées à d'autres objets (Ruotolo et al., 2016)</li> <li>- Alignement / Congruence spatiale entre stimuli issus de l'environnement (Besson et al., 2010)</li> </ul>
<p><b>Géocentré</b></p> 	<p>Système de coordonnées permettant de coder la position et l'orientation des objets ou du corps (tout ou partie) <b>par rapport à des directions terrestres invariantes</b></p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Direction gravitaire (Clark &amp; Graybiel, 1948)</li> <li>- Horizon (Stoper &amp; Cohen, 1989)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Localisation et orientation référées à la gravité ou l'horizon (Alberts et al., 2016)</li> <li>- Verticale subjective (Asch &amp; Witkin, 1948)</li> <li>- Horizon subjectif Elevation perçue (Carriot et al., 2006)</li> </ul>

Figure 11. Présentation formelle des cadres de référence spatiaux et classification regroupant les références directionnelles disponibles pour un observateur ainsi que les tâches emblématiques proposées pour questionner les aptitudes de jugement spatial selon ces différents cadres de référence. \* Ici et dans les chapitres suivants, les termes « cadre de référence » et « référentiel » sont considérés comme synonymes, bien que nous ayons précisé en début de chapitre que la notion de référentiel implique un point d'origine spécifique. De fait, un cadre de référence égocentré pourrait par exemple contenir des référentiels oculocentrés, céphalocentrés, etc. \*\* Les tâches présentées sont associées à un cadre de référence sur la base des consignes explicites ou implicites des jugements requis (i.e., ce à quoi les estimations doivent être référées). Cela ne signifie pas que ces tâches reposent perceptivement sur l'utilisation exclusive des références disponibles au sein d'un seul et même cadre.

Existe-il un lien naturel entre le type d'information sensorielle et le type de système de coordonnées ou cadre auquel un observateur doit se référer, et dans quelle mesure existe-t-il des arguments neurophysiologiques soutenant le fait que le SNC peut se représenter l'espace selon ces référentiels distincts ? Ces questions seront abordées et débattues dans le chapitre suivant.



## Chapitre 2. Des processus d'intégration donnant accès aux références spatiales

« Il convient de considérer séparément nos sens, de distinguer avec précision les idées que nous devons à chacun d'eux, et d'observer avec quels progrès ils s'instruisent, et comment ils se prêtent des secours mutuels »

Condillac, *Traité des sensations* (1754).

L'identification des propriétés informationnelles de chaque modalité sensorielle et leurs interactions mutuelles est un intérêt qui a animé très tôt les débats philosophiques. Le problème de l'aveugle de Molyneux rapporté d'abord par Locke (*Essai sur l'entendement humain*, 1689) puis repris par Condillac (*Traité des sensations*, 1754) illustre typiquement l'intérêt pour la question :

« Supposez un aveugle de naissance qui aurait appris à distinguer par l'attouchement le globe et le cube ; qu'advierait-il s'il venait à recouvrer la vue ? »

Condillac soutient initialement que « l'œil juge naturellement des figures, des grandeurs, des situations et des distances » (*Essai sur l'origine des connaissances humaines*, 1740), et semble donc favorable à l'hypothèse que la vision contient par essence des propriétés de structuration géométrique de l'espace extérieur permettant à l'aveugle de discerner des formes ou des métriques sans expérience préalable. Cette position repose sur l'idée sous-jacente de l'existence de liens naturels entre des stimuli spécifiques (entraînant des codages sensoriels particuliers) et des évocations propres de telle ou telle propriété de notre monde (ici de telle ou telle dimension spatiale). Pourtant, Condillac s'éloigne peu à peu de cette première opinion et considère ensuite que c'est le toucher, et non la vue, « qui apprend aux autres sens à juger des objets extérieurs » (*Traité des sensations*, 1754). L'aveugle congénital doté soudain de vision ne pourrait donc pas reconnaître les formes sans les toucher, en raison de l'absence d'expérience associative. Dès lors, même s'il existerait une prévalence modalitaire pour l'accès à des propriétés spatiales, la notion de complémentarité et de dialogue intersensoriel apparaît dans les réflexions.

Aujourd'hui encore, la question de la prédominance d'un sens et des interactions multimodales dans l'évocation de tel ou tel référentiel spatial reste pleinement d'actualité. Le présent chapitre aborde l'origine constitutive des référentiels spatiaux en creusant la problématique des représentations spatiales associées.

## 2.1. Spécifications sensorielles des référentiels spatiaux

### 2.1.1. Spécificités sensorielles et évocation naturelle

#### 2.1.1.1. Somesthésie et construction de l'espace égo-centré

La somesthésie (du grec « sôma » : corps et « aïsthêsis » : sensation) regroupe par convention les afférences issues du toucher, de la proprioception et de l'interoception (sensations viscérales et hémodynamiques). Elle participe naturellement à la définition du soi et définit naturellement un espace égo-centré au travers de différents indices propres aux sensations corporelles qu'elle véhicule et traite.

Les afférences tactiles apparaissent tout d'abord déterminantes dans l'émergence d'une contenance corporelle, permettant ainsi de distinguer la frontière entre l'espace de soi et l'espace extérieur au corps. De ces informations émergent différentes impressions ou expériences égo-centrées comme le sentiment d'appartenance au corps, de ses éléments constitutifs, la localisation du soi, le sentiment d'incarnation corporelle, ou encore l'agentivité, c'est-à-dire le sentiment de contrôle de ses propres actions sur le monde (Ackerley & Kavounoudias, 2015; Dieguez & Lopez, 2016; Lopez, Halje, & Blanke, 2008; Maselli, 2015). Si l'on se recentre sur la détermination des contours perçus du corps, de ses dimensions et de sa configuration, une illusion célèbre et remarquable permet d'illustrer le pouvoir du toucher dans l'appropriation de l'espace égo-centré. Il s'agit de l'illusion de la main en caoutchouc ('Rubber Hand Illusion' ; (Botvinick & Cohen, 1998). L'expérience initiale (Figure 12) consiste à caresser une main factice en caoutchouc positionnée à proximité de la main réelle d'un sujet. Ce dernier ne voit que la main factice, sa vraie main étant masquée. La synchronisation spatio-temporelle des stimuli visuels sur la main factice et des stimuli tactiles sur la main réelle entraîne peu à peu une sensation d'appartenance de la main factice à la réalité corporelle de l'observateur (i.e., comme si la main en caoutchouc était la sienne).

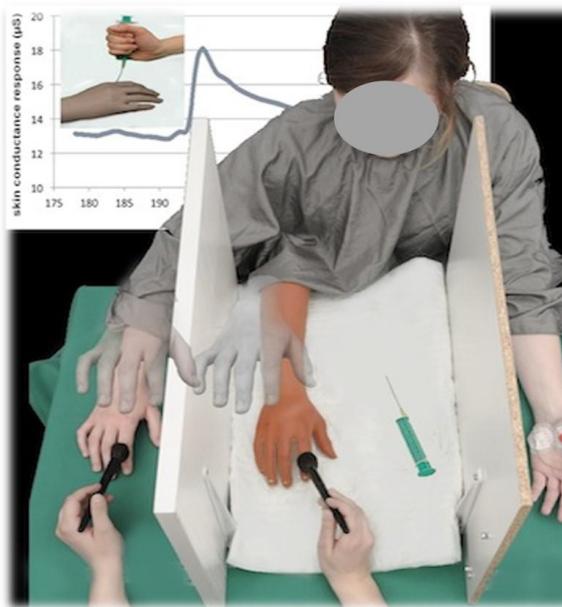


Figure 12. Illusion de la main en caoutchouc (Rubber hand illusion ; illustration du Pr C. Maier librement inspirée des travaux de Botvinick & Cohen, 1998). La sensation d'appartenance corporelle d'une main factice qu'un observateur voit caressée par un pinceau peut être induite par la synchronisation des stimuli tactiles appliquées sur la main réelle placée hors de la vue du sujet. Une action inopinée de piqure sur la main factice entrainera irrémédiablement une sensation d'inconfort et de stress (augmentation de la conductance électrodermale) assortie d'un mouvement de retrait du membre réel.

Cette construction de l'appartenance égocentrée sur la base d'une congruence visuo-tactile a été depuis étendue à une congruence purement somatique (Ehrsson, Holmes, & Passingham, 2005). Dans ce dernier cas, le simple fait de synchroniser le toucher de l'observateur privé de vision sur la main factice (i.e., contact digital opéré avec la main opposée) avec les stimuli tactiles appliqués sur sa main réelle suffit à générer une illusion d'appartenance (i.e., l'observateur a le sentiment qu'il touche lui-même sa propre main).

Au-delà du contour de l'enveloppe corporelle, la configuration perçue des éléments qui composent le corps est essentielle dans la construction de l'espace égocentré (Proske & Gandevia, 2012). A ce titre, la proprioception est évidemment la plus à même de coder la position et le déplacement des segments corporels les uns par rapport aux autres, de par les propriétés des récepteurs musculaires sensibles à l'étirement et des récepteurs articulaires sensibles à la tension exercée. La configuration égocentrée des différentes parties du corps peut être aisément modifiée par l'application de vibrations musculo-tendineuses, prouvant s'il en était besoin le rôle fondamental des entrées proprioceptives dans la perception des références directionnelles corporelles. Ces vibrations ont pour effet de perturber la réponse des récepteurs musculaires fusoriaux et provoquent généralement des illusions d'étirement ou d'extension des segments corporels associés. La figure 13, basée sur les observations de Lackner (1988), illustre les illusions de configuration les plus marquantes reportées par des sujets soumis à des vibrations appliquées sur différentes insertions tendineuses.

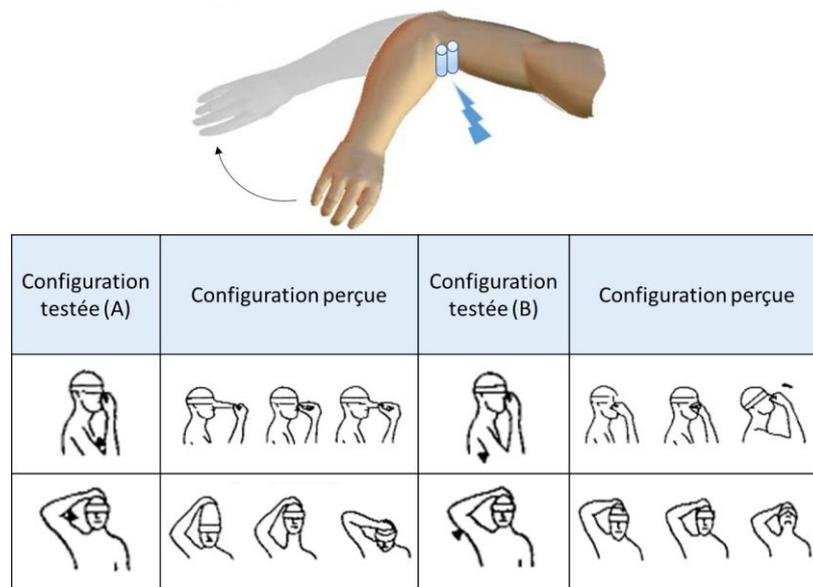


Figure 13. Panel haut : Une vibration (80-100 Hz) appliquée sur l'insertion distale du triceps brachial entraîne une sensation d'extension de l'avant-bras. Panel bas : Illustration de quelques illusions de configurations corporelles « impossibles » rapportées par Lackner (1988) issues de l'application de vibrations musculo-tendineuses (le point d'application sur le bras est matérialisé par un triangle noir). L'illusion la plus célèbre se manifeste lorsque le sujet subit une vibration du triceps brachial en se pinçant le nez : il en résulte une impression d'étirement du nez appelée

« effet Pinocchio » qui est la réponse perceptive la plus cohérente à l'extension ressentie de l'avant-bras.

Enfin, l'intéroception, bien qu'elle soit largement négligée par rapport aux autres composantes somesthésiques, joue certainement un rôle dans la perception des dimensions corporelles. Par exemple la façon dont le retour veineux peut être facilité ou altéré (respectivement par exemple par le port de combinaison anti-G ou par l'émergence de pathologies comme le syndrome des jambes lourdes) pourrait jouer sur la perception de la taille ou du volume des membres inférieurs.

### **2.1.1.2. Vision et spécification de l'espace allocentré**

Présentée par Sherrington (1906) comme le sens extéroceptif principal de notre système sensoriel, la vision reste chez l'homme une modalité privilégiée et prédominante. Parmi la quantité d'informations extéroceptives parvenant à l'observateur, celles traitées consciemment seraient constituées jusqu'à 83% d'entrées visuelles (Hatwell, 1994). Cette prévalence visuelle s'exprime non seulement lorsqu'il s'agit d'identifier mais aussi de localiser des formes ou des objets dans notre espace proche (Eimer, 2004).

Tout d'abord, les propriétés intrinsèques des photorécepteurs rétiniens (en particulier ceux de la fovéa, sensibles aux fréquences spatiales élevées) permettent de coder des dimensions fines de contraste et de contour. Cette fiabilité des capteurs dans la détection des formes et des contours peut expliquer, selon une perspective probabiliste, pourquoi la vision est naturellement privilégiée par rapport aux autres sens dans un contexte multimodal. Les travaux célèbres de Ernst et Banks (2002) offrent en effet une lecture simple de la manière dont le poids (i.e., l'importance) accordé aux informations sensorielles dans un processus d'intégration multimodale dépendrait de leur fiabilité selon le principe du maximum de vraisemblance (MLE Model). Ainsi, la haute fiabilité de la transcription visuelle, notamment par rapport au codage haptique (i.e., propres au toucher actif) des propriétés géométriques des éléments de notre environnement proche suffirait à expliquer la primauté de la vision pour percevoir l'espace allocentré.

Mais au-delà du fonctionnement même des récepteurs, le système visuel est configuré pour discriminer des informations structurales et géométriques comme l'orientation principale de la scène projetée ou de ses composants. Il existe en effet des neurones dans le cortex visuel primaire qui répondent spécifiquement à certaines orientations du stimulus (Scholl et al., 2013) et ces réponses sélectives à l'orientation semblent même exister en l'absence de démarcation claire des contours physiques du stimulus (Montaser-Kouhsari et al., 2007).

Clairement, il existe donc une sensibilité visuelle à des directions spatiales structurantes de l'environnement, ce qui accrédite l'hypothèse d'un accès privilégié aux références spatiales allocentrées par le biais de la vision. Rappelons d'ailleurs que le référentiel allocentré tel que nous l'avons défini précédemment est souvent appelé référentiel visuel dans la littérature ((Isableu et al., 1997; Luyat & Ohlmann, 1997).

### **2.1.1.3. Système vestibulaire et réponse gravitaire**

Toujours dans le cadre des liens intuitifs reliant une modalité sensorielle particulière à un référentiel spécifique, le système vestibulaire est souvent évoqué comme le support sensoriel donnant accès à l'espace géocentré. En effet, si la gravité constitue un élément de structuration fondamental du référentiel géocentré, les organes otolithiques en sont les récepteurs privilégiés selon la plupart des travaux basés sur la physiologie du système vestibulaire. Il a été largement démontré que les récepteurs otolithiques utriculaires et sacculaires répondent à des forces de cisaillement générées par l'accélération gravitaire en l'absence de déplacement (Goldberg & Fernandez, 1975). Au niveau maculaire, chacune des cellules réceptrices ciliées possède ainsi une sensibilité directionnelle dépendante de l'inclinaison des cils et dont la réponse est essentiellement tonique (i.e, réponse à l'application maintenue d'un même stimulus). C'est cette propriété qui confère donc aux organes otolithiques la possibilité de répondre à l'application d'une accélération linéaire constante qui s'exerce même en condition statique comme la gravité (Benson, 1990).

Ces observations tirées de la physiologie sensorielle sont essentiellement corroborées au niveau comportemental par des réponses vestibulo-spinales et vestibulo-oculaires. Tout d'abord, il a été démontré que des redistributions du tonus musculaire sous contrôle vestibulo-spinal s'opèrent lors de faibles changements d'orientation de la tête par rapport à la gravité (Markham, 1987). En outre, les réactions posturales d'origine vestibulaire induites par des inclinaisons statiques (e.g., réflexe tonique labyrinthique) ont été largement documentées et sont fréquemment avancées pour justifier la sensibilité otolithique à l'accélération gravitaire (Howard, 1986). Enfin, parmi les réflexes vestibulo-oculaires, les réponses nystagmiques à des inclinaisons statiques de la tête comme la contre-cyclotorsion oculaire, directement proportionnelle à l'angle d'inclinaison jusqu'à 40 degrés, sont supposées refléter la fonction graviceptive du système otolithique (Diamond & Markham, 1983; Lim et al., 2016).

Sur le plan perceptif, certaines observations cliniques sont régulièrement avancées pour mettre en avant la prévalence otolithique dans le codage gravitaire. En témoignent en particulier les nombreux travaux rapportant des déviations de la VS chez des patients souffrant de déficits vestibulaires périphériques unilatéraux (Böhmer & Mast, 1999). Ces résultats sont cohérents avec les perturbations de la perception gravitaire observées lors de l'application de stimulations vestibulaires galvaniques (Zink et al., 1997) et renforcent un peu plus l'idée selon laquelle les récepteurs otolithiques sont déterminants pour l'accès au référentiel géocentré.

Dans la partie suivante, nous allons voir pourtant que ces associations considérées comme naturelles entre la somesthésie et l'espace égo-centré, la vision et l'espace allocentré, ou encore le système vestibulaire et l'espace géocentré sont à tout le moins non exclusives, et que de multiples informations sensorielles peuvent relayer des indices spécifiques issus de chacun des référentiels.

## 2.1.2. Vers une spécification multimodale des référentiels spatiaux

### 2.1.2.1. Contributions multisensorielles au codage égocentré

La perception des références directionnelles égocentrées reste en effet largement influencée par d'autres entrées sensorielles que les simples afférences proprioceptives ou tactiles. Il a été ainsi démontré que l'application de stimulations vestibulaires caloriques ou galvaniques pouvait avoir une incidence sur la perception du droit devant (Karnath, Sievering, & Fetter, 1994), ou plus généralement du schéma corporel (Lopez, Schreyer, Preuss, & Mast, 2012), de l'image du corps, et du sentiment d'appartenance au corps (Lopez et al., 2008; Lopez, 2016). Ceci démontre que le vestibule n'est pas seulement impliqué dans la perception de l'espace géocentré, mais qu'il joue un rôle dans l'accès et le traitement des références égocentrées (Lopez, 2015).

Dans le même registre, plusieurs travaux ont mis à jour des influences visuelles notables sur la perception des axes corporels comme la direction céphalique (Michael Barnett-Cowan & Harris, 2008) et plus généralement sur l'espace corporel représenté (Preuss et al., 2013). L'ensemble de ces travaux suggère par conséquent que la structuration du référentiel égocentré reposerait sur un processus d'intégration de l'ensemble des modalités sensorielles disponibles à l'observateur (Barnett-Cowan & Harris, 2008; Lopez et al., 2008).

### 2.1.2.2. Contributions multisensorielles au codage allocentré

Définir un espace allocentré c'est-à-dire pouvoir retrouver les métriques et les orientations relatives des objets constituant cet espace proche n'est pas non plus la propriété unique d'une modalité sensorielle comme la vision. Privés d'informations visuelles, nous demeurons par exemple tout à fait capables de juger du parallélisme de deux surfaces sur la base de leur exploration haptique (Gentaz, Baud-Bovy, & Luyat, 2008). Même passivement, une simple application cutanée sur la pulpe d'un doigt suffit à discriminer l'orientation d'un plan par rapport à un autre (Frisoli et al., 2011).

L'ancrage allocentré que permet l'audition est certes moins prégnant ou conscient que celui assuré par la vision, mais il n'en demeure pas moins substantiel. En effet, les indices sonores issus de sources émettrices fixes ou de flux audio nous permettent également de nous localiser par rapport à l'espace proche (Easton, Greene, DiZio, & Lackner, 1998), et de définir la position des objets relativement les uns par rapport aux autres (Besson, Bourdin, & Bringoux, 2011). Une étude récente a pu montrer que des indices sonores externalisés pouvaient évoquer une véritable métrique de l'environnement, en termes de distance et de direction des éléments constitutifs d'une pièce dans laquelle se situe le sujet percevant (Gil-Carvajal et al., 2016). Ainsi, tout comme l'espace égocentré, l'espace allocentré peut être accessible par le biais de différentes modalités, pour peu qu'elles véhiculent des informations extéroceptives dans ce dernier contexte.

### **2.1.2.3. Contributions multisensorielles au codage géocentré**

Si, comme nous l'avons vu, le système vestibulaire fait office de candidat déclaré pour renseigner le SNC sur le champ de forces qui régit l'espace géocentré, il ne peut pour autant revendiquer l'exclusivité de cette propriété. En particulier, la somesthésie dans sa globalité possède des capteurs sensoriels tout à fait aptes à coder la direction gravitaire.

Tout d'abord, les mécanorécepteurs cutanés répondent aux forces de réaction qui s'exercent sur le corps en opposition à l'attraction gravitaire. Par ce biais, ils peuvent constituer une véritable « plateforme dynamométrique » (Kavounoudias, Roll, & Roll, 1998) permettant de lire la direction principale des forces antigravitaires, et par là-même, d'en inférer l'orientation de cette référence géocentrée principale.

Tout comme les indices issus du tact, les tensions musculaires associées aux compensations posturales antigravitaires sont susceptibles de renseigner le SNC sur l'orientation géocentrée. En particulier, les organes tendineux de Golgi sont considérés comme des récepteurs de charge jouant non seulement un rôle dans la régulation de l'équilibre (Dietz, 1998), mais aussi dans la perception spatiale géocentrée (Bringoux et al., 2003).

Enfin, l'intéroception si souvent négligée serait également impliquée dans la détermination perceptive de la direction principale du champ de forces qui s'applique sur l'observateur (Mittelstaedt, 1992). En particulier, la répartition des flux hémodynamiques et des réponses mécanoréceptrices relatives aux pressions viscérales peut servir à l'estimation de l'orientation gravitaire en situation quasi-statique. L'étude pour le moins originale de Trousselard et collaborateurs (Trousselard et al., 2004) a ainsi permis de démontrer que des observateurs ayant l'estomac rempli de pâtes jugeaient plus précisément la verticale visuelle.

Au cours de nos travaux de thèse, nous avons pu démontrer l'importance de la somesthésie dans la perception gravitaire, spécifiquement lorsque le corps constitue le média des estimations perceptivo-spatiales. Lorsque les sujets étaient confinés dans un matelas-coquille supprimant les indices tactiles et proprioceptifs relatifs à la direction gravitaire, leur jugement d'orientation au sein de l'espace géocentré était fortement altéré (Bringoux et al., 2003).

Clairement au regard des éléments bibliographiques rapportés dans les paragraphes précédents, chacune des modalités sensorielles « spatialisantes » ne retranscrit pas de manière indépendante des informations relatives à un cadre de référence privilégié. Toutes les entrées semblent au contraire intégrées par le SNC et contribuent à définir un corpus d'informations spatiales multimodales permettant d'accéder aux indices directionnels du référentiel requis par la tâche. Nous verrons dans la partie suivante les corrélats neurophysiologiques qui plaident en faveur de ce traitement multisensoriel propre aux référentiels spatiaux au sein du SNC.

## 2.2. Des référentiels représentés ?

### 2.2.1. Les arguments neurophysiologiques

La littérature scientifique regorge depuis quelques années de travaux visant à démontrer la réalité des représentations spatiales au sein du SNC, et particulièrement au sein du cortex. Pour se faire, ces travaux proposent de questionner les aptitudes perceptivo-spatiales de sujets placés dans des tâches dont la finalité est sensée refléter l'utilisation de tel ou tel référentiel. En d'autres termes, le but et la consigne associés aux tâches ou jugements requis (e.g., positionnement d'un objet par rapport à soi, par rapport à un autre objet ou par rapport à la gravité) définissent implicitement le type de référentiel utilisé par l'observateur auquel seront corrélés des activités cérébrales spécifiquement identifiées par analyse de contraste. Sont présentés ci-après les principales zones du cerveau dont l'activité est associée à des réponses spatiales singulières pour des tâches égocentrées, allocentrées ou géocentrées.

#### 2.2.1.1. Réseau fronto-pariétal et représentation de l'espace égocentré

Les corrélats neurophysiologiques du codage égocentré issus de la neuroimagerie fonctionnelle ont été étudiés en plaçant les sujets dans des situations de jugement nécessitant de référer passivement les éléments du monde par rapport à soi. Sans rentrer dans une revue de question totalement exhaustive, bon nombre de travaux s'accordent pour attribuer une place importante aux activations fronto-pariétales pour la représentation égocentrée (Figure 14). En particulier, le cortex pariétal postérieur droit voit son activité unanimement corrélée à des tâches d'estimation égocentrée (Chen et al., 2014; Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000; Moulinet et al., 2016; Neggers et al., 2006; Zaehle et al., 2007), impliquant particulièrement le precuneus (Saj et al., 2014; Zaehle et al., 2007). Lorsque les jugements reposent sur des stimulations d'origine visuelle, les réseaux activés sollicitent naturellement des aires occipitales, mais entraînent de manière sélective (i.e., spécifiquement par rapport à d'autres formes de représentations spatiales requises par la tâche) une activation de la voie dorsale (occipito-pariétale; Committeri et al., 2004), associée à des réponses spécifiques du cortex frontal droit (Galati et al., 2000).

Des arguments issus de la neurophysiologie clinique renforcent ces observations, puisque des patients souffrant de distorsions dans la perception de leur plan sagittal médian se voient en général affectés de lésions du cortex pariétal (Rousseaux et al., 2014). En accord avec ces observations, d'autres travaux suggèrent que des lésions identifiées le long du réseau fronto-pariétal droit sont souvent associées à des déficits de représentation égocentrée (Grimsen, Hildebrandt, & Fahle, 2008; Kenzie et al., 2015; Verdon et al., 2010).

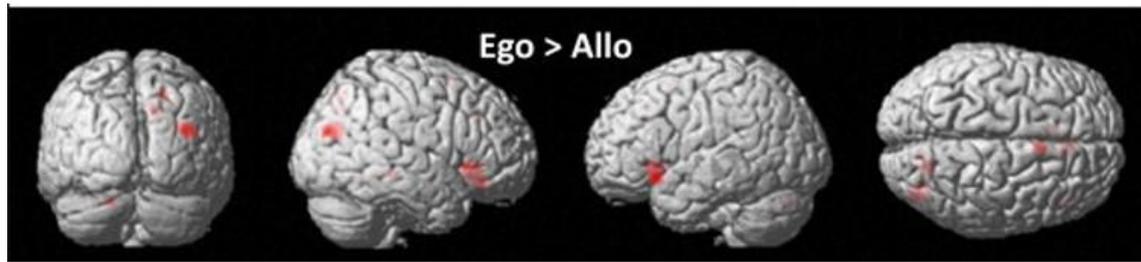


Figure 14. Activation sélective du cortex associée à une tâche égocentrée (jugement de la position d'une barre par rapport à l'axe médian corporel) contrastée par rapport à une tâche allocentrée (jugement de la position d'une barre par rapport à un autre objet). On remarque principalement une activité spécifique (particulièrement latéralisée au niveau de l'hémisphère droit) du precuneus, du lobe pariétal supérieur et de l'aire motrice supplémentaire (tiré de Saj et al., 2014).

### **2.2.1.2. Gyrus inféro-temporal, inféro-occipital et représentation de l'espace allocentré**

De manière générale, les études visant à mettre à jour les substrats neurophysiologiques d'une représentation allocentrée, inférée à partir de tâches requérant d'estimer la position d'objets par rapport à des éléments contextuels présents dans l'environnement, se sont heurtées à une difficulté majeure : la plupart des loci identifiés comme supports du codage égocentré se sont révélés actifs dans le cadre de tâches allocentrées. Ainsi, le réseau fronto-pariétal mis à jour lors de jugements égocentrés semble également recruté pour des jugements allocentrés, avec toutefois une activation plus bilatérale (Galati et al., 2000).

Par analyse de contraste, quelques zones cérébrales ont toutefois été mises à jour comme marqueurs spécifiques de la perception spatiale allocentrée. Ainsi, en plus de la voie dorsale, une activation bilatérale de la voie ventrale (occipito-temporale) a été corrélée à des performances de jugement non référées à l'observateur (Committeri et al., 2004; Zaehle et al., 2007). En particulier, une activation plus importante semble apparaître au niveau du gyrus inféro-temporal et inféro-occipital (Chen et al., 2014). Parmi ces activations, l'activation inféro-temporale apparaît d'ailleurs particulièrement importante au niveau de l'hémisphère gauche du cerveau (Saj et al., 2014), soulignant le caractère moins latéralisé du codage allocentré par rapport aux réponses égocentrées.

Une autre différence sensible concerne des activations ventromédianes bilatérales parmi lesquelles on peut relever en particulier des réponses au niveau du girus parahippocampique (Committeri et al., 2004; Zaehle et al., 2007) dès l'instant où le codage s'effectue par rapport à des références stables de l'environnement (e.g., angles de façade, par contraste vis à vis d'objets qui peuvent être facilement déplacés).

Des études rapportant des déficits spécifiques du codage allocentré associés à des lésions temporo-pariétales (Kenzie et al., 2015), et en particulier du girus inféro-temporal (Medina et al., 2009) semblent confirmer les observations précédentes. Pour autant, les déficits allocentrés semblent la plupart du temps coexister avec des déficits égocentrés (

Li, Karnath, & Rorden, 2014), renforçant ainsi l'idée d'un continuum des représentations spatiales comme le suggèrent les nombreux substrats neurophysiologiques communs. Les travaux pionniers de Galati, Committeri et collaborateurs (Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000) illustrent d'ailleurs parfaitement cette idée de progressivité entre représentation égocentrée et allocentrée (Figure 15). Les réponses obtenues en neuroimagerie dans des tâches d'estimation de distance relative d'un objet présenté dans une scène virtuelle, référée à l'observateur, à d'autres objets, ou à des repères fixes présents dans l'environnement démontrent en effet l'existence d'un continuum dans les corrélats neurophysiologiques de ces différents types de représentation.

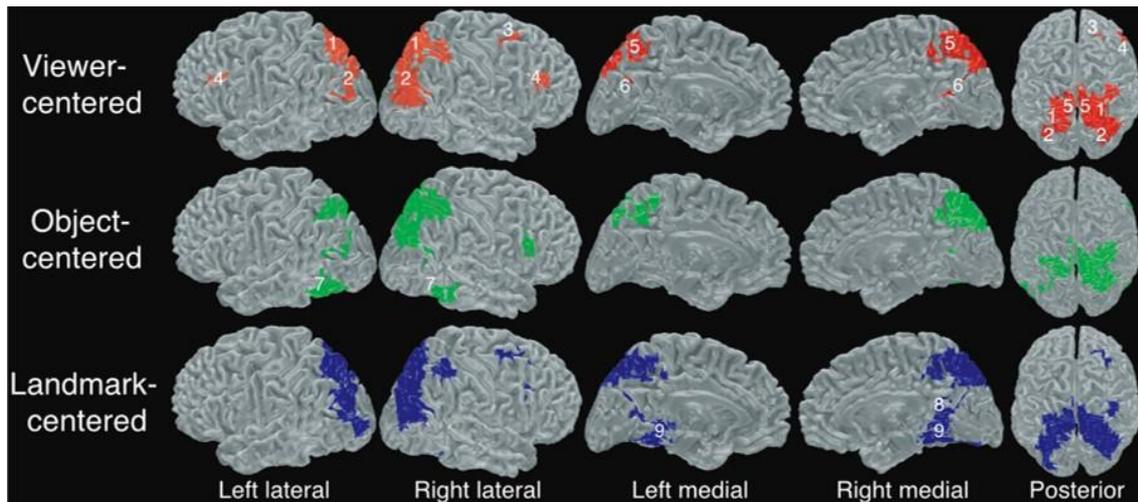


Figure 15. Activation du cortex contrastée par rapport à une tâche « contrôle » respectivement associée 1/ à une tâche égocentrée de jugement de la distance d'un objet par rapport à l'observateur (Panel du haut en vert) 2/ à une tâche allocentrée de jugement de la distance d'un objet par rapport à un autre objet (Panel du milieu en vert) 3/ à une tâche allocentrée de jugement de la distance d'un objet par rapport à un repère fixe de l'environnement comme la façade d'un bâtiment (Panel du bas en bleu). On remarque une vraie continuité dans les réseaux activés pour les 3 tâches. Ainsi, en complément de la région occipitale (2) et du réseau fronto-pariétal (1-3-4) activés dans la tâche égocentrée, se rajoutent progressivement des activations plus bilatérales du gyrus inféro-occipital et inféro-temporal (7) puis du cortex cingulaire postérieur (8) et du gyrus parahippocampique (9) à mesure que les jugements sont référés à des éléments de plus en plus stables (i.e., ancrage pérenne) par rapport à l'environnement. D'après Committeri et al. (2004).

### 2.2.1.3. Cortex Vestibulaire, Insula, et représentation de l'espace géocentré

Il existerait en outre un codage spécifique de l'espace dès lors que ses éléments constitutifs sont référés à des propriétés invariantes comme la gravité. Dans ce contexte, la gravité constituerait une entité de référence à laquelle le SNC répondrait typiquement lorsque l'orientation des objets et leur déplacement seraient établis selon des coordonnées géocentrées. Si de nombreux travaux ont mis à jour les arguments comportementaux démontrant l'intégration de la gravité et de ses conséquences dans nos réponses perceptivo-motrices comme la perception de la trajectoire d'un mobile et de son interception (McIntyre et al., 2001) où la cinématique du geste d'atteinte (Gaveau et al.,

2016; Le Seac'h & McIntyre, 2007), rares sont ceux qui ont étudié les corrélats d'une représentation géocentrée. A partir du postulat fort que le système vestibulaire serait le système sensoriel de référence pour coder la direction gravitaire, les réponses corticales associées aux stimuli vestibulaires font office de marqueurs potentiels d'une représentation de la gravité au sein du SNC (Sciutti et al., 2012). Dès lors, les traces de l'existence d'un cortex vestibulaire pourraient traduire la présence d'un codage spécifiquement géocentré de l'espace perçu. Pour autant, la distribution éparpillée des réponses vestibulaires associées à différentes techniques de stimulation illustre bien la difficulté d'identifier une localisation unitaire de ce qui serait le cortex vestibulaire (Figure 16).

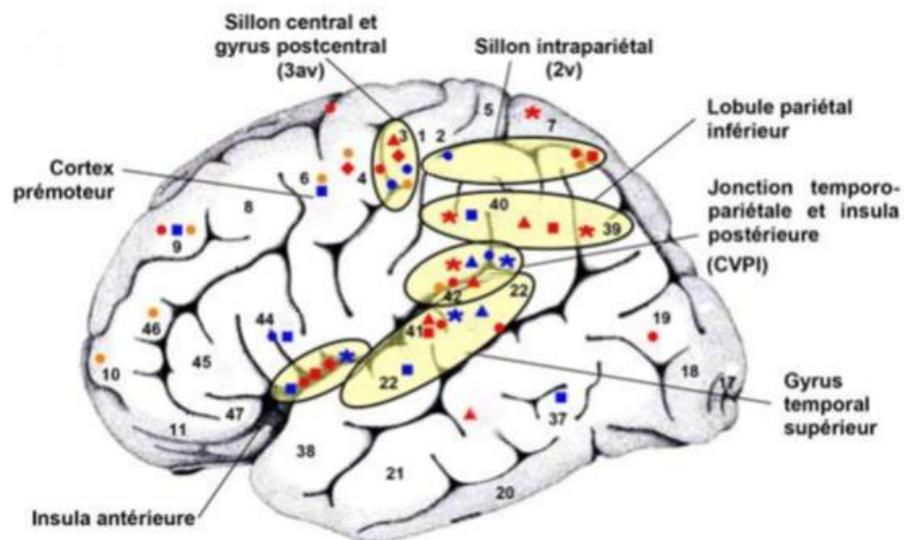


Figure 16. Représentation des réponses corticales associées à des stimulations vestibulaires caloriques (en rouge) galvaniques (en bleu) et sonores (en orange). Des activations caractéristiques semblent ainsi apparaître dans le cortex pariétal postérieur, la jonction temporo-pariétale et la vallée Sylvienne, avec en particulier l'insula. Tiré de Rousseau (2016), précédemment adapté de Lopez & Blanke (2011).

L'excellente revue de question méta-analytique de Lopez et collaborateurs (Lopez, Blanke, & Mast, 2012) a pu démontrer l'existence de zones de convergence répondant à différents types de stimulations vestibulaires au niveau du cortex rétroinsulaire, de l'insula postérieure et de l'opercule pariétal. Ces régions constitueraient l'équivalent du cortex vestibulaire pariéto-insulaire mis en évidence chez le singe et impliqué dans le codage de l'espace « référé au monde » (Shinder & Newlands, 2014).

Plus spécifiquement, et certainement au-delà des seules réponses vestibulaires, des études récentes ont démontré le rôle de l'insula postérieure et de la jonction temporo-pariétale dans le traitement de l'orientation perçue des objets (Kheradmand, Lasker, & Zee, 2015), de leur déplacement (Indovina et al., 2005) ou de nos propres mouvements par rapport à la direction gravitaire (Rousseau et al., 2016). Ces structures activées dès lors que la perception spatiale doit s'effectuer selon des coordonnées géocentrées le seraient vraisemblablement au travers de stimulations multisensorielles (Lacquaniti et al.,

2015). Il n'en demeure pas moins que cette sensibilité gravitaire constitue un argument fort pour l'existence d'une représentation de l'espace géocentré. Pour autant, le recouvrement de plusieurs régions impliquées dans les différents types de codage évoqués précédemment questionne l'existence de représentations unitaires et indépendantes de chacun des référentiels spatiaux au niveau du SNC.

#### **2.2.1.4. Vers un continuum de représentations spatiales ?**

Les observations précédentes plaident plutôt en faveur d'un continuum d'activations associées aux différents cadres de référence exigés par le type de tâche mise en œuvre. Cette idée de continuum dans les substrats neurophysiologiques associés aux représentations spatiales, déjà présente dans les travaux de Galati (2000) et Committeri (2004), semble de plus en plus affichée dans les publications récentes. Il a été ainsi démontré chez le singe que les réponses neuronales à l'inclinaison d'une surface visuelle dans le cortex pariétal dépendraient d'un réseau dont la structure permettrait d'expliquer l'existence d'une gradation représentationnelle évolutive (Rosenberg & Angelaki, 2014). D'après cette étude, des transformations de coordonnées dynamiques s'établiraient au niveau d'un seul et même réseau, permettant de passer d'un codage intrinsèque de l'orientation par rapport au corps à un codage plus extrinsèque référé à la gravité.

La superposition de multiples régions corticales impliquées dans des tâches égocentrées, allocentrées ou géocentrées, notamment au niveau du cortex pariétal droit (Chen et al., 2014; Rousseau et al., 2016; Saj et al., 2014), permet donc de supposer a minima la présence d'un dialogue entre différentes formes de représentations qui n'apparaîtraient pas si cloisonnées. La distinction très théorique entre les cadres de référence spatiaux, qui repose essentiellement sur les exigences de la tâche étudiée (notamment en termes de contexte informationnel, de consignes et de but) ne semble donc pas valoir à l'échelle des substrats neurophysiologiques des représentations spatiales.

Dès lors, dans quelle mesure les réponses corticales se manifestent lors de différentes tâches spatiales relèveraient de représentations et non de simples activations directes provoquées par la stimulation elle-même ? La partie suivante se propose de développer certains arguments en faveur de la première hypothèse.

### **2.2.2. Les arguments comportementaux (effets de contexte)**

#### **2.2.2.1. Manipulation des consignes et des attentes perceptives**

L'un des supports majeurs à cette idée de représentation de l'espace est que pour un même environnement sensoriel, les réponses perceptives et leurs corrélats neurophysiologiques peuvent différer selon le contexte d'interprétation de l'observateur. Ce contexte d'interprétation peut être impacté par les consignes données par l'expérimentateur, ou par l'observateur lui-même au travers des attentes qu'il se crée vis-à-vis de la situation.

Ainsi, dans les études d'imagerie fonctionnelle évoquées précédemment, les références spatiales sur lesquelles l'observateur porte préférentiellement son attention

peuvent être modifiées par un simple changement de consignes, entraînant des réponses corticales différentes face à une même stimulation sensorielle (Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000). A titre d'exemple sur un aspect emblématique de la perception spatiale comme le jugement de la verticale, une étude récente a également démontré que les instructions explicites données au sujet orientent fondamentalement le choix de la référence privilégiée. Les observateurs passent ainsi d'une centration souvent égocentrée lorsqu'on présente la verticale en référence à l'orientation d'un arbre « dont les feuilles sont en haut et les racines en bas » à une centration géocentrée lorsqu'on rajoute simplement à la consigne précédente « ... indépendamment de votre propre orientation corporelle » (Bury & Bock, 2016).

D'autres études ont insisté sur le rôle non négligeable des attentes situationnelles spécifiques de l'observateur sur ses réponses perceptivo-spatiales (Cohn, DiZio, & Lackner, 2000; Wertheim, Mesland, & Bles, 2001; Wright & Glasauer, 2003), en particulier à partir de la probabilité d'occurrence d'un événement donné. Ainsi, les sensations d'inclinaison du corps par rapport à la gravité lors d'une translation horizontale (i.e., illusion somatogravique) apparaissent beaucoup plus fréquemment dans l'obscurité lorsque les sujets ne savent pas qu'ils se trouvent sur un dispositif mobile (Wertheim et al., 2001). Le fait d'avoir connaissance de ce qui peut advenir (e.g., le siège se trouve sur un rail qui peut bouger d'avant en arrière) suffit donc à modifier considérablement la perception qu'on a d'un seul et même événement.

Ces facteurs cognitifs, exprimés au travers de l'anticipation, de la prédiction, ou de la réinterprétation d'une situation donnée (situation pourtant unique au sens de l'environnement sensoriel), sont autant d'arguments pour affirmer que l'individu se représente l'espace dans lequel il est immergé.

#### ***2.2.2.2. Singularité individuelle des comportements spatiaux et effets de l'expérience***

Il nous semble également légitime d'avancer les effets de l'expérience et l'omniprésence de différences interindividuelles pour asseoir cette idée de représentation spatiale. En effet, les réponses comportementales face à une même situation diffèrent selon les individus et ces différences, loin d'être l'expression d'une variabilité perçue comme un épiphénomène résiduel et changeant, semblent systématiques. Au-delà des différences de genre qui peuvent exister dans le domaine spatial, montrant par là-même que notre monde n'est pas appréhendé de la même manière que nous soyons hommes ou femmes (Barnett-Cowan et al., 2010; Barnett-Cowan et al., 2013; Viaud-Delmon et al., 1998), il semble que le vécu individuel affecte la perception spatiale.

La théorie des styles cognitifs, issue des travaux de Witkin (1954), s'appuie historiquement sur la détermination de préférences spatiales ancrées dans les comportements perceptifs de chaque individu. Selon cette théorie, il existerait une catégorie d'observateurs, particulièrement influencés par l'orientation d'éléments saillants d'une scène visuelle dans l'estimation de leur verticale subjective. Ces individus, identifiés « dépendants à l'égard du champ » (DC), se différencieraient clairement et

systématiquement d'une autre classe d'individus, appelés « indépendants à l'égard du champ » (IC), et ce dans bon nombre de tâches perceptivo-spatiales. Si ces différences interpersonnelles caractéristiques ont depuis été reliées à des traits de personnalité (Witkin & Goodenough, 1977), elles semblent s'établir et se renforcer avec le temps (Huteau, 1987). Un argument majeur à cette hypothèse réside dans la corrélation entre styles cognitifs et pratiques sportives.

De façon générale, les sportifs réguliers apparaissent moins dépendants à l'égard du champ et plus ancrés dans un référentiel géocentré que les individus sédentaires (Brady, 1995). Parmi les sportifs, ceux pratiquant une activité en milieu fermé (i.e., où le degré d'incertitude de l'environnement est minime) apparaissent encore moins DC que ceux pratiquant une activité dans un milieu ouvert (Bard, 1972; Liu, 2003). Spécifiquement, il a ainsi été démontré que les gymnastes (Guillot, Collet, & Dittmar, 2004) et les pratiquants assidus de taekwondo (Rousseu & Crémieux, 2004) ont une estimation particulièrement précise de l'orientation gravitaire, même en présence d'un environnement visuel incliné. Renforçant cette idée de construction d'une identité propre dans la façon de se représenter l'espace en fonction de l'expérience, Lejeune et collaborateurs ont pu mettre en évidence une relation entre la sensibilité kinesthésique aux informations gravitaires et le niveau de pratique sportive (Lejeune et al., 2004). Même si, à notre connaissance, aucune étude ne s'est penchée sur l'évolution longitudinale des aptitudes perceptivo-spatiales en fonction de la pratique sportive, ces observations renforcent l'hypothèse que les singularités spatiales pourraient se développer en fonction des expériences et des apprentissages.

Les expériences sensorimotrices sont donc au cœur du décryptage de l'espace et reposeraient donc sur des construits représentationnels évoluant avec le temps (Lachmair et al., 2016). Les travaux initiés ou auxquels j'ai participé à la suite de ma thèse ont eu majoritairement pour objectif de mieux comprendre comment s'établissent les relations entre la perception spatiale et ses fondements représentationnels. En d'autres termes, le fil directeur des études rapportées ci-après vise à savoir comment les différents indices spatiaux accessibles à l'observateur, issus de référentiels multiples, se combinent de façon dynamique, en lien ou non avec leurs propriétés sensorielles, pour faire émerger un percept de localisation et d'orientation. Nous développerons tout d'abord cette idée de combinaison entre références spatiales issues de référentiels multiples pour la perception de l'espace géocentré, avec comme paradigmes centraux les jugements de la verticale ou de l'horizon subjectif que nous appliquerons à la perception des capacités de franchissement d'obstacles hauts. Nous aborderons ensuite le dialogue entre référentiels à travers le jugement de l'espace égocentré, en illustrant les aptitudes de localisation référée au corps via des paradigmes de pointage continu ou discret.

## Chapitre 3. Perception de l'espace géocentré

Les travaux sélectionnés dans le présent chapitre ont pour but d'illustrer comment différentes références issues du corps ou de l'environnement interagissent et se combinent pour la perception de l'espace géocentré. Nous montrerons en particulier que l'accessibilité et le poids accordé à ces références dépendent non seulement des modalités sensorielles impliquées pour la perception, mais aussi et surtout des exigences de la tâche et du traitement cognitif (notamment sémantique) des informations disponibles ou encore de l'expérience (ou de la typologie) des observateurs.

### 3.1. La Verticale Subjective

#### 3.1.1. Effet de l'ancrage des indices visuels sur l'orientation de tête

(Mars et al., 2005)

Cette étude vise à déterminer comment la présence de références visuelles fixes par rapport à la tête peut influencer la perception de l'orientation spatiale par rapport à la gravité. Une première expérience étudie l'influence d'un cadre visuel céphalocentré sur la verticale subjective, lors d'inclinaisons de la tête. Une seconde expérience s'intéresse aux effets d'un tel cadre visuel sur la verticale subjective et sur la performance dans une tâche de réorientation de la tête lors d'inclinaisons du corps entier. Les deux études mettent l'accent sur les conséquences de l'ancrage des informations visuelles sur l'axe céphalique dans la perception de l'orientation spatiale. Spécifiquement, elles suggèrent qu'un cadre visuel céphalocentré tel qu'on peut le trouver dans un visiocasque peut contribuer à désorienter l'utilisateur, en particulier dans les environnements de réalité augmentée (Figure 17).

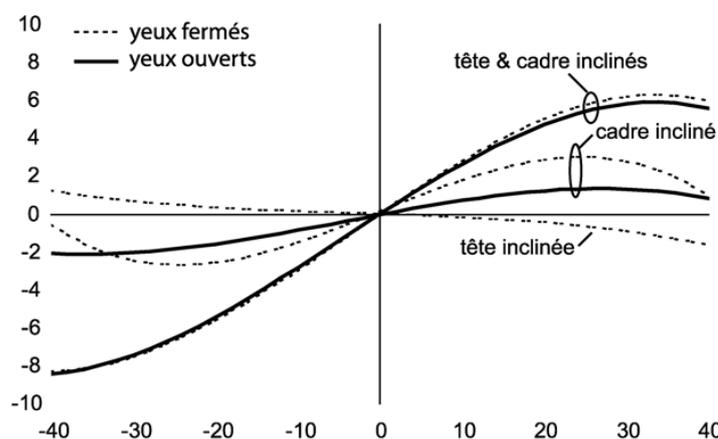


Figure 17. Estimation moyenne de la verticale (en degrés,  $0^\circ$  correspondant à la verticale gravitaire) en fonction de l'angle d'inclinaison de la tête et/ou du cadre dans toutes les conditions.

### 3.1.2. Influence du contenu de la scène visuelle (Bringoux et al., 2009)

De nombreux travaux ont mis à jour l'influence d'un cadre visuel incliné sur la perception de la verticale visuelle (i.e., "Rod-and-Frame Effect" ou RFE). La présente étude cherche à savoir si cette influence peut être modifiée en environnement virtuel immersif (CAVE) par la structuration de la scène visuelle et par le mode d'ajustement permettant un contrôle visuel ou visuo-kinesthésique (Modes V et VK, respectivement). La manière dont cette influence peut évoluer de façon dynamique au cours de l'ajustement a été également étudiée via deux groupes de participants ayant la tête libre ou maintenue immobile à la verticale. Le RFE observé en environnement immersif est apparu qualitativement comparable à celui obtenu dans un dispositif classique (Rod-and-Frame Test portable; Oltman 1968). De plus, le RFE observé en environnement immersif semble significativement influencé par la structuration de l'environnement visuel et par le mode d'ajustement : plus la scène visuelle contenait des indices d'orientation géométriques et sémantiques, plus le RFE était important (Figure 18).

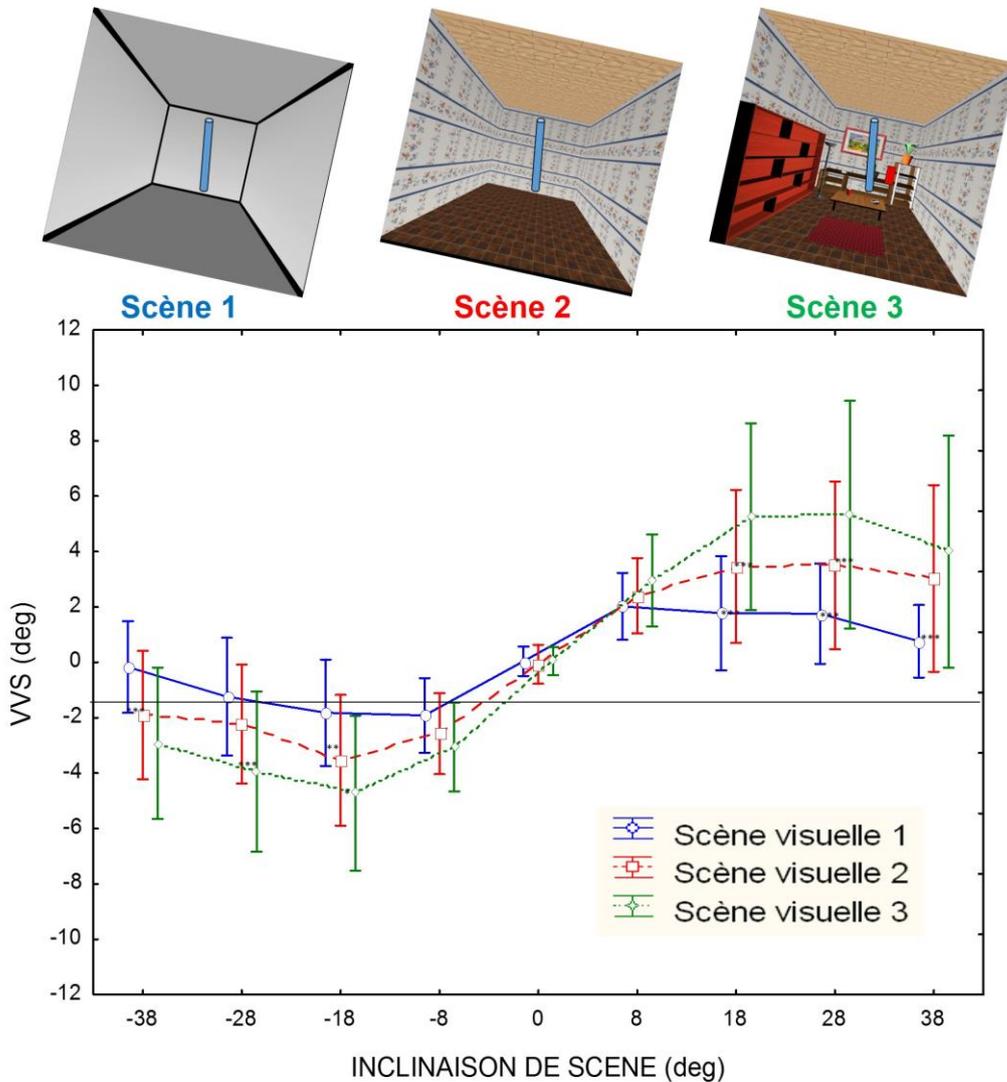


Figure 18. Evolution de l'effet d'attraction de la scène visuelle (RFE) en fonction de la structuration de l'environnement virtuel.

Le RFE est également apparu plus marqué lorsque la verticale subjective était ajustée via un contrôle purement visuel par comparaison avec un contrôle visuo-kinesthésique. De plus, les résultats montrent une augmentation significative du RFE pendant l'ajustement, indiquant que l'influence de la scène visuelle sur la verticale subjective peut évoluer de manière dynamique au cours du temps. De façon générale, ces résultats sont discutés en termes de combinaison dynamique de références issues de différents référentiels spatiaux.

### 3.1.3. Approche différentielle et spécificité du jugement de l'orientation verticale d'un objet versus du corps (Scotto Di Cesare et al., 2015)

Il est aujourd'hui reconnu que des différences inter-individuelles existent dans les processus d'intégration multisensorielle impliqués dans la perception spatiale. Nous avons étudié ici l'effet de la dépendance à l'égard du champ visuel dans la détection d'une inclinaison propre du corps par rapport à la verticale, en fonction des indices visuels ou posturaux disponibles. A cet égard, nous avons manipulé des rotations lentes (i.e.,  $0.05 \text{ deg.s}^{-1}$ ) du corps ou de la scène visuelle en tangage à partir de la verticale. Les participants devaient indiquer s'ils se sentaient inclinés vers l'avant à chaque angle successif d'inclinaison. Les résultats montrent que les seuils de détection d'une inclinaison propre différaient substantiellement entre des sujets dépendants et indépendants à l'égard du champ, lorsque seule la scène visuelle s'inclinait (Figure 19).

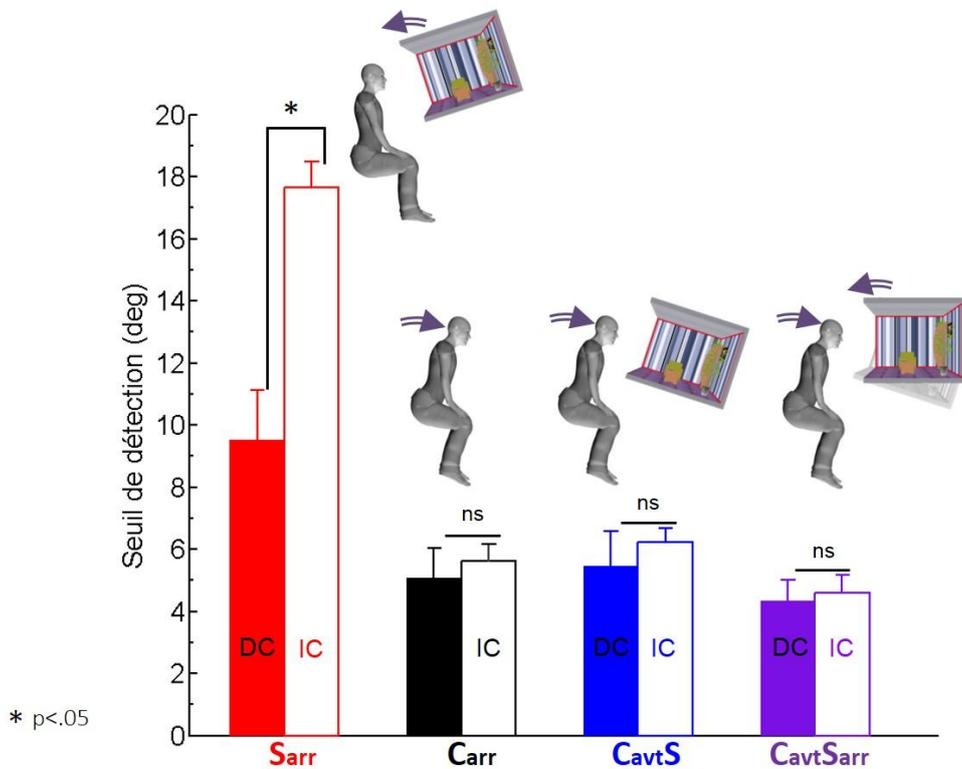


Figure 19. Seuil de détection d'une inclinaison propre ressentie par rapport à la verticale en fonction du groupe de sujets (dépendants DC vs indépendants IC à l'égard du champ) et de la condition expérimentale impliquant différentes configurations de stimulations visuo-posturales.

Par contraste, aucune différence n'est apparue selon la typologie des participants lorsque le corps était effectivement incliné, et ce quelle que soit la condition de scène visuelle (i.e., absente, statique, ou en rotation). Ces résultats suggèrent que les différences individuelles de perception spatiale liées à la dépendance à l'égard du champ disparaissent en présence d'indices posturaux dynamiques, vraisemblablement au moyen de processus de repondération sensorielle, où les indices dynamiques vestibulaires/somesthésiques pourraient prévaloir sur les entrées visuelles.

### 3.1.4. Conséquences de l'absence d'indices somesthésiques. Cas d'une patiente désafférentée (Bringoux et al., 2016)

La présente étude a pour but de mieux comprendre les conséquences d'une perte quasi-complète de somesthésie sur la perception de l'orientation spatiale. La survenue potentielle de processus compensatoires dans la perception de l'orientation propre du corps ou des éléments de l'environnement par rapport à la verticale a été examinée en manipulant les indices vestibulaires et ou/visuels disponibles. Nous avons ainsi comparé les réponses perceptives d'une patiente désafférentée (GL) avec celles obtenues par des sujets contrôles de la même tranche d'âge dans deux tâches impliquant des jugements référés à la gravité. Dans la première tâche, les sujets devaient aligner une ligne visuelle à la verticale gravitaire (i.e., Verticale Visuelle Subjective ou VVS) face à un cadre visuel incliné dans un test classique de type RFT. Dans une deuxième tâche, les sujets devaient reporter s'ils se sentaient inclinés sous différentes conditions visuo-posturales impliquant des inclinaisons lentes du corps ou de la scène visuelle en tangage à partir d'une orientation verticale. Les résultats ont montré que la patiente désafférentée, bien au-delà des sujets contrôles, était totalement dépendante des indices spatiaux issus de la scène visuelle en ce qui concernait les ajustements de la VVS (Figure 20).

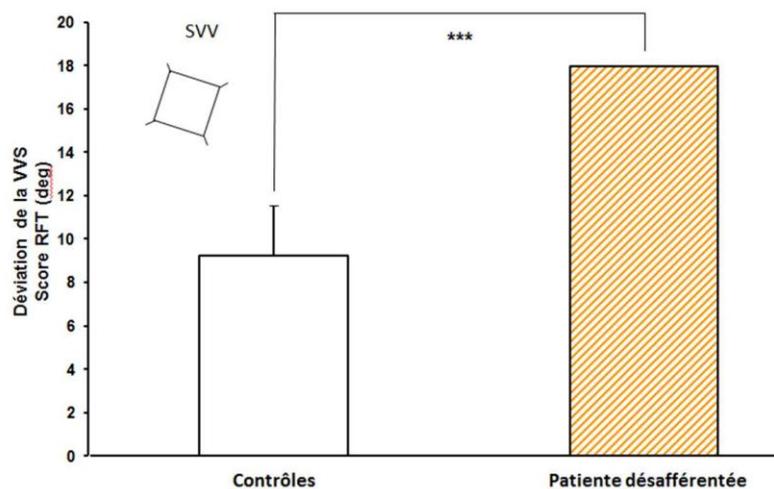


Figure 20. Scores moyens au RFT (Nyborg & Ysaksen, 1974) obtenus chez des sujets contrôles et chez la patiente désafférentée GL. Le score de 18° obtenu par GL traduit une dépendance totale à l'égard du champ visuel dans le jugement de la Verticale Visuelle Subjective (VVS), malgré la persistance de réponses otolithiques nominales attestées par un examen ORL.

A l'inverse, la patiente désafférentée ne se référait plus du tout aux indices visuels pour les jugements d'inclinaison propre du corps. En fait, GL n'a jamais rapporté une quelconque sensation d'inclinaison, suggérant qu'elle n'utilisait pas non plus les informations otolithiques pour la détection d'inclinaisons corporelles lentes. Cette étude démontre qu'un déficit somesthésique massif affecte la perception de l'orientation spatiale, et que l'utilisation des indices sensoriels résiduels diffère selon que les jugements portent sur l'orientation d'objets externes ou du corps propre.

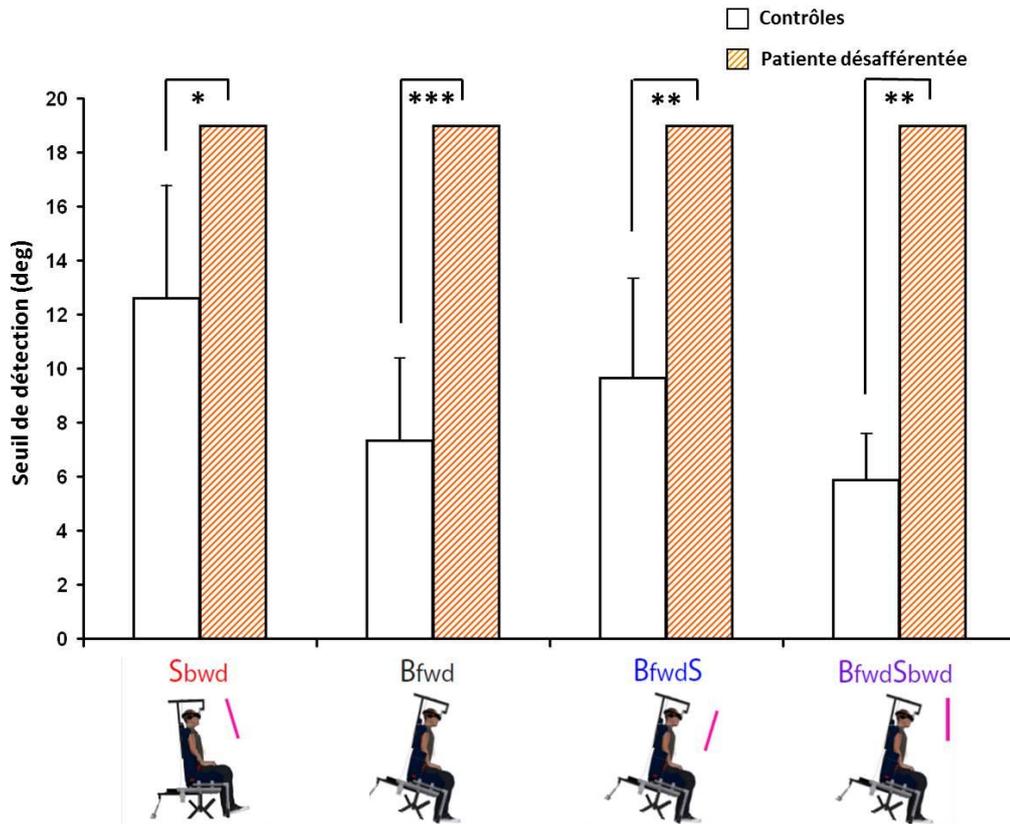


Figure 21. Seuil de détection d'une inclinaison propre ressentie par rapport à la verticale chez des sujets contrôles et chez la patiente désafférentée selon différentes configurations de stimulations visuo-posturales. La patiente n'a jamais fait mention d'un ressenti d'inclinaison propre par rapport à la verticale quelle que soit la condition, les valeurs de seuil affichées pour GL ayant été fixées à l'angle maximal d'inclinaison manipulée pour des questions statistiques.

## 3.2. L'Horizon Subjectif

### 3.2.1. Effet de l'inclinaison du corps en tangage (Bringoux et al., 2004)

Cette étude s'intéresse aux répercussions de l'inclinaison corporelle sur les jugements de l'horizon physique (i.e., GREL : plan passant par les yeux, perpendiculairement à la gravité) effectués via des mouvements d'élévation du bras. Les résultats montrent que l'horizon perçu est influencé par l'inclinaison du corps, précisément abaissé pour des inclinaisons vers l'avant et élevé pour des inclinaisons vers

l'arrière. Dans tous les cas, les jugements impliquant un déplacement du bras sont apparus plus affectés par l'inclinaison du corps que des estimations purement visuelles. De façon remarquable, ces données indiquent que l'implication motrice et/ou la présence additionnelle d'informations kinesthésiques renforcent le biais d'orientation corporelle sur l'horizon perçu, suggérant par là-même une influence égocentrée plus importante en situation d'estimation active moto-kinesthésique. Ces résultats mettent en défaut l'assomption selon laquelle la combinaison de multiples informations sensorielles non conflictuelles et le couplage perceptivo-moteur conduiraient invariablement à une amélioration des performances perceptives.

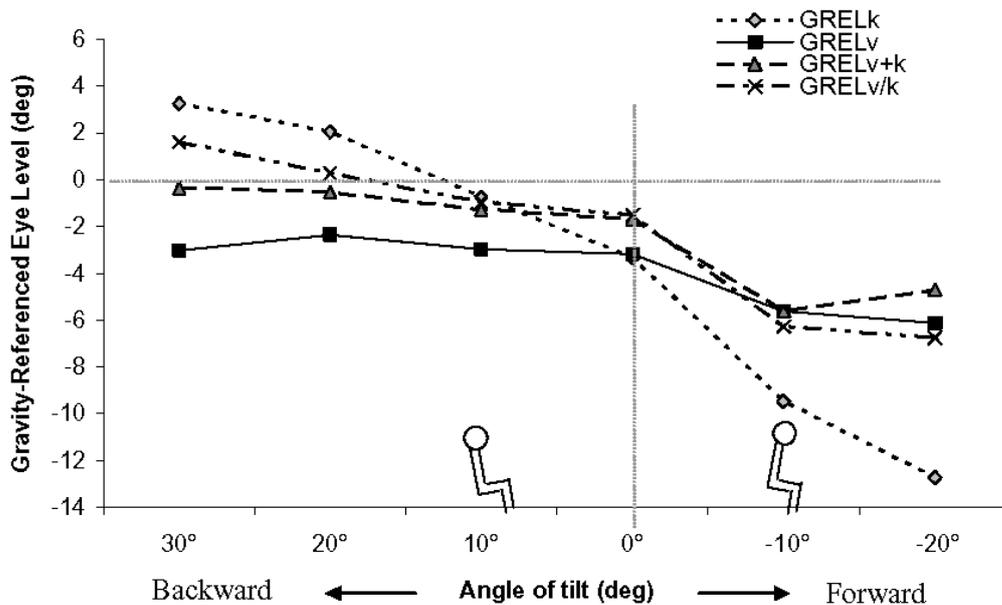


Figure 22. Perception de l'Horizon Visuel (Gravity-Referenced Eye Level), en fonction de l'angle d'inclinaison corporelle pour 4 conditions de réponse (Visuelle, Kinesthésique, Visuo-Kinesthésique congruente, Visuo-Kinesthésique non congruente).

### 3.2.2. Impact d'un déficit vestibulaire bilatéral (Bringoux et al., 2007)

Nous avons étudié ici le rôle de l'information vestibulaire dans les jugements de l'horizon (GREL) au cours d'inclinaisons sagittales du corps. Dix sujets déficients vestibulaires bilatéraux (LDS) et 10 sujets Contrôles devaient positionner un point lumineux à hauteur de leur horizon perçu dans l'obscurité, avec ou sans implication motrice associée. Bien que les jugements soient apparus linéairement influencés par l'amplitude de l'inclinaison corporelle, les résultats n'indiquent aucune différence entre LDS et Contrôles dans la précision et la variabilité des estimations (Figure 23). Toutefois, la performance perceptive des LDS sans implication motrice est apparue en lien avec le degré de compensation vestibulaire des participants (inférée à partir d'une autre étude posturale sur les mêmes patients). Dans la condition d'implication motrice, les LDS n'ont pas semblé utiliser les indices graviceptifs issus de mouvements de bras pour compenser la perte des afférences vestibulaires. Ces données indiquent que les indices vestibulaires ne sont pas essentiels pour définir l'horizon perçu dans des conditions statiques.

L'absence de différence dans les performances réalisées par les Contrôles et les LDS, de même que la corrélation entre les réponses posturales individuelles et la précision d'estimation de l'horizon suggèrent que les entrées somatosensorielles contiennent autant d'informations graviceptives utiles à la perception de l'horizon que le système vestibulaire.

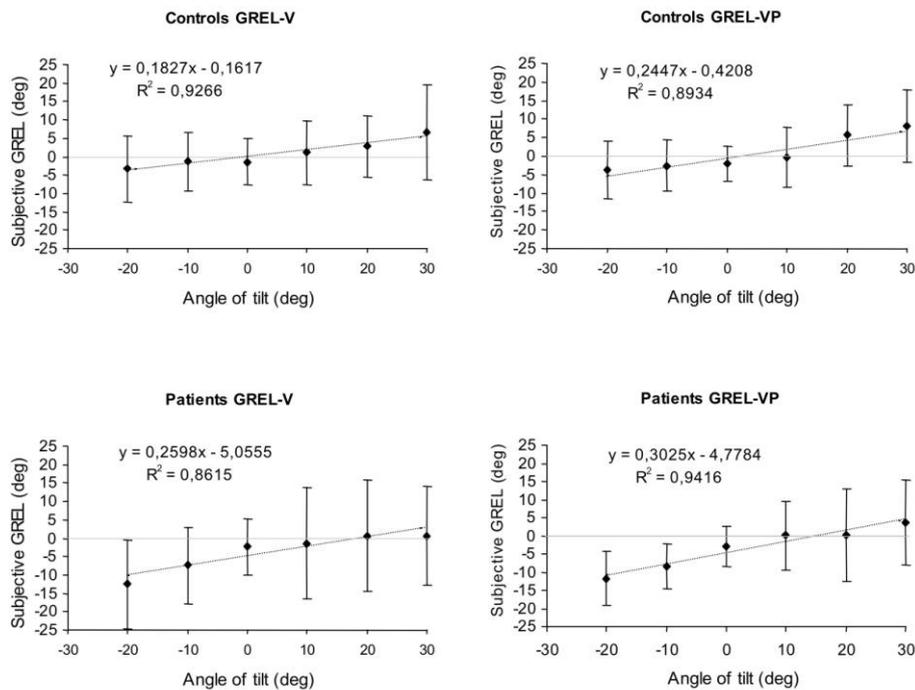


Figure 23. Perception de l'Horizon Visuel (Gravity-Referenced Eye Level), en fonction de l'angle d'inclinaison corporelle chez des sujets Contrôles et des patients déficients vestibulaires bilatéraux pour 2 conditions de réponse (Visuelle, Kinesthésique, Visuo-Kinesthésique congruente, Visuo-Kinesthésique non congruente).

### 3.2.3. Absence de gravité et indices somesthésiques (Carriot et al., 2004)

Si les indices gravitaires semblent importants pour l'orientation spatiale, leur suppression peut rendre délicate la réalisation de certaines tâches comme les astronautes en microgravité en font généralement l'expérience. Dans cette étude, nous faisons justement l'hypothèse que l'expérience en apesanteur couplée à la présence d'indices de pression sous les pieds permet d'améliorer la lecture de l'horizon subjectif défini ici en référence à l'axe du corps en microgravité. Nous avons testé en vols paraboliques 5 sujets « experts » habitués à la microgravité et 5 sujets novices dans leur aptitude à pointer en direction de l'horizon subjectif les yeux fermés. Les jugements ont été réalisés sur terre et durant les phases OG, avec ou sans pression appliquée sous la voûte plantaire. Si la performance des experts est restée stable dans toutes les conditions, l'horizon subjectif des novices est apparu fortement abaissé en microgravité (16,5° en dessous de leur jugement normogravitaire). Les indices de pression sous les pieds ont significativement réduit cet abaissement (8,9° en dessous de

leur estimation normogravitaire). Ces résultats suggèrent que l'expérience relative dans un champ de forces donné peut moduler l'utilisation des référentiels spatiaux disponibles pour l'orientation perçue, et que le rétablissement d'indices somesthésiques d'orientation favorise l'expression d'un modèle interne gravitaire pour le jugement de l'horizon subjectif.

### 3.2.4. Influences cognitives (Bringoux et al., 2006)

L'estimation de l'horizon apparaît essentielle dans bon nombre de tâches perceptivo-motrices (e.g., pilotage). Une telle estimation nécessite que certains de nos systèmes sensoriels soient sensibles aux directions géocentrées qui structurent l'environnement. Lorsque le jugement est réalisé sans vision au travers d'un déplacement de bras qui doit être orienté perpendiculairement à la gravité, celui-ci est appelé "Horizon Proprioceptif Subjectif" (HPS). L'HPS apparaît ainsi dévié dans le sens de l'inclinaison du corps, et cela même pour des angles très réduits et des vitesses de rotation très faibles. La présente étude cherche à savoir si un tel effet peut être modifié par certains facteurs cognitifs comme l'estimation consciente ou la connaissance de l'importance de l'inclinaison du corps. Les résultats obtenus suggèrent que la perception de l'HPS est modulée en fonction des estimations conscientes relatives à l'importance de l'inclinaison corporelle. Lorsque ces estimations sont erronées, l'HPS est significativement dévié dans le sens de l'erreur. Les sujets apparaissent également sensibles à l'information donnée par l'expérimentateur concernant l'importance de leur inclinaison. Ainsi, lorsque cette information fournie par l'expérimentateur est erronée, les ajustements semblent également déviés dans le sens de l'erreur (Figure 24). Toutefois, par rapport à une condition où aucune information n'est fournie par l'expérimentateur, l'apport d'un feedback externe verbal non erroné ne permettrait pas de diminuer l'effet d'attraction égocentré exercé par l'inclinaison véritable du corps sur la perception de l'HPS.

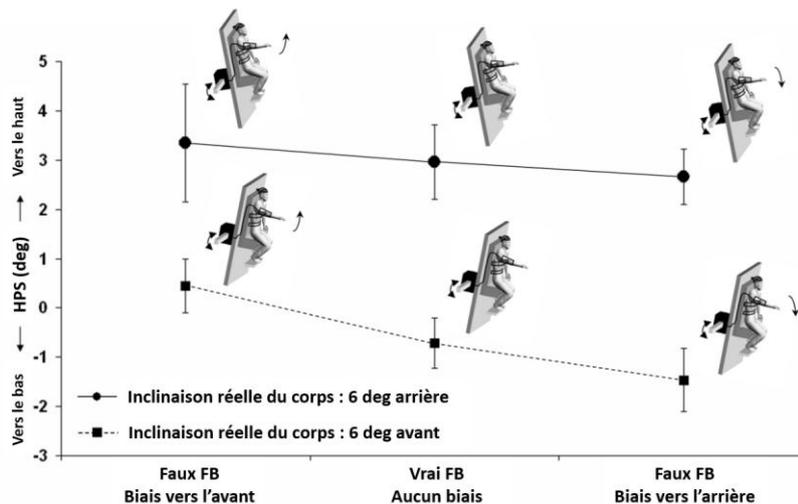


Figure 24. Effet d'une information externe erronée (fournie par l'expérimentateur) concernant l'importance de l'inclinaison corporelle sur l'Horizon Proprioceptif Subjectif (SPH).

### 3.3. Le paradigme du franchissement d'obstacles

#### 3.3.1. Effet de l'inclinaison du corps en tangage (Bringoux et al., 2008)

Nous avons étudié les effets de l'orientation corporelle sur l'estimation de la hauteur et du franchissement d'obstacles hauts dans un environnement visuellement appauvri. Ces jugements demandent de prendre en compte des références géocentrées c'est-à-dire des directions terrestres invariantes que sont l'axe gravitaire et l'horizontale terrestre. Nos résultats montrent une surestimation globale de ces perceptions, indépendamment de l'inclinaison du corps. En outre, l'attraction égocentrée observée par Bringoux et coll. (2004) sur le jugement direct de l'Horizon Visuel Subjectif (correspondant au plan trans-oculaire perpendiculaire à la gravité) semble également affecter les résultats de notre étude. Précisément, l'inclinaison du corps vers l'avant conduit les individus à surestimer la hauteur et les possibilités de franchissement d'un obstacle haut. La tendance s'inverse lorsque les sujets sont penchés en arrière (Figure 25). Une relation linéaire caractérise l'effet de l'inclinaison corporelle sur les jugements de ces références géocentrées. Les coefficients de pente des droites de régression sont similaires pour les deux types de jugement. Cela suggère que les processus perceptifs en jeu dans l'estimation de la hauteur et du franchissement d'un obstacle haut sont les mêmes. De façon générale, l'effet de l'orientation corporelle traduit l'existence d'états intermédiaires où les deux référentiels (égocentrés et géocentrés) sont combinés.

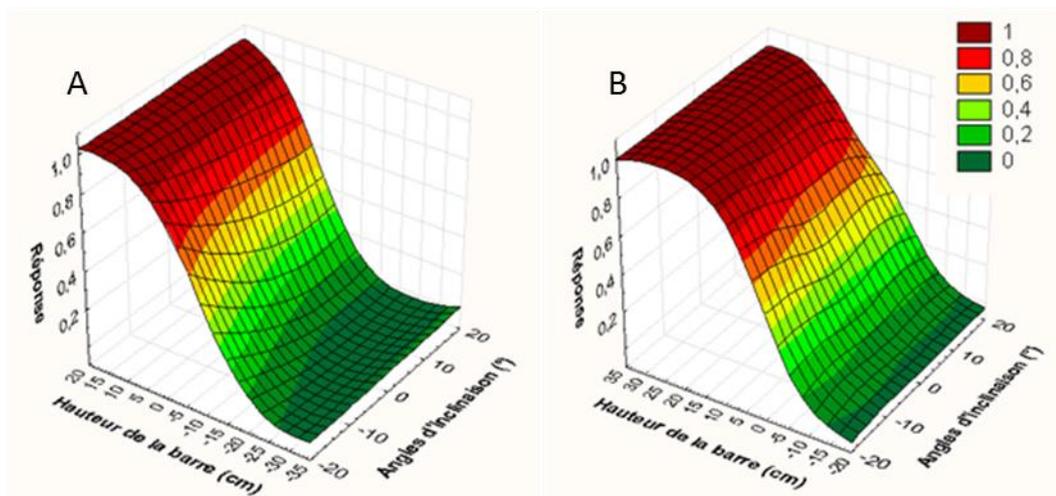
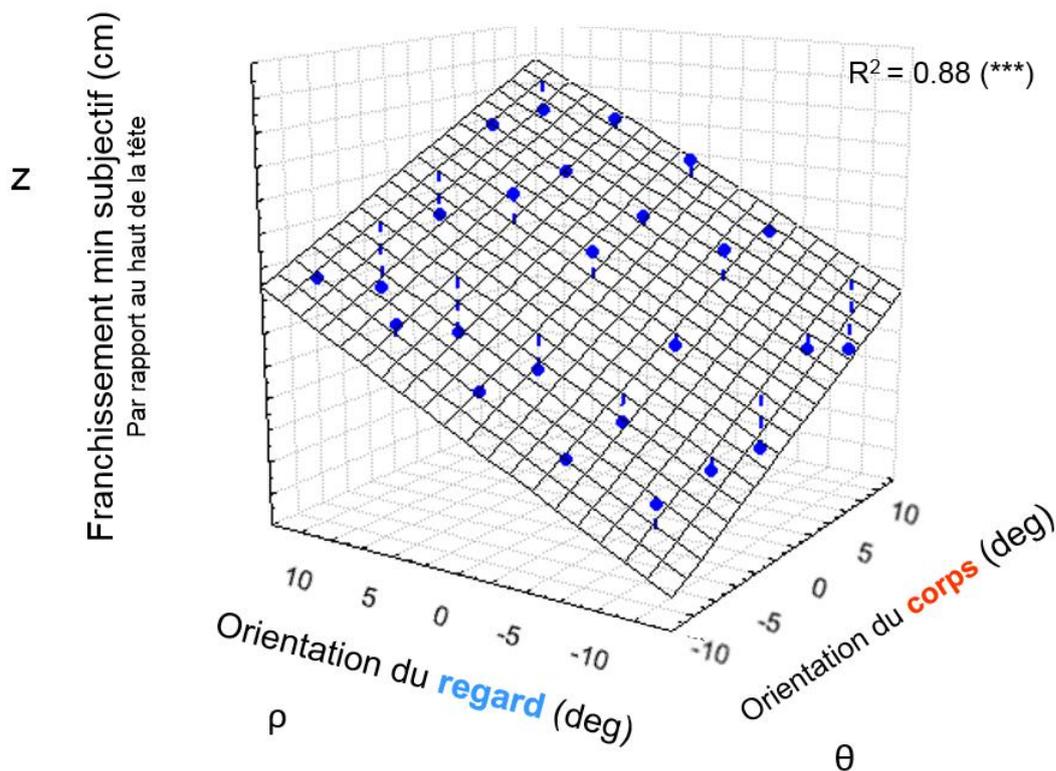


Figure 25. Représentation de la probabilité de percevoir A) la barre plus haute que l'HVS et B) la possibilité de franchir sous la barre, en fonction de la hauteur de la barre projetée et des angles d'inclinaison.

#### 3.3.2. Influence de l'orientation de regard (Bourrelly et al., 2009)

Ce travail de recherche porte sur le rôle de l'orientation du regard dans l'estimation des capacités de franchissement d'obstacles hauts lors d'inclinaisons corporelles en tangage, sans déplacement et en l'absence d'indices visuels environnementaux. Bringoux et coll. (2008) ont montré que cette estimation nécessite de prendre en compte l'horizon visuel comme référence pour le jugement, et que la

perception de cette référence est modifiée par l'inclinaison du corps. Nos résultats montrent une surestimation générale des capacités de franchissement et confirment l'effet de l'orientation corporelle sur les jugements. Cette surestimation est de plus proportionnelle à l'inclinaison du corps, ainsi qu'à l'orientation du regard. Les effets respectifs des deux inclinaisons sont indépendants mais se combinent de façon additive (Figure 26). Ceci suggère que plusieurs références égocentrées peuvent conjointement influencer l'estimation des capacités de franchissement d'obstacles. Les poids des effets d'orientation du corps et du regard sont de 45% et 54%, respectivement. Ces résultats sont discutés en terme d'interaction entre référentiels égo et géocentrés et montrent qu'au même titre que l'orientation du corps, l'orientation du regard joue un rôle déterminant dans la localisation spatiale géocentrée.



Figure

26. Régression linéaire multiple appliquée aux seuils moyens d'estimation de franchissement en fonction de l'angle d'inclinaison du corps et de l'angle d'orientation du regard. Le plan illustre l'influence linéaire et combinée de l'orientation du corps et du regard sur l'estimation des capacités de franchissement.

### 3.3.3. Effet de la configuration posturale (Bourrelly et al., 2011)

Ce travail de recherche questionne la contribution relative de l'axe de la tête, du tronc et des jambes dans l'apparition du phénomène d'attraction égocentrée précédemment observé lors de l'orientation du corps entier sur la perception de l'espace géocentré. Pour ce faire, différentes configurations posturales ont été manipulées. Un effet de l'orientation du corps entier, du tronc seul et de la tête seule, ainsi que deux positions de jambes (fléchies vs tendues par rapport au tronc) ont été testées. Les résultats montrent des déviations systématiques de la hauteur minimale de franchissement subjectif

dans la direction de l'angle manipulé. De plus, une relation proportionnelle entre la hauteur minimale de franchissement subjectif et l'angle d'orientation est également observée. Dans chacune des configurations posturales, la position de la tête et du tronc semble majoritairement impliquée dans l'émergence du phénomène d'attraction égocentrée précédemment observé lors de l'orientation du corps entier (Figure 27). La position des jambes quant à elle ne semble pas déterminante dans l'émergence du phénomène. Par rapport à la condition d'inclinaison du corps entier, une inclinaison du tronc seul diminue sensiblement l'erreur d'estimation enregistrée, alors qu'une inclinaison de la tête seule l'augmente considérablement. Nos résultats suggèrent que l'influence égocentrée observée lors de l'orientation du corps entier pourrait résulter d'un processus de repondération d'effets égocentrés spécifiques issus de différentes parties du corps. Ce processus pourrait notamment s'établir sur la base de la fiabilité accordée aux différentes informations sensorielles disponibles dans un type de configuration posturale donnée.

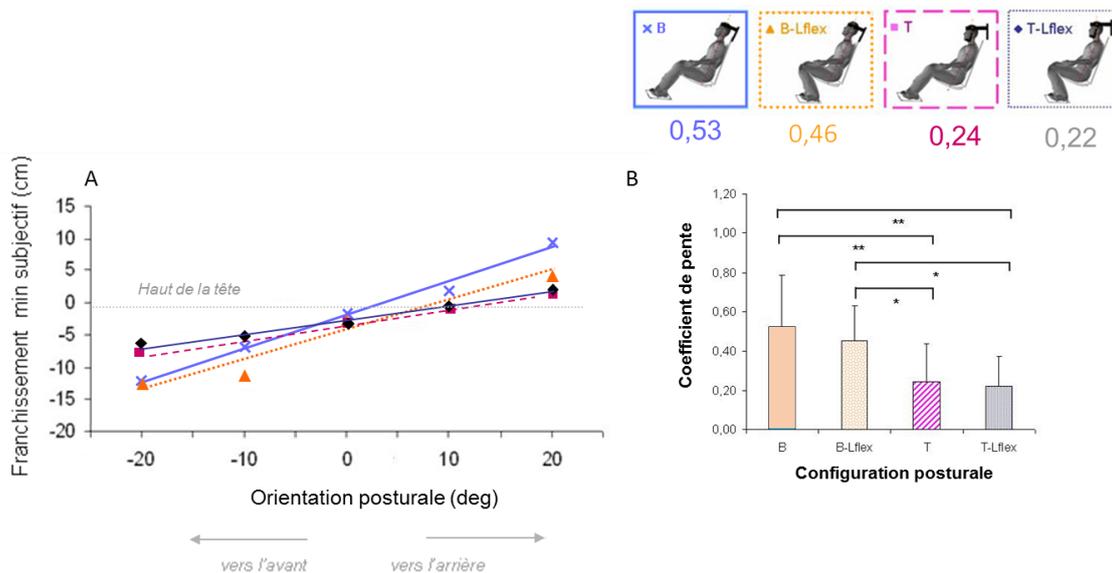


Figure 27. Droites de régression linéaire et coefficients de pente associés aux seuils moyens d'estimation de franchissement en fonction de l'angle d'inclinaison du corps pour différentes configurations posturales.

### 3.3.4. Conflit entre orientation du flux visuel et orientation du corps (Bourrelly et al., 2014)

L'objectif de cette étude est de déterminer l'influence de l'orientation du corps sur l'estimation du franchissement d'obstacles hauts lorsque la direction de déplacement horizontal pour franchir la barre est spécifiée visuellement dans le flux optique. Les résultats montrent, comme dans le noir complet (Bringoux et al., 2008), des déviations systématiques de la hauteur de franchissement minimal subjectif dans le sens de l'orientation du corps. Une relation proportionnelle (de l'ordre de 46% de l'angle du corps dans un panel angulaire  $\pm 20^\circ$ ) entre l'estimation de la hauteur de franchissement minimal et l'angle d'orientation de corps manipulé est également observée. Ces résultats suggèrent que la présentation d'une direction de déplacement horizontal (i.e., de la

référence de jugement) dans la scène visuelle ne contribue pas à limiter l'attraction égocentrée précédemment observée dans le noir complet (Figure 28). En d'autres termes, nos résultats suggèrent que le renforcement d'une information spatiale géocentrée par la concordance d'une information allocentrée ne permet pas de réduire le poids des références égocentrées dans l'estimation des possibilités de franchissement. Ces résultats sont discutés en termes de fiabilité de l'information sensorielle (concernant notamment la richesse de l'information visuelle) dans la définition des poids alloués aux différents référentiels spatiaux.

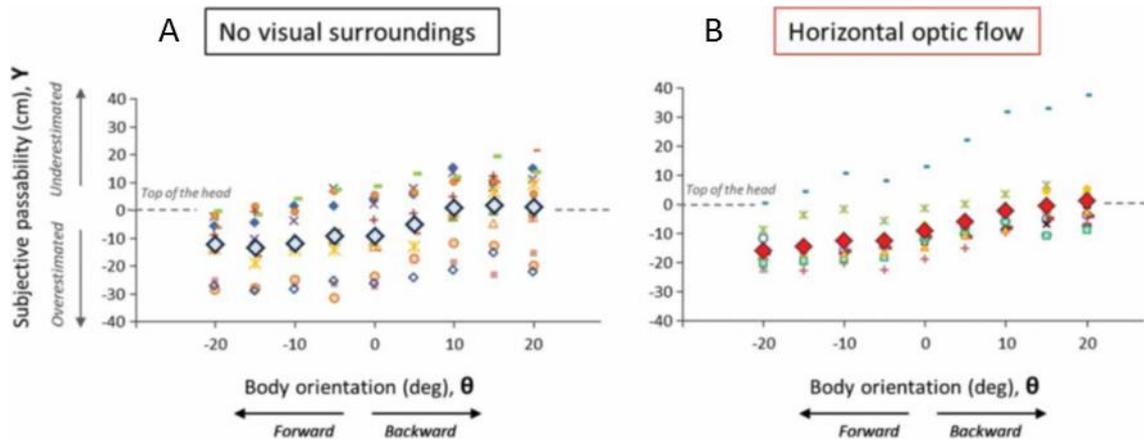


Figure 28. Estimations individuelles et seuil de franchissement subjectif moyen en fonction de l'angle d'inclinaison du corps A) sans cadre visuel ou B) en présence d'un flux optique horizontal.

## Chapitre 4. Localisation spatiale égocentrée

A l'instar des combinaisons de références observées dans la perception de l'espace géocentré, les travaux sélectionnés dans le présent chapitre ont pour but de démontrer que de tels processus intégratifs sont à l'œuvre pour spécifier une position perçue dans un espace égocentré. Objectivées au travers de paradigmes de pointage de cibles ou de positions référées au corps, nous verrons que les aptitudes de localisation égocentrée se trouvent également influencées par d'autres références spécifiques des espaces allocentrés ou géocentrés. Là encore, nos travaux suggèrent que le poids accordé à ces différentes références dépend moins d'une évocation sensorielle particulière que des caractéristiques de la tâche et des contraintes du milieu (en particulier du champ de forces).

### 4.1. Pointage continu

#### 4.1.1. Effet d'une modification graduelle du vecteur gravito-inertiel

(Scotto di Cesare et al., 2011)

Cette étude visait à questionner les aptitudes de localisation spatiale égocentrée lors de la rotation progressive du vecteur gravito-inertiel ( $G_i$ ). Nous avons proposé une tâche de pointage continu, effectuée pendant toute la durée de la stimulation, permettant de questionner les règles de pondération et leur évolution lors de la rotation de  $G_i$  simulant une rotation du corps en tangage (i.e. dans le même sens). La rotation de  $G_i$  induit un abaissement progressif du pointage qui pourrait être dû à une différence de l'amplitude des effets des illusions d'élévation de la cible (i.e., illusion oculogravique) et d'inclinaison du corps vers l'arrière que produit la centrifugation (i.e., illusion somatogravique). En effet, si les conséquences de ces illusions étaient de même amplitude, alors, pendant la centrifugation face à l'axe, les sujets auraient eu l'impression d'être inclinés avec la cible vers l'arrière et n'auraient pas produit d'erreur, ce qui ne correspond pas à nos résultats. Nous faisons donc l'hypothèse que l'illusion d'inclinaison du corps vers l'arrière est ici plus importante que l'illusion d'élévation de la cible. Cette dernière apparaît donc progressivement de plus en plus basse par rapport au corps, ce qui engendre un abaissement compensatoire du mouvement de pointage.

#### 4.1.2. Conflit entre informations visuelles et gravito-inertielles

(Scotto di Cesare et al., 2011)

En complément de la manipulation de l'angle  $G_i$ , nous avons présenté des scènes visuelles qui pouvaient être congruentes ou non (au sens physique de la stimulation) par rapport à cette référence géocentrée. De façon surprenante, la combinaison congruente des rotations de la scène visuelle et de  $G_i$ , qui devrait théoriquement renforcer la sensation d'inclinaison du corps, n'induit plus d'erreur de localisation égocentrée (Figure 30). Dans cette condition de stimulation combinée, la rotation de la scène visuelle vers le bas induit une illusion de mouvement de la cible (i.e., mouvement induit) dans le sens opposé à l'illusion somatogravique générée par la rotation de  $G_i$ . Les conséquences

associées à la combinaison de ces deux effets peuvent être prédites par un modèle de somme non pondérée des erreurs angulaires observées dans les deux conditions présentées de façon indépendante.

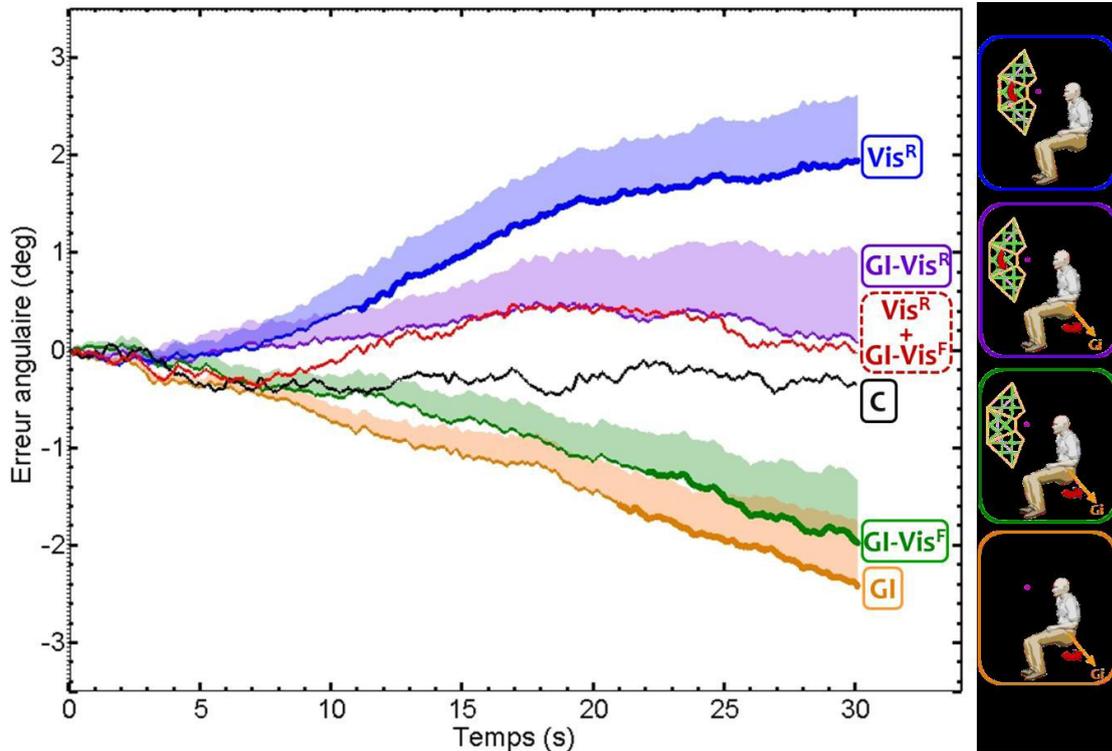


Figure 29. Position finale observée lors de pointages continus égocentrés dans différentes conditions de stimulations visuelles et gravito-inertielles. La rotation d'une scène visuelle vers le bas ( $Vis^R$ ) induit une élévation progressive du pointage qui est cohérente avec une illusion de mouvement de la cible (i.e., mouvement induit) dans le sens opposé au mouvement de la scène. La présence d'une scène fixe par rapport à l'observateur pendant la rotation de  $Gi$  ( $Gi-Vis^F$ ) ne réduit pas l'erreur angulaire de pointage observée lors de la simple rotation de  $Gi$  sans scène ( $Gi$ ) par rapport à la situation contrôle ( $C$ ). La combinaison congruente des rotations visuelles et gravito-inertielles ( $Gi-Vis^R$ ) annule la dérive des estimations égocentrées observées, et correspond à la somme non pondérée des observations obtenues dans les conditions  $Vis^R$  et  $Gi-Vis^F$ .

## 4.2. Pointage discret

### 4.2.1. Influence de l'inclinaison progressive du corps en tangage et conflit entre informations visuelles et posturales (Scotto di Cesare et al., 2014)

La réalisation d'actions précises telles que des mouvements dirigés vers un but nécessite de prendre en compte des indices visuels et des indices d'orientation du corps pour localiser la cible et produire des commandes motrices appropriées. Nous avons expérimentalement incliné le corps ou la scène visuelle afin d'étudier comment ces indices étaient combinées pour produire un pointage en direction d'une cible référée à soi. Les participants devaient pointer en direction d'une cible égocentrée via un mouvement

d'élevation du bras en présence d'inclinaisons lentes du corps et/ou d'une scène visuelle. Lorsque la scène seule était inclinée, les erreurs de pointage variaient en fonction de la direction de l'inclinaison de la scène (avant ou arrière). Lorsque le corps seul était incliné vers l'avant (scène immobile par rapport à l'observateur), cela entraînait systématiquement des pointages sous la cible, suggérant l'existence d'une surcompensation de la facilitation biomécanique induite par l'inclinaison du corps (i.e., diminution du moment gravitaire). La combinaison des inclinaisons du corps et de la scène visuelle affectait également la précision des pointages (Figure 30). Les effets de cette combinaison ont été analysés en utilisant des modèles additifs prenant en compte les erreurs définies selon des cadres de référence distincts (égo- vs géocentrés). Nos résultats montrent que le modèle combinatoire « égocentré » ne peut rendre compte que d'un nombre limité d'observations relatives à la cinématique de pointage et aux erreurs finales. Par contraste, le modèle combinatoire « géocentré » dans lequel les orientations du corps et de la scène ont été référées à la verticale gravitaire permet d'expliquer l'ensemble de nos observations. Cela suggère que la gravité est clairement utilisée comme référence d'ancrage pour la combinaison des indices d'orientation visuels et non visuels utiles à la réalisation de pointages égocentrés.

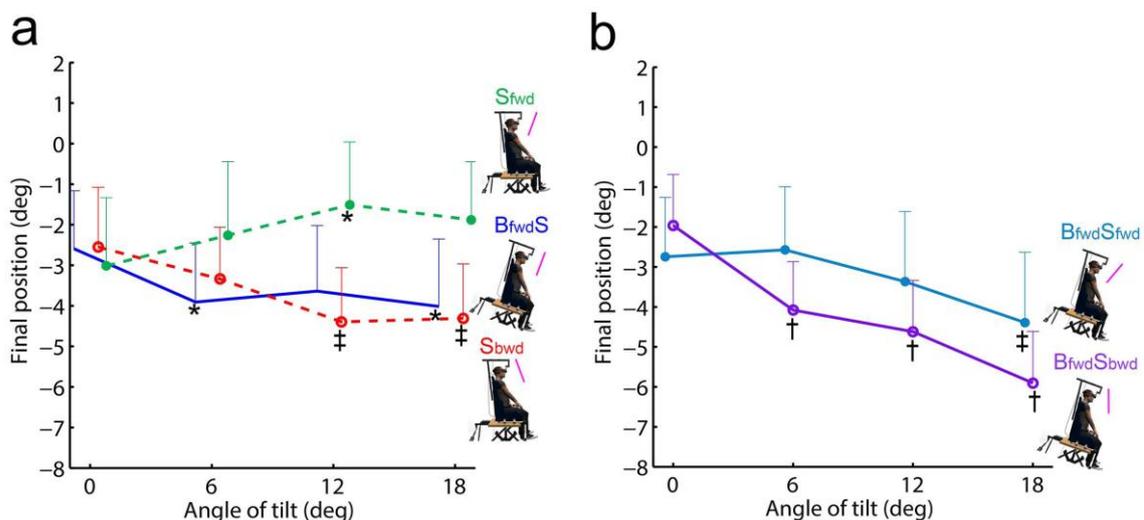


Figure 30. Précision du pointage égocentré en fonction des conditions expérimentales et des angles d'inclinaison. a) Conditions simples (Sfwd : Scène avant ; Sbwd : Scène arrière ; BfwdS : Corps avant - Scène fixe). b) Conditions combinées (BfwdSbwd : Corps avant - Scène arrière ; BfwdSfwd : Corps avant – Scène avant). Les symboles indiqués sous une valeur donnée associée à un angle et à une condition particulière représentent une différence significative par rapport à 0 deg (\*:  $p < .05$ ; †:  $p < .01$ ; ‡:  $p < .001$ ). Les positions finales relevées sont également statistiquement différentes entre 6 deg et 12 deg ou 18 deg pour BfwdSbwd ( $p < .001$  and  $p < .01$ , respectivement) et entre 6 deg vs. 18 deg pour BfwdSfwd ( $p < .01$ ).

#### 4.2.2. Microgravité et restitution d'un moment pseudo-gravitaire à l'épaule (Bringoux et al., 2012)

Le niveau de force gravitaire est connu pour influencer le contrôle du geste. Spécifiquement, des environnements hyper ou hypo-gravitaires changent notablement

la cinématique et la précision des mouvements de pointage, en particulier pendant les expositions initiales à ces nouveaux champs de force. Ces modifications sont supposées refléter, du moins en partie, la dégradation du sens de la position du bras. La présente étude s'intéresse au rôle des contraintes gravitaires appliquées sur le bras lors de gestes de pointage effectués en microgravité sur la précision du codage positionnel égocentré. Les sujets devaient effectuer sans vision des mouvements d'orientation de bras en direction de positions sagittales pré-définies par rapport au tronc selon 4 conditions environnementales : normogravité, hypergravité, microgravité et microgravité avec un jeu d'élastiques restituant artificiellement les contraintes gravitaires à l'épaule. Nos observations montrent que les sujets en hypergravité orientaient leur bras au-delà des positions cibles atteintes en normogravité et en deçà lorsqu'ils étaient en microgravité (Figure 31). De façon marquante, le fait de rajouter un moment pseudo-gravitaire à l'épaule avant et pendant la réalisation du geste en microgravité a permis aux sujets de revenir à un niveau de précision équivalent à celui observé en normogravité, avec une organisation cinématique comparable lors des mouvements d'orientation. Ces résultats suggèrent que la commande motrice à l'origine des mouvements d'orientation du bras tient compte des indices gravitaires issus des moments articulaires appliqués, permettant ainsi d'améliorer le sens de la position et le codage égocentré des gestes d'atteinte.

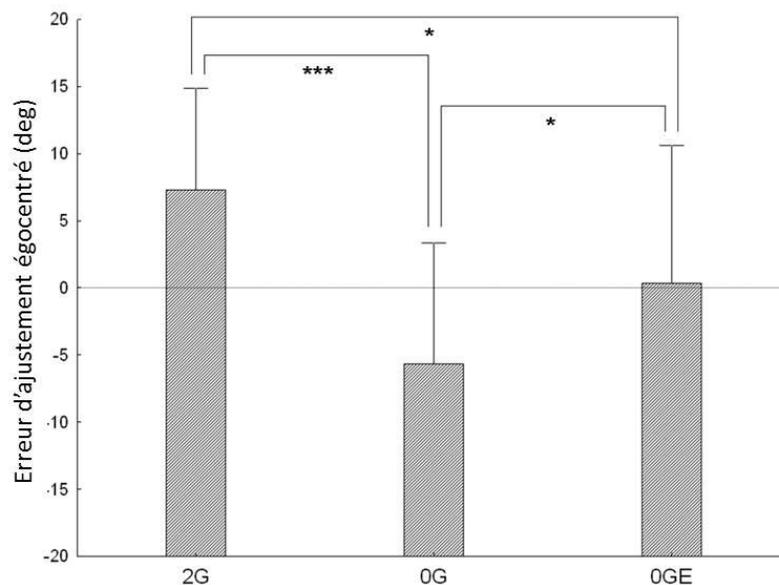


Figure 31. Erreurs d'ajustement égocentré par rapport aux observations contrôles (erreur=0) en fonction de la condition environnementale. Les participants devaient ajuster l'orientation de leur bras par rapport à leur tronc en hypergravité (2G), en microgravité (0G), et en microgravité avec restitution d'un moment pseudo-gravitaire à l'épaule (0GE) par le biais d'un jeu d'élastiques.

#### 4.2.3. Simulation microgravitaire en milieu subaquatique (Macaluso et al., 2016)

L'entraînement des astronautes est classiquement réalisé en piscine afin de reproduire un contexte d'allègement gravitaire proche de l'impesanteur et favoriser ainsi l'apprentissage moteur des missions extra-véhiculaires. Pourtant, cette méthode n'est

basée sur aucune validation scientifique, ce qui nécessite au préalable d'étudier les effets de l'exposition subaquatique sur le comportement moteur et la localisation spatiale égocentrée. L'objectif de cette étude était de caractériser précisément l'organisation motrice en immersion en la comparant à celle produite sur terre. Neuf sujets ont participé à une expérience de pointage de cibles debout. Les données sur terre (Land) ont été comparées à celles obtenues avec les participants immergés en combinaison néoprène (Aqua) ou en scaphandre submersible (AquaS). Les résultats montrent que le milieu subaquatique impacte globalement le comportement moteur dans sa dimension spatio-temporelle. L'organisation cinématique du mouvement focal et la stratégie posturo-cinétique adoptée sous l'eau en combinaison néoprène restent assez proches de celles rencontrées en normogravité. En revanche, ces deux paramètres sont modifiés lorsque le plongeur est équipé du scaphandre, et reflètent des propriétés d'organisation motrice communes à celle observées en microgravité réelle (Figure 32). Ces résultats suggèrent que l'entraînement subaquatique réalisé en scaphandre submersible est une piste valide pour optimiser l'entraînement des astronautes.

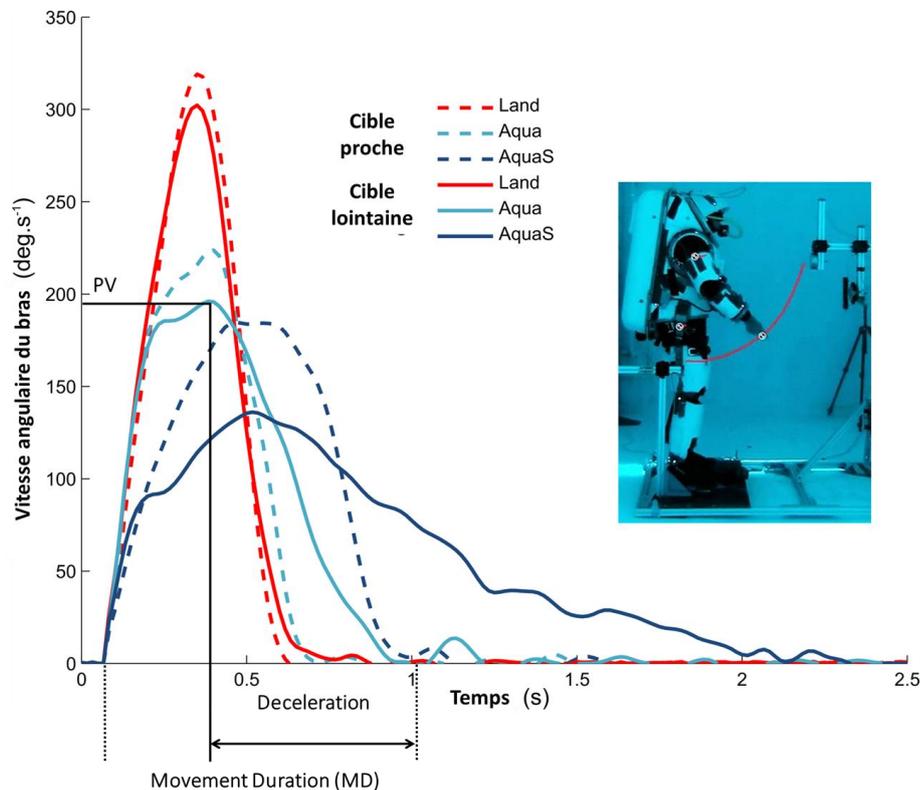


Figure 32. Organisation cinématique d'un mouvement d'élévation du bras à destination de cibles égocentrées proches et lointaines en fonction de l'environnement. L'allongement de la durée de décélération relative observée chez des participants immergés dans un scaphandre « en eau » s'apparente au comportement d'atteinte typique observé en microgravité.



## Chapitre 5. Bilan et projet de recherche

A l'aune des résultats rapportés dans les chapitres précédents, l'hypothèse selon laquelle l'observateur/acteur ne percevrait pas des espaces spécifiques et distincts selon des cadres de référence physiques pré-établis semble renforcée. S'il reste possible, comme nous l'avons fait dans la dénomination des parties expérimentales précédentes, de parler d'espaces égocentrés, allocentrés ou géocentrés, cette distinction prévaut surtout pour définir les contraintes ou demandes associées à la tâche perceptive, plutôt que pour caractériser des formes de représentations spatiales exclusives ou indépendantes. Le présent chapitre se propose de synthétiser ce point de vue puis d'exposer en perspective notre projet de recherche qui se déclinera en trois axes expérimentaux assortis d'une dimension applicative.

### 5.1. Bilan et synthèse

Les travaux entrepris autour de cette thématique relative à la perception de l'espace nous ont clairement permis de « sortir du cadre » selon l'expression consacrée ! Nous sommes passés d'une catégorisation rigide et absolue des espaces perçus vers une appréhension des interactions complexes, fragiles et changeantes, qui permettent l'accès à la spatialité pour un observateur chargé d'attentes, d'interprétations subjectives et d'expériences vis-à-vis de la situation dans laquelle il se trouve. Les référentiels apparaissent dans ce contexte des supports explicatifs intéressants dès lors qu'il s'agit de regrouper des références spatiales au sein d'une même classe, ou de définir un cadre dans lequel le jugement doit s'opérer. De notre point de vue, ils ont moins valeur de représentation distincte et structurée au niveau du SNC. Cela ne signifie pas, loin de là, que nous réfutons l'idée de représentations de l'espace, mais ces représentations pourraient être plus conjoncturelles (situationnelles) et basées sur la combinaison de références multiples issues de différents référentiels, variables selon le contexte ou l'expérience de l'observateur. Ainsi, à l'instar des mécanismes d'intégration multisensorielle, nous formulons l'hypothèse forte qu'un même processus combinatoire pourrait être à l'œuvre au niveau de l'intégration des références spatiales disponibles dans l'environnement. Un tel processus suppose la présence de mécanismes de pondération et de repondération des références spatiales lors d'une étape intégrative permettant de combiner les informations spatiales (déjà multisensorielles) pour une orientation/localisation perçue cohérente et unifiée (Figure 33). Ces mécanismes de (re)pondération seraient influencés non seulement par la typologie des entrées sensorielles sollicitées, mais aussi par les attentes de l'observateur, son histoire perceptivo-motrice, les consignes inhérentes à la tâche, ou d'autres informations plus cognitives également à l'origine de la structuration des représentations spatiales agissant sur l'appréhension du monde environnant. Naturellement, cette perspective mérite d'être confortée par des travaux complémentaires, dont certains constitueront justement le squelette des études que nous comptons mener à l'avenir.

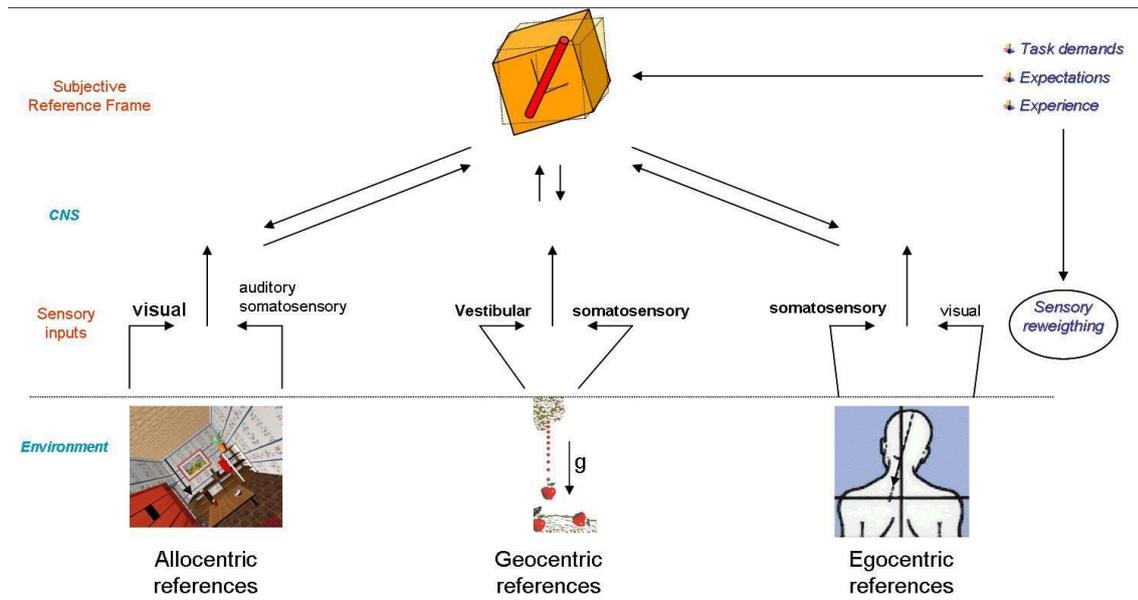


Figure 33. Proposition d'un schéma synthétique présentant les interactions possibles entre références spatiales à l'origine de l'élaboration d'un cadre de référence subjectif « composite, personnel et situationnel ».

Différences et variabilité ont été souvent les maîtres mots dans nos études. De fait, la relativité de l'espace (et du temps) chère à Einstein s'applique également aux limites que nous devons poser à nos conclusions (i.e., nos observations sont valables pour une tâche donnée, dans une plage angulaire considérée, dans un contexte de présentation et de consignes...). Pour autant, nous pensons de plus en plus que cette variabilité observée d'un individu à l'autre, d'une tâche à l'autre, ou encore d'une période à une autre, plutôt que d'être crainte, ignorée ou minimisée, doit être pleinement considérée et exploitée pour la compréhension des processus sous-tendant la perception spatiale.

Egalement au centre de nos préoccupations, la question du rôle des entrées sensorielles dans l'accessibilité aux références spatiales s'est avérée digne d'intérêt. Quelques réponses assez éloquentes apportées par nos études concernent notamment la viabilité des relations souvent spéculées entre modalités et référentiels spatiaux. A titre d'exemple, la place des informations vestibulaires dans le codage de références géocentrées, souvent présentée comme centrale, ne nous est pas apparue si importante au travers de nos travaux. En particulier, s'il n'est pas question de remettre en cause la dynamique vestibulaire dans le déclenchement de réactions posturales d'équilibration, le traitement perceptif des informations otolithiques graviceptives en situation statique ne peut à lui seul conduire à une perception fiable de la verticale. A l'inverse, les entrées somatosensorielles, en particulier proprioceptives, souvent associées à l'émergence du cadre de référence égocentré, sont surtout apparues dans nos études intéressantes pour accéder à la dimension gravitaire.

Pour autant, de nombreuses interrogations restent en suspens au sujet des relations entre informations sensorielles et espace perçu, spécifiquement au regard des interprétations qu'elles peuvent susciter chez des individus aux histoires perceptives différentes. Ainsi, sans véritablement parler de rupture thématique entre travaux précédents et à venir, nous orienterons nos questions de façon novatrice autour de l'impact que la cognition peut avoir sur le traitement perceptivo-spatial, et ce dans une perspective où les différences individuelles et les comportements évolutifs auront toute notre attention. Notre future ligne de recherche constituera donc ***une approche différentielle et dynamique des influences sensorielles et cognitives sur le codage spatial***. Ce projet se décline en trois axes fondamentaux qui viseront respectivement à étudier 1) le rôle de la cognition dans les liens entre modalités sensorielles et référentiels spatiaux, 2) l'origine des différences interindividuelles dans l'utilisation des références spatiales, 3) la dynamique de repondération des références spatiales face à des modifications environnementales maintenues. Nous nous attacherons en outre à utiliser des outils ou techniques complémentaires aux approches comportementales précédemment mises en œuvre (notamment via des techniques d'imagerie cérébrale ou de potentiels évoqués), et nous aurons également comme perspective quelques déclinaisons applicatives ou d'intérêt sociétal, notamment autour des facteurs humains et des environnements immersifs.

## **5.2. Rôle de la cognition dans les liens entre modalités sensorielles et référentiels spatiaux**

Bien que nos travaux supportent l'idée force que plusieurs sens peuvent offrir l'accès à des indices spatiaux propres à un même cadre de référence, et qu'à l'inverse, un même sens peut traduire des propriétés spatiales propres à différents référentiels, il reste encore à déterminer les facteurs qui permettent de créer, de renforcer ou de modifier ces liens spécifiques entre modalités sensorielles et référentiels spatiaux. Si, comme nous l'avons vu en introduction, la nature même de la stimulation associée à un sens pourrait favoriser le codage spatial selon tel ou tel système de coordonnées, il apparaît également que l'information véhiculée, dans sa structuration ou dans sa dimension plus cognitive, soit à même de conduire l'observateur vers l'utilisation privilégiée de certaines références plutôt que d'autres. Ainsi, sur la base des travaux que nous avons menés sur les effets de structuration de la scène visuelle dans l'émergence d'un effet cadre en environnement virtuel (Bringoux et al., 2009), nous faisons ici l'hypothèse générale que la manipulation du contenu informationnel véhiculé par différentes entrées extéroceptives comme la vision ou le son puisse fortement influencer le poids accordé aux références allocentrées dans le traitement perceptivo-spatial. Parallèlement au traitement informationnel des indices sensoriels (e.g., sémantique), la cognition s'exprime également à travers l'interprétation différente qu'une même stimulation peut induire chez un individu (e.g., illusions situationnelles comme la vection, c'est-à-dire le déplacement propre ressenti par un observateur face à une scène visuelle en déplacement). Dans ce contexte, les changements d'états perceptivo-spatiaux conscientisés par un observateur face à un même flux informationnel pourraient être la conséquence de pondérations différentes des

références spatiales accessibles. Nous nous attendons à ce que ces différences de pondérations des références spatiales accessibles s'expriment également dans l'importance accordée aux différentes modalités sensorielles : ainsi, les entrées classiquement associées au codage égo-centré ou géo-centré (comme la proprioception ou la vision) pourraient être temporairement ignorées ou moins prises en compte lors du processus d'intégration multisensorielle dès lors que les références allocentrées deviendraient perceptivement (ici cognitivement) privilégiées. Les pistes protocolaires développées ci-après illustrent de manière non exhaustive la façon dont nous comptons étudier ces différentes influences cognitives dans les relations qui unissent modalités sensorielles et référentiels spatiaux.

### 5.2.1. Caractère appétant ou répulsif de la scène visuelle sur la vection optostatique et optocinétique

Dans le cadre d'un partenariat avec un chercheur de l'Université de Lorraine (EA 3450 DevAH « Développement, Adaptation et Handicap »), nous comptons tout d'abord traiter la question de la sémantique de la scène allocentrée proposée à l'observateur au travers d'un paradigme assez novateur. Il s'agira en effet d'étudier si des différences d'inclinaison corporelle ressentie peuvent être associées à la présentation de différents stimuli visuels, identifiés comme appétants (plaisants/attirants) ou répulsifs (déplaisants/repoussants). Ces stimuli calibrés, sélectionnés sur la base d'une classification affective validée (i.e., classification IAPS; Lang et al., 1993) seront identiques en termes de déplacement, et dans la mesure du possible en termes de structuration géométrique, mais leur valence émotionnelle sera différente (Figure 34). Nous mesurerons en conséquence la vection induite par ces différents stimuli (i.e., sentiment de déplacement propre de l'observateur), en l'objectivant au moyen de seuils perceptifs ou d'estimations d'amplitudes de l'inclinaison ressentie.

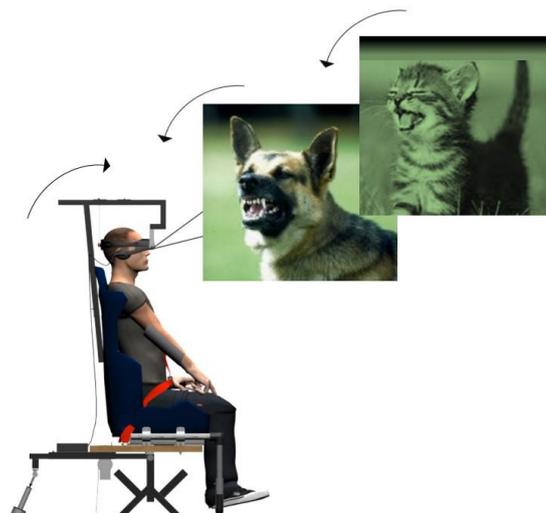


Figure 34. Illustration de contenus sémantiques différents, en termes de valence émotionnelle positive ou négative, associés à une scène visuelle dynamique présentée à un observateur.

Qu'elle soit optostatique ou optocinétique, c'est-à-dire respectivement basée sur un mouvement nul ou infraliminaire de la scène visuelle ou sur un déplacement conséquent par rapport à l'observateur, la vection attendue devrait être affectée par le contenu affectif de la scène projetée si la sémantique s'invite dans l'influence des références allocentrées.

L'intégration d'une chercheuse spécialisée en imagerie cérébrale au sein de notre nouvelle équipe « Interactions Cognition-Sensorimotricité » nous laisse également entrevoir la possibilité d'étudier les répercussions neurophysiologiques que ces différences sémantiques peuvent induire dans les processus perceptivo-spatiaux à l'origine du sentiment vectionnel. Spécifiquement, nous pourrions mesurer via électro-encéphalographie (EEG) les modifications de potentiels évoqués par la scène visuelle ou les perturbations spectrales liées à l'événement (ERSP ; Robert et al., 2014), lors d'un déplacement simulé ou même physique de l'observateur (Nolan et al., 2009) pour différents états perceptivo-spatiaux (e.g., inclinaison ressentie ou non).

### **5.2.2. Contenu sonore et vection dynamique ressentie**

Une seconde façon de mettre en évidence l'influence du contenu sémantique sur l'importance allouée aux références allocentrées est de jouer sur une autre modalité sensorielle que celle classiquement utilisée pour provoquer la vection. Si l'impact d'un simple flux sonore (bruit rose) a été mis à jour sur les déplacements posturaux induits, suggérant l'existence d'un fort couplage perceptivo-moteur entre l'information allocentrée et la réponse d'équilibration (Stoffregen et al., 2009), les conséquences de la structuration du contenu acoustique sur la vection ressentie restent à ce jour inexploitées.

Le partenariat que nous avons développé avec le laboratoire PRISM (CNRS Aix-Marseille Université) et ses chercheurs spécialistes de la synthèse sonore nous permet d'entrevoir des perspectives innovantes en matière de manipulation des attributs acoustiques. Ainsi, au travers du paradigme des métaphores sonores, il sera possible de jouer sur des variables dument contrôlées afin de créer des environnements sonores virtuels porteurs de sens. Dès lors, au-delà du simple déplacement physique du son pouvant légitimement induire une sensation de déplacement propre, nous étudierons les caractéristiques de l'information sonore favorables à l'apparition de la vection, et nous testerons si l'évolution de certains attributs comme les variations d'intensité, de hauteur tonale, de brillance, et les choix de mapping et de gain associés (Kronland-Martinet, Ystad, & Aramaki, 2012) peuvent contribuer au renforcement ou au contraire à la disparition du ressenti vectionnel.

### **5.2.3. Corrélats neurophysiologiques associés à l'évolution du sentiment de vection**

Si le contenu informationnel porté par les entrées sensorielles peut avoir des conséquences sur le traitement cognitif influençant la perception spatiale, nous chercherons en retour à mettre à jour des corrélats d'états perceptifs conscientisés au niveau du traitement des entrées sensorielles. A titre d'exemple, l'intensité de vection

rapportée par les observateurs face à une scène visuelle en mouvement est souvent graduelle et évolutive. Comprendre l'origine des variations intraindividuelles du sentiment vectionnel, et notamment leur substrats neurophysiologiques, reste un challenge actuel digne d'intérêt (Palmisano et al., 2015). Nous faisons l'hypothèse que ces variations reflètent des modifications de l'importance accordée aux références spatiales disponibles, en partie sous-tendues par des mécanismes dynamiques de repondération sensorielle, notamment vestibulaire. Ainsi, l'entrée et les gains d'intensité vectionnelle pourraient correspondre à une atténuation du conflit visuo-vestibulaire au profit de la vision, impliquant un « gating » vestibulaire (Seemungal, 2014).

Nous nous attendons par conséquent à ce que l'amplitude des réponses vestibulaires, ici objectivées par des potentiels myogéniques évoqués (VEMP) varie en fonction de l'intensité vectionnelle ressentie (e.g., diminution de l'amplitude EMG pic à pic pour une intensité de vection plus importante). La collaboration envisagée avec un chercheur de Laboratoire de Neurosciences Adaptatives et Intégratives (LNIA) et sa doctorante sur Marseille nous offre l'opportunité de maîtriser les réponses myogéniques évoquées à partir d'un son pulsé stimulant le système vestibulaire. Nous chercherons à corrélérer les VEMPs avec des mesures dynamiques vectionnelles observées sur des périodes longues (e.g., 1 min) pour permettre l'émergence de variations d'état. Ces variations d'intensité vectionnelle seront objectivées par des ajustements continus de la VVS face à une stimulation optocinétique circulaire (Lopez et al., 2007), c'est-à-dire via l'ajustement dynamique d'une ligne visuelle à la verticale gravitaire dans un flux visuel en rotation présenté au moyen d'un dispositif de réalité virtuelle.

### **5.3. Approche différentielle et préférences individuelles dans l'utilisation de références spatiales**

Le deuxième axe de recherche que nous envisageons de poursuivre vise à mieux comprendre l'origine des différences interindividuelles qui sont légion dans les études perceptivo-spatiales. Il existe une tendance malheureusement naturelle du chercheur à redouter la présence de différences singulières au sein d'un échantillon de sujets, quitte à augmenter le nombre d'observations ou à recourir à des subtilités statistiques pour occulter ou lisser cette réalité. Tout au long de notre parcours de recherche, nous avons été confrontés à ces phénomènes, et l'approche différentielle, notamment initiée par Ohlmann (1988), nous apparaît judicieuse, non seulement dans la prédiction des disparités individuelles observées dans certains jugements perceptivo-spatiaux, mais aussi dans la compréhension des mécanismes psychologiques sous-jacents qui structurent la perception spatiale. Sur ce dernier point, il nous semble important de décentrer la perception spatiale de la simple configuration de stimulations sensorielles auxquelles l'observateur serait soumis. Si, pour paraître quelque peu provocateur, tout était dans le flux d'informations afférentes, la variabilité interindividuelle quelquefois systématiquement observée entre groupes d'individus n'aurait aucun sens. Le sujet percevant appréhende les stimulations spatiales avec sa propre grille de lecture, à partir de sa personnalité, son expérience et ses attentes. Nous nous proposons donc de poursuivre

l'investigation de ces facteurs d'influence dans une perspective différentielle. Là encore, la déclinaison expérimentale développée ci-après prend la perception de la verticale ou la vection comme support d'étude, mais d'autres jugements perceptivo-spatiaux peuvent être envisagés selon ce modèle.

### **5.3.1. Signature amodale de la dépendance à l'égard du champ dans l'estimation de la VVS**

Les premiers travaux portant sur l'influence de l'orientation d'une scène visuelle dans la perception de la verticale ont démontré qu'un cadre visuel incliné pouvait entraîner une déviation de la Verticale Subjective (VS), objectivée par l'ajustement d'une baguette sur la direction gravitaire (Witkin et Asch, 1948). De façon remarquable, ces auteurs ont rapporté de fortes différences interindividuelles concernant l'amplitude des déviations de la VS. Il existerait ainsi des individus peu influencés par l'inclinaison du cadre dans l'ajustement de la VS, appelés « indépendants à l'égard du champ » (IC) et d'autres, au contraire, fortement impactés par l'environnement visuel, les « dépendants à l'égard du champ » (DC). Depuis, de nombreux travaux se sont appuyés sur cette caractérisation pour mettre en exergue une sensibilité préférentielle aux informations visuelles vs non visuelles en fonction de la typologie DC/IC, notamment pour le contrôle postural (e.g., Mesure, Cremieux et Amblard, 1995 ; Isableu et al., 1997).

Alternativement, il est possible que cette discrimination DC/IC traduise plus qu'une simple dépendance sensorielle, et reflète une sensibilité spécifique à différents cadres de référence spatiaux que les individus utiliseraient dans leur perception spatiale (Paillard, 1971 ; Howard, 1982). Par exemple, les sujets DC pourraient se révéler plus généralement sensibles aux informations spatiales issues de l'environnement proche, constitutives du cadre de référence allocentré (Klatzky, 1998), quelles que soient les entrées sensorielles sollicitées. Pour tester cette influence allocentrée « générique » sur la perception de la verticale propre à chaque individu, nous pourrions étudier l'ajustement de la VS en présence d'une structuration spatiale de la scène allocentrée basée sur d'autres modalités sensorielles que la vision, comme l'audition ou encore le toucher actif (sens haptique). Nous envisageons de recréer une scène sonore, voire une scène physique, calquées sur une scène visuelle structurée. Le partenariat avec le Laboratoire PRISM et l'utilisation d'un CAVE sonore immersif ambisonique constitué de 42 haut-parleurs (Figure 35) nous permettent en effet de retranscrire les sons d'une scène complexe constituée de différentes sources audio polarisées que nous pourrions incliner à loisir. Si nous nous attendons à ce que l'inclinaison des éléments de structuration allocentrée, visuels, sonores, ou haptiques, puisse entraîner des déviations significatives de la VS, nous faisons surtout l'hypothèse d'une corrélation intra-individuelle élevée entre les déviations de la VS obtenues dans les environnements visuels sonores ou haptiques inclinés. Ainsi, à partir d'un échantillon conséquent balayant le spectre de dépendance à l'égard du champ sur la base d'une évaluation visuelle, nous espérons retrouver le même continuum de sujets IC/DC dans un contexte de stimulation sonore ou haptique.

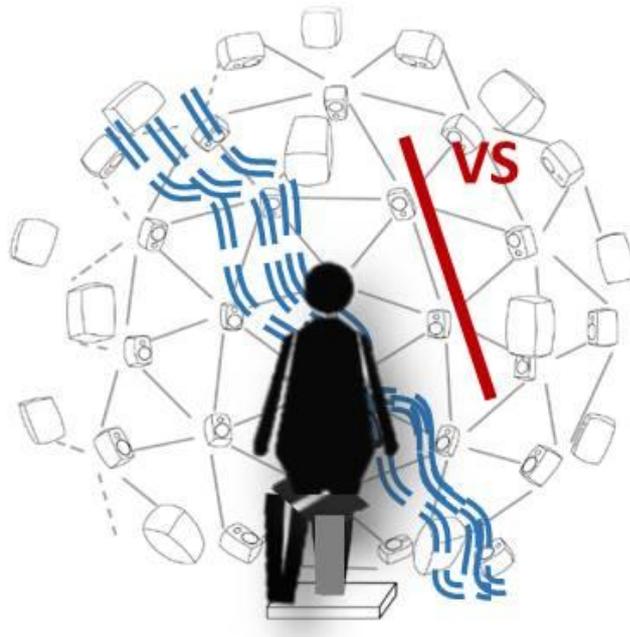


Figure 35. Illustration du CAVE sonore ambisonique constitué de 42 haut-parleurs, permettant d'immerger un observateur dans une scène audio polarisée inclinable. Les jugements de la Verticale Subjective (VS) dans cet environnement pourraient s'effectuer à l'aide d'un dispositif de réalité virtuelle (type Oculus©) projetant une baguette inclinée que l'observateur devrait replacer à la verticale physique.

### 5.3.2. Corrélats psychologiques : traits de personnalité et état contextuel dans les différences de ressenti vectionnel

Les différences interindividuelles concernant l'influence des informations allocentrées dans le codage spatial ont rapidement alimenté des travaux sur l'existence de typologies perceptives différentes selon les individus, devenues au cours du temps des styles cognitifs distincts (Huteau, 1975, Witkin et al., 1954). Spécifiquement, le degré de dépendance à l'égard du champ objectif au moyen du « Rod and Frame Test » (RFT) a fait l'objet d'un intérêt exacerbé dans les années 50-60, notamment dans sa propension à refléter des traits de personnalité autour de la sensibilité aux référents sociaux externes (Witkin et al., 1977). Pour autant, cette abondante littérature quelque peu oubliée aujourd'hui laisse place à certaines interrogations concernant la portée de cette classification dans l'exploration des traits de personnalité, et surtout dans la délimitation de certaines caractéristiques psychologiques spécifiques qui peuvent être impactées par interaction mais qui ne sont pas directement en lien avec les attributs spatiaux considérés (e.g., introversion vs extraversion).

En outre, dans les modèles psychologiques actuels, l'existence d'une perméabilité importante entre traits et états suggère que le contexte peut fortement influencer la façon dont un individu peut refléter une dimension psychologique (et certainement par voie de conséquence une propriété perceptivo-spatiale). Nous avons donc pour ambition, en collaborant avec des chercheurs de l'équipe « Contexte Motivation, Comportement » de l'Institut des Sciences du Mouvement, de poursuivre l'investigation des dimensions

psychologiques en corrélation directe avec la sensibilité individuelle aux références allocentrées. De façon novatrice, nous comptons conduire ces recherches autour de la sensibilité vectionnelle, afin de voir en complément si la dynamique de stimulation permet de définir des liens plus forts ou différents avec certains traits de personnalité par rapport à une simple inclinaison de cadre comme dans le RFT.

### **5.3.3. Pratique sportive et effets de l'expérience perceptivo-motrice dans la lecture des références spatiales**

Si les différences interindividuelles peuvent être considérées en lien avec la personnalité des observateurs à un instant donné, elles peuvent être également abordées au travers des expériences individuelles distinctes, et notamment au travers de l'exposition perceptivo-motrice de chacun. Plusieurs habiletés développées par expérience peuvent conduire à des modifications de performance perceptivo-spatiale (e.g., pilotage aéronautique ; Taylor et al., 2007), mais la proximité de la Faculté des Sciences du Sport nous offre l'opportunité de nous centrer sur l'influence de la pratique sportive sur la pondération différentielle des références spatiales disponibles.

De nombreux travaux se sont attachés à démontrer l'existence de corrélations entre pratique sportive et dépendance à l'égard du champ, sur la base d'une sensibilité différentielle à l'inclinaison d'un cadre visuel sur la perception de la verticale subjective. Si les sportifs apparaissent en général moins dépendants à l'égard du champ visuel que les non sportifs (Bard, 1972, Brady, 1995), les athlètes pratiquant une habileté fermée selon le continuum de pratique de Schmidt (1982) semblent moins dépendants à l'égard du champ visuel que les athlètes pratiquant une habileté ouverte (McLeod, 1985), ceci en particulier chez les danseurs (Golomer et al., 1999) et les experts en Taekwondo (Rousseu et Crémieux, 2004). Cette distinction prévaut seulement pour la lecture de l'orientation gravitaire en présence d'un environnement visuel incliné. Autrement dit, à la lueur des travaux précédents, la pratique sportive a été uniquement étudiée à travers ses liens avec la dépendance allocentrée sur le codage géocentré.

Nous nous proposons de construire une cartographie plus exhaustive permettant d'établir la prévalence d'utilisation de telle ou telle référentiel en fonction de l'expertise sportive. Nous manipulerons l'orientation des références disponibles dans l'espace physique pour connaître leur influence tout en interrogeant les observateurs dans leur aptitude à juger d'une orientation cible propre à différents référentiels (i.e., ce que la tâche impose en termes de but ou de consigne). La traduction des combinaisons expérimentales possibles dans ce contexte théorique est illustrée dans la Figure 36. L'ambition ultime est d'établir une classification des dépendances égocentrées, allocentrées et géocentrées selon la pratique sportive et le type de jugement considéré selon tel ou tel référentiel.

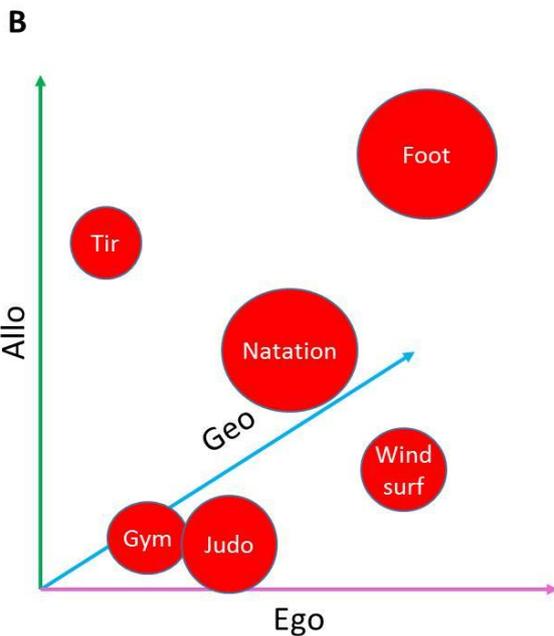
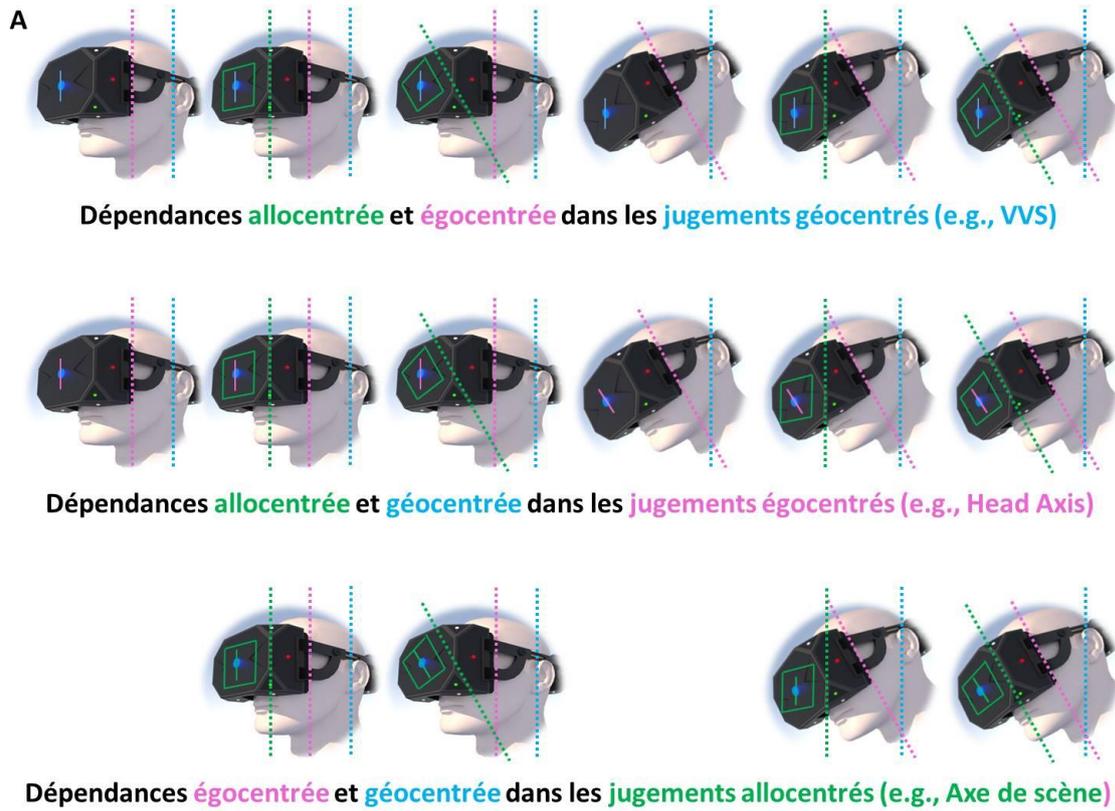


Figure 36. A) Combinaisons d'orientations possibles des références spatiales disponibles pour des jugements selon différents référentiels (i.e., selon les coordonnées spatiales imposées par le but de la tâche). B) Positionnement des pratiques sportives selon un continuum 3D de dépendance aux références allocentrées, géocentrées et égocentrées à partir des influences observées (la répartition affichée n'est ici qu'un exemple fictif de la représentation envisagée).

## 5.4. Dynamique de repondération des références spatiales

Si des caractéristiques de personnalité et/ou d'expérience perceptivo-motrice permettent de différencier des observateurs dans leur propension à utiliser préférentiellement certaines références spatiales, peut-être indépendamment des modalités sensorielles médiatrices, la question de l'émergence de ces différences et de leur malléabilité apparaît assez naturellement. Quel degré d'exposition faut-il pour voir apparaître des modifications dans le poids accordé aux différentes références disponibles dans les jugements spatiaux ? Ces changements, s'ils sont possibles, minimes ou conséquents, sont-ils progressifs, ou au contraire s'opèrent-ils de façon abrupte ?

Le troisième axe du présent projet de recherche s'intéresse aux conditions favorisant la repondération des références spatiales dans l'élaboration du percept et à la dynamique caractérisant un tel processus. L'étude des réponses évolutives dans des environnements aux contraintes maintenues ou lors d'expositions prolongées sera ici privilégiée. Idéalement, nous aimerions corrélérer dans cette approche longitudinale les changements observés dans les réponses comportementales perceptivo-spatiales avec des modifications neurophysiologiques mises en évidence au niveau cérébral (EEG, NIRS). Cela nécessite naturellement de prévoir un consortium de recherche conséquent, mais des démarches de collaboration et de partenariat sont à l'œuvre avec d'autres équipes de recherche financées par le CNES autour de ces problématiques (notamment dans le cadre d'une perspective de création d'un groupe de réflexion [GDR] « Environnements Extrêmes »).

### 5.4.1. Evolution du poids accordé aux références spatiales selon le degré d'expertise sportive

Si, comme nous l'avons abordé dans l'axe précédent, le type de pratique sportive pourrait par expérience influencer la pondération spatiale, le niveau de pratique serait également susceptible de conditionner cette pondération. Dans mon parcours de recherche, j'ai été très tôt sensibilisé aux effets de l'expertise dans la perception spatiale, au travers des réponses assez incroyables que des gymnastes de niveau national ou international pouvaient exprimer quant à leur orientation posturale perçue. Dans un contexte de perturbation somesthésique (matelas-coquille) et en deçà du seuil de stimulation des canaux semi-circulaires, ceux-ci restaient capables dans l'obscurité de percevoir une inclinaison corporelle proche du degré, et d'estimer leur verticale posturale subjective avec une extrême précision, contrairement à des pratiquants novices ou occasionnels (Bringoux et al., 2001). Depuis, d'autres travaux ont pu mettre en évidence des différences entre novices et experts sportifs au niveau de la perception de la verticale (e.g., Lejeune et al., 2004).

Pour autant, une critique classique formulée à l'encontre des études comparant novices et experts porte sur l'influence de la pratique en elle-même. L'effet de l'expérience sportive est en général simplement conjecturé par la comparaison entre groupes de sujets qui peuvent déjà se révéler différents indépendamment du niveau de

pratique. Nous avons donc pour ambition de palier à ce biais en menant une étude longitudinale de plusieurs années sur des enfants et adolescents du Pôle France de Gymnastique, en comparant leurs résultats avec ceux d'enfants et adolescents non pratiquants. Outre la construction des aptitudes spatiales que nous pourrions aborder dans une perspective développementale en complément des travaux déjà effectués (e.g., Lepecq, 1981), la question de l'évolution des poids accordés aux références spatiales en fonction de l'expérience sportive pourra être ici véritablement abordée via l'évolution différenciée des comportements spatiaux initialement comparables entre les deux groupes. Les jugements envisagés pourront porter sur la perception de la verticale ou d'axes corporels saillants selon différents contextes d'inclinaison du corps ou de la scène visuelle, et réalisés à travers différentes modalités d'ajustement (visuelle, kinesthésique).

#### 5.4.2. Repondération des références spatiales en immersion sèche

Les réponses adaptatives perceptivo-spatiales dans des environnements inhabituels, contraints par des lois physiques modifiées, feront également l'objet d'un intérêt particulier dans notre projet de recherche. A titre d'exemple, l'immersion sèche constitue un analogue très pertinent de l'exposition en impesanteur pour les comportements perceptivo-spatiaux, en ce sens qu'elle prive le sujet immergé de l'anisotropie des pressions associées aux forces de réactions antigravitaires qui s'exercent classiquement sur le corps (Figure 37). Cette redistribution fondamentale des indices somesthésiques est digne d'intérêt pour l'étude des réorganisations qui pourraient s'opérer dans la façon dont les individus privilégient certaines références d'orientation pour le codage spatial.



Figure 37. Technique d'immersion sèche conduite au MEDES (filiale du CNES) où les individus sont placés dans une sorte de baignoire adaptée remplie d'eau. Une toile élastique spéciale parfaitement imperméable, fixée sur le bord extérieur de la baignoire, permet au volontaire d'être isolé de l'eau et de répartir les appuis sur l'ensemble de la surface corporelle.

En condition naturelle, l'omniprésence de la gravité en tant que direction structurante sur terre constitue une référence géocentrée d'ancrage pour la perception de

l'orientation spatiale (Bringoux et al., 2009 ; Howard, 1982). L'importance des entrées somesthésiques permettant l'accès à cette dimension géocentrée a été largement démontrée (Bringoux et al., 2003, 2016). Dès lors, l'orientation et le déplacement d'objets peuvent, dans un contexte naturel, être aisément référés à cette direction structurante et invariante que constitue l'axe gravitaire. Comment évolue dès lors cette aptitude spatiale lorsque les indices gravitaires médiés par la somesthésie sont fortement diminués ? Observe-t-on une bascule progressive vers l'utilisation de références spatiales allocentrées ou même égocentrées pour les jugements spatiaux, et ce dans un laps de temps relativement réduit ?

L'objectif de cette étude est de mettre à jour l'évolution des pondérations qui pourraient s'opérer dans la sélection et l'utilisation des références spatiales à l'échelle de quelques individus exposés à des contraintes prolongées d'allégement simulé (entre 3 et 5 jours). Nous faisons l'hypothèse, grâce à cette étude longitudinale organisée et financée par le CNES, que les jugements d'orientation des segments corporels ou d'objets environnants seront 1/ de moins en moins précis lorsqu'ils doivent être référés à des directions géocentrées comme la verticale ou l'horizontale physique, 2/ de plus en plus précis lorsqu'ils doivent être référés à des directions visuelles présentes dans l'environnement ou à des directions définies par des axes corporels saillants. Certaines données recueillies pourront être comparées à quelques observations longitudinales anciennes rapportées concernant l'évolution de la dépendance au champ visuel lors de vols spatiaux prolongés (Young et al., 1993).

### **5.4.3. Repondération des références spatiales lors d'une immersion longue en scaphandre**

Pouvoir évaluer en temps réel les modifications perceptivo-spatiales lors de l'exposition prolongée à l'immersion subaquatique est une perspective alléchante que nous permet d'envisager le partenariat tissé avec la COMEX sur nos études précédentes (Macaluso et al., 2016) et plus récemment avec l'Ecole Nationale des Scaphandriers. En particulier, nous comptons profiter d'un contexte particulier associé à une durée d'immersion exceptionnelle de deux plongeurs scaphandriers en bassin (72 heures ou plus) que nous pourrons tester de façon répétée avant, pendant et après immersion sur une tâche d'ajustement de la Verticale Subjective (VS) selon différentes inclinaisons corporelles. A cet effet, nous utiliserons un dispositif immersif permettant de contrôler l'orientation des plongeurs à partir d'une table posturale inclinable. Les ajustements de la VS seront effectués les yeux fermés dans une modalité haptique via la manipulation d'une réglette pivotant sur un axe positionné face au plongeur et dont l'orientation sera mesurée par rapport à la gravité.

Nous faisons l'hypothèse que les effets d'inclinaison posturale sur la VS (e.g., effet Aubert ; Ceyte et al., 2009) vont évoluer de façon significative au cours de l'immersion prolongée, induisant des déviations encore plus importantes des ajustements dans le sens de l'orientation posturale. Cette dépendance accrue aux informations égocentrées dans la perception de l'orientation gravitaire pourrait en outre se répercuter

sur des post-effets maintenus à la sortie du bassin, dont nous mesurerons la cinétique de disparition par rapport à des valeurs nominales observées avant l'immersion.

## 5.5. Applications industrielles et sociétales

En complément des perspectives théoriques évoquées ci-dessus, nous comptons également aborder quelques perspectives applicatives, à la fois dans une dimension ergonomique et sécuritaire liée au transport, dans une dimension plus récréative liée à l'émergence de la réalité virtuelle dans les jeux vidéo, et dans une dimension clinique de réhabilitation de certains troubles ou déficits perceptivo-spatiaux. Cette direction de recherche, qui aura également une valence de valorisation des travaux sur le plan sociétal, s'inscrit dans un contexte partenarial clairement identifié.

Tout d'abord, l'ergonomie de présentation des informations spatialisées est une question que j'ai déjà pu traiter en tant que responsable de l'axe transport du laboratoire dans le précédent contrat quadriennal. Aujourd'hui, l'Automotive Motion Lab, chaire de recherche Openlab tissé avec PSA, demeure un bassin de recherche applicative privilégié, mais des liens avec Airbus et en particulier Airbus Helicopters permettent également d'entrevoir des collaborations fructueuses autour des systèmes d'affichage tête haute qui prennent en compte les interactions précédemment décrites entre références spatiales.

Sur un deuxième plan, les travaux menés concernant l'impact sémantique et multimodal des environnements virtuels spatialisés peuvent avoir des répercussions intéressantes sur le développement du sentiment de présence de joueurs (notamment dans les jeux vidéo 3D actuels). En partenariat avec le laboratoire PRISM, le Centre de Réalité Virtuelle de la Méditerranée et des infographistes associés, nous envisageons de valoriser quelques règles de présentation de l'information spatiale, souvent reléguée au second plan par rapport à la qualité du rendu visuel, et de les insérer dans un flux de stimulations multimodales pour optimiser l'immersion des joueurs (en lien avec la posture et le déplacement simulés).

Enfin, comme un retour à mes premières amours post-doctorales, la dimension clinique sera de nouveau abordée à travers la mise au point de programmes de réhabilitation visant à pallier certains déficits perceptivo-spatiaux. Nous utiliserons certains des environnements propices aux repondérations spatiales mises à jour pour induire des modifications permanentes dans le traitement des références d'orientation disponibles chez des patients souffrant de troubles posturaux liés à des difficultés d'intégration spatiale, en collaboration avec des neurologues de l'Institut des Neurosciences de la Timone et des chercheurs du Laboratoire de Neurosciences Cognitives de Marseille.

### 5.4.1. Transport : contrôle et ergonomie des déplacements

La première direction de valorisation que nos travaux pourront prendre concerne assez naturellement la prise en compte des facteurs humains dans l'ergonomie et l'efficacité liées au transport. Quel que soit l'engin support du déplacement (navire,

automobile, aéronef, sous-marin...), il existe des problématiques spatiales communes aux réponses spécifiques relatives aux interactions entre l'humain et son environnement. Le pilote et sa configuration posturale, le champ de forces qui s'exerce, ou encore les références spatiales externes disponibles sont autant de facteurs qui vont conditionner la perception et le contrôle des déplacements en cours ou à venir. Au cœur de ces facteurs d'influence se situe le mode de présentation des informations spatiales, à la fois pour le guidage du déplacement et le contrôle de l'orientation du pilote. Nous avons pour ambition, dans les partenariats actuellement engagés (notamment avec PSA), de préconiser des règles de présentation innovantes visant à minimiser les risques d'interaction entre références d'orientation souvent conflictuelles, notamment dans les solutions d'affichage tête haute (Head-Up Displays). Pour des raisons évidentes de confidentialité, il est difficile de développer des exemples précis autour de ce thème, mais l'originalité de la démarche réside dans la considération des interactions effectives entre références spatiales disponibles pour ne plus simplement présenter l'information dans un cadre de référence exclusivement égocentré ou allocentré, indépendamment des caractéristiques de l'observateur, comme cela est actuellement le cas dans un certain nombre de dispositifs d'assistance et d'aide à la conduite (ADAS).

Le fait de mieux prendre en compte les règles d'interaction et de pondération entre références spatiales dans le domaine du transport peut également avoir comme corolaire de diminuer les risques d'inconfort liés au déplacement (i.e., cinétoses). Les manifestations délétères neurovégétatives, sensorimotrices et cognitives du mal des transports ont fait l'objet d'une abondante littérature quant à leur origine (Golding, 2016, pour une revue récente), avec d'innombrables facteurs explicatifs invoqués et des modèles prédictifs sans cesse plus complexes pour ne pas dire compliqués et limités à des contextes très déterminés. De la théorie des conflits sensoriels à la rupture du couplage sensorimoteur, en passant par les discordances entre attentes perceptives et flux informationnel, les causes avancées n'ont, jusqu'à présent, toujours pas permis de développer des solutions non pharmacologiques à grande échelle afin de prévenir l'apparition d'un tel phénomène. Si les passagers sont évidemment plus touchés que les conducteurs ou pilotes, que ce soit en milieu maritime, terrestre ou aérien, des solutions utilisant les techniques de Réalité Augmentée (RA) pourraient être développées à leur endroit et constituer un fort potentiel d'amélioration ergonomique des interfaces de transport pour les industriels. Là encore, l'originalité pourrait résider dans le réglage initial de quelques paramètres individuels associés à la configuration posturale et à la configuration de présentation des informations spatiales issues de l'environnement.

#### **5.4.2. Jeux vidéo : réalité virtuelle et présence**

Sur un versant applicatif plus ludique, les avancées concernant la compréhension des mécanismes perceptivo-spatiaux et des influences associées à divers contextes environnementaux permettent de contrôler l'émergence voire l'intensité d'illusions spatiales (e.g., orientation, déplacement, dépersonnalisation / présence, etc.). Cette

perspective intéresse le monde du jeu vidéo et particulièrement les développements récents autour des jeux virtuels 3D. Les évolutions technologiques de ces dernières années ont rendu accessible au grand public des environnements immersifs de meilleure qualité (e.g., CardBoard®, Oculus®, HTC Vive®...) qui ont été réinvestis dans des jeux vidéo se voulant toujours plus réalistes et interactifs. Les concepteurs, de par leur bagage d'ingénieurs, ont longtemps considéré que le degré d'immersion des joueurs passait essentiellement par la qualité du rendu visuel, comme la résolution de l'image son délai de rafraichissement, ou encore la taille du champ immersif. Le réalisme des graphismes est d'ailleurs souvent mis en avant dans les publicités ou vanté en premier lieu par les utilisateurs sur les forums. Pour autant, une distinction est maintenant clairement admise entre immersion et présence, le premier terme renvoyant plutôt à une qualité issue des solutions technologiques utilisées et le deuxième portant sur les conséquences de ces solutions sur l'observateur, intégrant ainsi la dimension des facteurs humains (Berthoz & Vercher, 2006).

De fait, les futures améliorations du sentiment de présence des joueurs dans leur environnement virtuel passeront selon nous par une meilleure prise en compte des caractéristiques perceptives associées au contexte de stimulation. En particulier, les règles de présentation des indices spatiaux, leur portée sémantique, et les modalités sensorielles vectrices de ces informations seront des éléments essentiels pour favoriser l'engagement d'un joueur dans son environnement virtuel. A titre d'exemple, il sera vraisemblablement nécessaire de définir quelques réglages initiaux lors de la prise en main du jeu pour intégrer quelques spécificités individuelles perceptivo-spatiales dans la présentation des scénarii.

La dimension multisensorielle de la stimulation sera également prépondérante, en lien avec nos travaux sur la possibilité que plusieurs modalités pouvaient véhiculer des informations spatiales issues de différents référentiels. En jouant sur la palette des stimuli sensoriels complémentaires à la vision (essentiellement sonores, tactiles, ou vestibulaires) nous pourrons jouer sur le degré de cohérence ou de discordance perceptivo-spatiale favorisant ainsi l'apparition d'illusions d'orientation ou de déplacement. C'est en tout cas le pari du partenariat qui pourrait s'établir autour de la création d'une plateforme multisensorielle porté par le Laboratoire PRISM, dont la vocation applicative et ludique semble assez intuitive. Même si quelques tentatives commerciales existent aujourd'hui pour promouvoir la multimodalité dans l'univers des jeux vidéo (e.g., <http://vmocion.com/technology.html>), les essais en sont encore à leur balbutiement et une belle page reste à écrire à cet égard.

### **5.4.3. Traitement clinique de déficits perceptivo-spatiaux**

Si, comme nous venons de l'évoquer, la Réalité Virtuelle (RV) se décline aisément dans une perspective de divertissement, une tendance actuelle est d'utiliser ses propriétés à des fins de traitement clinique. Ainsi a émergé récemment le concept de « Serious Games » d'abord pour l'éducation, la formation ou l'entraînement, puis de plus

en plus pour la réhabilitation de certains troubles perceptivo-moteurs (Rego, Moreira, & Reis, 2010). L'immersion virtuelle associée à la scénarisation des situations proposées rencontre depuis quelques années un vif succès dans la communauté scientifique, en particulier pour traiter des phobies (Levy et al., 2016), et des déficits moteurs (Simkins et al., 2012). Le traitement des troubles perceptivo-spatiaux via la RV scénarisée est également en plein essor, comme par exemple la prise en charge des vertiges et autres troubles vestibulaires associés (Alahmari et al., 2014). Si des éléments contextuels comme la présence d'autrui semblent importants pour l'efficacité du protocole de réhabilitation (voir Lopez et al., 2015 pour une revue), il est probable que la façon dont sont présentées et soulignées les références spatiales associées à la représentation du corps ou de son avatar, à l'orientation de la scène ou de la direction gravitaire sera aussi fondamentale.

Ainsi, nous faisons l'hypothèse que la « mise en surbrillance » progressive de certains indices dans un scénario contextualité permettra l'ancrage perceptif sur des références d'orientation qui permettront de pallier spécifiquement certains déficits. L'enjeu est ici la mise au point de protocoles de réhabilitation individualisés qui vont au-delà de la simple substitution sensorielle, car la multimodalité sera ici utilisée pour la repondération des références spatiales disponibles. Des échanges préliminaires avec des neurologues de la Timone, en collaboration avec des chercheurs du Laboratoire de Neurosciences Cognitives, laissent entrevoir de belles perspectives sur cette approche novatrice « referenced-based » de la prise en charge des troubles perceptivo-spatiaux, notamment chez des patients Parkinsoniens souffrant de camptocormie. Cette pathologie, s'exprimant au travers d'une flexion du tronc à la station debout, pourrait être liée, au-delà d'une insuffisance musculaire, à une mauvaise perception de la verticalité et/ou de l'axe longitudinal corporel. Nous comptons donc réinvestir nos connaissances sur les processus de combinaison des références spatiales dans une démarche de traitement clinique personnalisée, en intégrant dans un protocole adapté et ludique un contexte de stimulation favorable à la récupération des habiletés perceptivo-spatiales.



## Références

- Ackerley, R., & Kavounoudias, A. (2015). The role of tactile afference in shaping motor behaviour and implications for prosthetic innovation. *Neuropsychologia*, 79(Pt B), 192-205. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.06.024>
- Alahmari, K. A., Sparto, P. J., Marchetti, G. F., Redfern, M. S., Furman, J. M., & Whitney, S. L. (2014). Comparison of Virtual Reality Based Therapy With Customized Vestibular Physical Therapy for the Treatment of Vestibular Disorders. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*, 22(2), 389-399. <https://doi.org/10.1109/TNSRE.2013.2294904>
- Alberts, B. B. G. T., Selen, L. P. J., Bertolini, G., Straumann, D., Medendorp, W. P., & Tarnutzer, A. A. (2016). Dissociating vestibular and somatosensory contributions to spatial orientation. *Journal of Neurophysiology*, 116(1), 30-40. <https://doi.org/10.1152/jn.00056.2016>
- Allison, R. S., Howard, I. P., & Zacher, J. E. (1999). Effect of field size, head motion, and rotational velocity on roll vection and illusory self-tilt in a tumbling room. *Perception*, 28(3), 299-306. <https://doi.org/10.1068/p2891>
- Angelaki, D. E., Wei, M., & Merfeld, D. M. (2001). Vestibular discrimination of gravity and translational acceleration. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 942, 114-127.
- Bard, C. (1972). The relation between perceptual style and physical activities. *International Journal of Sport Psychology*.
- Barnett-Cowan, M., Dyde, R. T., Thompson, C., & Harris, L. R. (2010). Multisensory determinants of orientation perception: task-specific sex differences. *The European Journal of Neuroscience*, 31(10), 1899-1907. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2010.07199.x>
- Barnett-Cowan, M., & Harris, L. R. (2008). Perceived self-orientation in allocentric and egocentric space: Effects of visual and physical tilt on saccadic and tactile measures. *Brain Research*, 1242, 231-243. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.07.075>
- Barnett-Cowan, M., Jenkin, H. L., Dyde, R. T., Jenkin, M. R., & Harris, L. R. (2013). Asymmetrical representation of body orientation. *Journal of Vision*, 13(2), 3-3. <https://doi.org/10.1167/13.2.3>
- Barra, J., Senot, P., & Auclair, L. (2016). Internal model of gravity influences configural body processing. *Cognition*, 158, 208-214. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2016.10.018>
- Batista, A. (2002). Inner space: reference frames. *Current biology: CB*, 12(11), R380-383.
- Benson, A.J. (1990). Sensory functions and limitations of the vestibular system. In R. Warren & A.H. Wertheim (Eds.). *Perception Control of Self-Motion* (pp. 145-170). Hillsdale, New-Jersey : Erlbaum
- Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement*. Paris: Editions O. Jacob.
- Berthoz, A., & Vercher, J.-L. (2006). *Le traité de la réalité virtuelle* (Vol. 1). Presses des MINES.
- Berthoz, A. (s. d.). Reference frames for the perception and control of movement. In *Brain and space* (Oxford University Press, p. 81-111). New-York, NY: Paillard, Jacques.
- Besson, P., Bourdin, C., & Bringoux, L. (2011). A comprehensive model of audiovisual perception: both percept and temporal dynamics. *PloS One*, 6(8), e23811. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023811>

- Böhmer, A., & Mast, F. (1999). Assessing otolith function by the subjective visual vertical. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 871, 221-231.
- Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands « feel » touch that eyes see. *Nature*, 391(6669), 756. <https://doi.org/10.1038/35784>
- Bourrelly, A., McIntyre, J., & Luyat, M. (2015). Perception of affordances during long-term exposure to weightlessness in the International Space station. *Cognitive Processing*, 16 Suppl 1, 171-174. <https://doi.org/10.1007/s10339-015-0692-y>
- Bourrelly, A., McIntyre, J., Morio, C., Desprez, P., & Luyat, M. (2016). Perception of Affordance during Short-Term Exposure to Weightlessness in Parabolic Flight. *PloS One*, 11(4), e0153598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153598>
- Brady, F. (1995). Sports skill classification, gender, and perceptual style. *Perceptual and motor skills*, 81(2), 611-620.
- Brandes, J., & Heed, T. (2015). Reach Trajectories Characterize Tactile Localization for Sensorimotor Decision Making. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 35(40), 13648-13658. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1873-14.2015>
- Bringoux, L., Bourdin, C., Lepecq, J.-C., Sandor, P. M. B., Pergandi, J.-M., & Mestre, D. (2009). Interaction between reference frames during subjective vertical estimates in a tilted immersive virtual environment. *Perception*, 38(7), 1053-1071.
- Bringoux, L., Nougier, V., Barraud, P.-A., Marin, L., & Raphel, C. (2003). Contribution of somesthetic information to the perception of body orientation in the pitch dimension. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, 56(5), 909-923. <https://doi.org/10.1080/02724980245000016>
- Bury, N., & Bock, O. (2016). Role of gravitational versus egocentric cues for human spatial orientation. *Experimental Brain Research*, 234(4), 1013-1018. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4526-z>
- Ceyte, H., Cian, C., Nougier, V., Olivier, I., & Roux, A. (2006). Effects of neck muscles vibration on the perception of the head and trunk midline position. *Experimental Brain Research*, 170(1), 136-140. <https://doi.org/10.1007/s00221-006-0389-7>
- Ceyte, H., Cian, C., Trousselard, M., & Barraud, P.-A. (2009). Influence of perceived egocentric coordinates on the subjective visual vertical. *Neuroscience Letters*, 462(1), 85-88. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.06.048>
- Chen, X., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2014). Eye-centered visual receptive fields in the ventral intraparietal area. *Journal of Neurophysiology*, 112(2), 353-361. <https://doi.org/10.1152/jn.00057.2014>
- Chen, Y., Monaco, S., Byrne, P., Yan, X., Henriques, D. Y. P., & Crawford, J. D. (2014). Allocentric versus egocentric representation of remembered reach targets in human cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 34(37), 12515-12526. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1445-14.2014>
- Claassen, J., Bardins, S., Spiegel, R., Strupp, M., & Kalla, R. (2016). Gravity matters: Motion perceptions modified by direction and body position. *Brain and Cognition*, 106, 72-77. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2016.05.003>
- Clark, B., Graybiel, A., & MacCORQUODALE, K. (1948). The illusory perception of movement caused by angular acceleration and by centrifugal force during flight; visually perceived motion and displacement of a fixed target during turns. *Journal of Experimental Psychology*, 38(3), 298-309.

- Clemens, I. A. H., De Vrijer, M., Selen, L. P. J., Van Gisbergen, J. A. M., & Medendorp, W. P. (2011). Multisensory processing in spatial orientation: an inverse probabilistic approach. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *31*(14), 5365-5377. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6472-10.2011>
- Clément, G., & Reschke, M. F. (2008). *Neuroscience in Space*. New York, NY: Springer New York. Consulté à l'adresse <http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-78950-7>
- Coello, Y., & Magne, P. (2000). Determination of target distance in a structured environment: Selection of visual information for action. *European Journal of Cognitive Psychology*, *12*(4), 489-519. <https://doi.org/10.1080/095414400750050204>
- Cohn, J. V., DiZio, P., & Lackner, J. R. (2000). Reaching during virtual rotation: context specific compensations for expected coriolis forces. *Journal of Neurophysiology*, *83*(6), 3230-3240.
- Committeri, G., Galati, G., Paradis, A.-L., Pizzamiglio, L., Berthoz, A., & LeBihan, D. (2004). Reference frames for spatial cognition: different brain areas are involved in viewer-, object-, and landmark-centered judgments about object location. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(9), 1517-1535. <https://doi.org/10.1162/0898929042568550>
- De Vrijer, M., Medendorp, W. P., & Van Gisbergen, J. a. M. (2008). Shared computational mechanism for tilt compensation accounts for biased verticality percepts in motion and pattern vision. *Journal of Neurophysiology*, *99*(2), 915-930. <https://doi.org/10.1152/jn.00921.2007>
- Desmurget, M., & Prablanc, C. (1997). Postural control of three-dimensional prehension movements. *Journal of Neurophysiology*, *77*(1), 452-464.
- Diamond, S. G., & Markham, C. H. (1983). Ocular counterrolling as an indicator of vestibular otolith function. *Neurology*, *33*(11), 1460-1469.
- Dieguez, S., & Lopez, C. (2016). The bodily self: Insights from clinical and experimental research. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2016.04.007>
- Dietz, V. (1998). Evidence for a load receptor contribution to the control of posture and locomotion. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *22*(4), 495-499.
- Easton, R. D., Greene, A. J., DiZio, P., & Lackner, J. R. (1998). Auditory cues for orientation and postural control in sighted and congenitally blind people. *Experimental Brain Research*, *118*(4), 541-550.
- Ehrsson, H. H., Holmes, N. P., & Passingham, R. E. (2005). Touching a rubber hand: feeling of body ownership is associated with activity in multisensory brain areas. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *25*(45), 10564-10573. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005>
- Eimer, M. (2004). Multisensory integration: how visual experience shapes spatial perception. *Current Biology: CB*, *14*(3), R115-117.
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, *415*(6870), 429-433. <https://doi.org/10.1038/415429a>
- Frisoli, A., Solazzi, M., Reiner, M., & Bergamasco, M. (2011). The contribution of cutaneous and kinesthetic sensory modalities in haptic perception of orientation. *Brain Research Bulletin*, *85*(5), 260-266. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2010.11.011>

- Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research*, *133*(2), 156-164.
- Gaveau, J., Berret, B., Angelaki, D. E., & Papaxanthis, C. (2016). Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues. *ELife*, *5*. <https://doi.org/10.7554/eLife.16394>
- Gentaz, E., Baud-Bovy, G., & Luyat, M. (2008). The haptic perception of spatial orientations. *Experimental Brain Research*, *187*(3), 331-348. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1382-0>
- Gil-Carvajal, J. C., Cubick, J., Santurette, S., & Dau, T. (2016). Spatial Hearing with Incongruent Visual or Auditory Room Cues. *Scientific Reports*, *6*, 37342. <https://doi.org/10.1038/srep37342>
- Goldberg, J. M., & Fernandez, C. (1975). Vestibular Mechanisms. *Annual Review of Physiology*, *37*(1), 129-162. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.37.030175.001021>
- Golding, J. F. (2016). Motion sickness. *Handbook of Clinical Neurology*, *137*, 371-390. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63437-5.00027-3>
- Goodale, M. A. (2014). How (and why) the visual control of action differs from visual perception. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, *281*(1785), 20140337. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0337>
- Grimsen, C., Hildebrandt, H., & Fahle, M. (2008). Dissociation of egocentric and allocentric coding of space in visual search after right middle cerebral artery stroke. *Neuropsychologia*, *46*(3), 902-914. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.11.028>
- Guerraz, M., Luyat, M., Poquin, D., & Ohlmann, T. (2000). The role of neck afferents in subjective orientation in the visual and tactile sensory modalities. *Acta Oto-Laryngologica*, *120*(6), 735-738.
- Guillot, A., Collet, C., & Dittmar, A. (2004). Relationship Between Visual and Kinesthetic Imagery, Field Dependence-Independence, and Complex Motor Skills. *Journal of Psychophysiology*, *18*(4), 190-198. <https://doi.org/10.1027/0269-8803.18.4.190>
- Harris, C. S. (1974). Beware of the straight-ahead shift--a nonperceptual change in experiments on adaptation to displaced vision. *Perception*, *3*(4), 461-476.
- Hatwell, Y. (1994). Transferts intermodaux et intégration intermodale (Presses Universitaires de France., Vol. 1--In M. Richelle, J. Requin, M. Robert (Eds.)*Traité de Psychologie Expérimentale*, p. (pp. 543-584)). Paris.
- Holmes, S. R., Bunting, A., Brown, D. L., Hiatt, K. L., Braithwaite, M. G., & Harrigan, M. J. (2003). Survey of spatial disorientation in military pilots and navigators. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *74*(9), 957-965.
- Howard, I. P. (1982). Human visual orientation.
- Howard, I. P. (1986). *The perception of posture, self motion, and the visual vertical*. KR Boff, LK Kaufman, & JP Thomas *Handbook of perception and human performance* (Vol. 1pp. 18-1 18-62). New York: Wiley.
- Howard, I. P. (1991). Pictorial Communication in Virtual and Real Environments. In S. R. Ellis (Éd.) (p. 338-358). Bristol, PA, USA: Taylor & Francis, Inc.
- Howard, I. P., & Templeton, W. B. (1966). *Human spatial orientation*. Wiley.

- Huteau, M. (1987). *Style cognitif et personnalité: La dépendance-indépendance à l'égard du champ*. Presses Universitaires du Septentrion.
- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., & Lacquaniti, F. (2005). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science (New York, N.Y.)*, *308*(5720), 416-419. <https://doi.org/10.1126/science.1107961>
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., & Amblard, B. (1997). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Experimental Brain Research*, *114*(3), 584-589.
- Ito, Y., & Gresty, M. A. (1996). Shift of subjective reference and visual orientation during slow pitch tilt for the seated human subject. *Brain Research Bulletin*, *40*(5-6), 417-421.
- Jenkin, H. L., Zacher, J. E., Jenkin, M. R., Oman, C. M., & Harris, L. R. (2007). Effect of field of view on the levitation illusion. *Journal of Vestibular Research: Equilibrium & Orientation*, *17*(5-6), 271-277.
- Karnath, H. O., Sievering, D., & Fetter, M. (1994). The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective « straight ahead » orientation in man. *Experimental Brain Research*, *101*(1), 140-146.
- Kavounoudias, A., Roll, R., & Roll, J. P. (1998). The plantar sole is a « dynamometric map » for human balance control. *Neuroreport*, *9*(14), 3247-3252.
- Kenzie, J. M., Girgulis, K. A., Semrau, J. A., Findlater, S. E., Desai, J. A., & Dukelow, S. P. (2015). Lesion Sites Associated with Allocentric and Egocentric Visuospatial Neglect in Acute Stroke. *Brain Connectivity*, *5*(7), 413-422. <https://doi.org/10.1089/brain.2014.0316>
- Kerkhoff, G. (2001). Spatial hemineglect in humans. *Progress in Neurobiology*, *63*(1), 1-27.
- Khan, A. Z., Crawford, J. D., Blohm, G., Urquizar, C., Rossetti, Y., & Pisella, L. (2007). Influence of initial hand and target position on reach errors in optic ataxic and normal subjects. *Journal of Vision*, *7*(5), 8.1-16. <https://doi.org/10.1167/7.5.8>
- Kheradmand, A., Lasker, A., & Zee, D. S. (2015). Transcranial magnetic stimulation (TMS) of the supramarginal gyrus: a window to perception of upright. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *25*(3), 765-771. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht267>
- Kirsch, W. (2015). Impact of action planning on spatial perception: attention matters. *Acta Psychologica*, *156*, 22-31. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2015.01.002>
- Klatzky, R. L. (1998). Allocentric and Egocentric Spatial Representations: Definitions, Distinctions, and Interconnections. In C. Freksa, C. Habel, & K. F. Wender (Éd.), *Spatial Cognition* (Vol. 1404, p. 1-17). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. Consulté à l'adresse [http://link.springer.com/10.1007/3-540-69342-4\\_1](http://link.springer.com/10.1007/3-540-69342-4_1)
- Kronland-Martinet, R., Ystad, S., & Aramaki, M. (2012). High-level control of sound synthesis for sonification processes. *AI & SOCIETY*, *27*(2), 245-255. <https://doi.org/10.1007/s00146-011-0340-8>
- Lachmair, M., Ruiz Fernandez, S., Bury, N.-A., Gerjets, P., Fischer, M. H., & Bock, O. L. (2016). How Body Orientation Affects Concepts of Space, Time and Valence: Functional Relevance of Integrating Sensorimotor Experiences during Word Processing. *PloS One*, *11*(11), e0165795. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165795>
- Lackner, J. R. (1988). Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain: A Journal of Neurology*, *111* ( Pt 2), 281-297.
- Lacquaniti, F., Bosco, G., Gravano, S., Indovina, I., La Scaleia, B., Maffei, V., & Zago, M. (2015). Gravity in the Brain as a Reference for Space and Time Perception. *Multisensory Research*, *28*(5-6), 397-426.

- Lang, P. J., Greenwald, M. K., Bradley, M. M., & Hamm, A. O. (1993). Looking at pictures: Affective, facial, visceral, and behavioral reactions. *Psychophysiology*, *30*(3), 261-273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1993.tb03352.x>
- Le Seac'h, A. B., & McIntyre, J. (2007). Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neuroscience Letters*, *423*(3), 211-215. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.07.034>
- Lejeune, L., Anderson, D. I., Leroy, D., Thouwarecq, R., & Jouen, F. (2004). Kinesthetic perception of the vertical as a function of sport experience. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, *75*(4), 440-445. <https://doi.org/10.1080/02701367.2004.10609178>
- Lepecq, J. C. (1981). [Localization and orientation criteria in children 4 and 5 years old]. *L'annee Psychologique*, *81*(2), 347-368.
- Levy, F., Leboucher, P., Rautureau, G., Komano, O., Millet, B., & Jouvent, R. (2016). Fear of falling: efficacy of virtual reality associated with serious games in elderly people. *Neuropsychiatric Disease and Treatment*, *12*, 877-881. <https://doi.org/10.2147/NDT.S97809>
- Li, D., Karnath, H.-O., & Rorden, C. (2014). Egocentric representations of space co-exist with allocentric representations: evidence from spatial neglect. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, *58*, 161-169. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.06.012>
- Li, W., Dallal, N., & Matin, L. (2001). Influences of visual pitch and visual yaw on visually perceived eye level (VPEL) and straight ahead (VPSA) for erect and rolled-to-horizontal observers. *Vision Research*, *41*(22), 2873-2894.
- Lim, H. W., Kim, J. H., Park, S. H., & Oh, S. Y. (2016). Clinical measurement of compensatory torsional eye movement during head tilt. *Acta Ophthalmologica*. <https://doi.org/10.1111/aos.13150>
- Liu, W. (2003). Field dependence-independence and sports with a preponderance of closed or open skill. *Journal of Sport Behavior*, *26*(3), 285.
- Lopez, C. (2015). Making Sense of the Body: the Role of Vestibular Signals. *Multisensory Research*, *28*(5-6), 525-557.
- Lopez, C. (2016). The vestibular system: balancing more than just the body. *Current Opinion in Neurology*, *29*(1), 74-83. <https://doi.org/10.1097/WCO.0000000000000286>
- Lopez, C., Bachofner, C., Mercier, M., & Blanke, O. (2009). Gravity and observer's body orientation influence the visual perception of human body postures. *Journal of Vision*, *9*(5), 1.1-14. <https://doi.org/10.1167/9.5.1>
- Lopez, C., & Blanke, O. (2011). The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain Research Reviews*, *67*(1-2), 119-146. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2010.12.002>
- Lopez, C., Blanke, O., & Mast, F. W. (2012). The human vestibular cortex revealed by coordinate-based activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuroscience*, *212*, 159-179. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.03.028>
- Lopez, C., Falconer, C. J., Deroualle, D., & Mast, F. W. (2015). In the presence of others: Self-location, balance control and vestibular processing. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology*, *45*(4-5), 241-254. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2015.09.001>
- Lopez, C., Halje, P., & Blanke, O. (2008). Body ownership and embodiment: vestibular and multisensory mechanisms. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology*, *38*(3), 149-161. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2007.12.006>

- Lopez, C., Lacour, M., Ahmadi, A. E., Magnan, J., & Borel, L. (2007). Changes of visual vertical perception: a long-term sign of unilateral and bilateral vestibular loss. *Neuropsychologia*, *45*(9), 2025-2037. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.02.004>
- Lopez, C., Schreyer, H.-M., Preuss, N., & Mast, F. W. (2012). Vestibular stimulation modifies the body schema. *Neuropsychologia*, *50*(8), 1830-1837. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.04.008>
- Luyat, M., Noël, M., Thery, V., & Gentaz, E. (2012). Gender and line size factors modulate the deviations of the subjective visual vertical induced by head tilt. *BMC Neuroscience*, *13*, 28. <https://doi.org/10.1186/1471-2202-13-28>
- Luyat, M., & Ohlmann, T. (1997). Effet d'un contexte visuel incliné : vers une explication en termes d'inclinaison du plan médian apparent. *L'année psychologique*, *97*(2), 267-292. <https://doi.org/10.3406/psy.1997.28953>
- MacNeilage, P. R., Banks, M. S., Berger, D. R., & Bühlhoff, H. H. (2007). A Bayesian model of the disambiguation of gravito-inertial force by visual cues. *Experimental Brain Research*, *179*(2), 263-290. <https://doi.org/10.1007/s00221-006-0792-0>
- MacNeilage, P. R., Ganesan, N., & Angelaki, D. E. (2008). Computational approaches to spatial orientation: from transfer functions to dynamic Bayesian inference. *Journal of Neurophysiology*, *100*(6), 2981-2996. <https://doi.org/10.1152/jn.90677.2008>
- Makin, T. R., Holmes, N. P., Brozzoli, C., Rossetti, Y., & Farnè, A. (2009). Coding of visual space during motor preparation: Approaching objects rapidly modulate corticospinal excitability in hand-centered coordinates. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *29*(38), 11841-11851. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2955-09.2009>
- Mamassian, P., & Goutcher, R. (2001). Prior knowledge on the illumination position. *Cognition*, *81*(1), B1-9.
- Markham, C. H. (1987). Vestibular control of muscular tone and posture. *The Canadian Journal of Neurological Sciences. Le Journal Canadien Des Sciences Neurologiques*, *14*(3 Suppl), 493-496.
- Maselli, A. (2015). Allocentric and egocentric manipulations of the sense of self-location in full-body illusions and their relation with the sense of body ownership. *Cognitive Processing*, *16 Suppl 1*, 309-312. <https://doi.org/10.1007/s10339-015-0667-z>
- Matin, L., & Fox, C. R. (1989). Visually perceived eye level and perceived elevation of objects: linearly additive influences from visual field pitch and from gravity. *Vision Research*, *29*(3), 315-324.
- Matin, L., & Li, W. (1992). Mislocalizations of visual elevation and visual vertical induced by visual pitch: the great circle model. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *656*, 242-265.
- McFarland, J. H., & Clarkson, F. (1966). Perception of orientation: adaptation to lateral body-tilt. *The American Journal of Psychology*, *79*(2), 265-271.
- McGuire, L. M. M., & Sabes, P. N. (2009). Sensory transformations and the use of multiple reference frames for reach planning. *Nature Neuroscience*, *12*(8), 1056-1061. <https://doi.org/10.1038/nn.2357>
- McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A., & Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws? *Nature Neuroscience*, *4*(7), 693-694. <https://doi.org/10.1038/89477>
- Medina, J., Kannan, V., Pawlak, M. A., Kleinman, J. T., Newhart, M., Davis, C., ... Hillis, A. E. (2009). Neural Substrates of Visuospatial Processing in Distinct Reference Frames:

- Evidence from Unilateral Spatial Neglect. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(11), 2073-2084. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.21160>
- Mender, B. M. W., & Stringer, S. M. (2013). A model of self-organizing head-centered visual responses in primate parietal areas. *PloS One*, 8(12), e81406. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081406>
- Merleau-Ponty, M. (1942). *La structure du comportement*. Presses Universitaires de France.
- Merleau-Ponty, M. (2009). *Phénoménologie de la perception*. Paris: Gallimard.
- Mittelstaedt, H. (1983). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Die Naturwissenschaften*, 70(6), 272-281.
- Mittelstaedt, H. (1986). The subjective vertical as a function of visual and extraretinal cues. *Acta Psychologica*, 63(1-3), 63-85.
- Mittelstaedt, H. (1992). Somatic versus vestibular gravity reception in man. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 656, 124-139.
- Montaser-Kouhsari, L., Landy, M. S., Heeger, D. J., & Larsson, J. (2007). Orientation-selective adaptation to illusory contours in human visual cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 27(9), 2186-2195. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4173-06.2007>
- Morgenstern, Y., Murray, R. F., & Harris, L. R. (2011). The human visual system's assumption that light comes from above is weak. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(30), 12551-12553. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100794108>
- Moulinet, A. R., Chochina, L., Leplaideur, S. C., Bannier, E., Ferre, J.-C., & Bonan, I. (2016). Cortical activity and egocentric representation: An fMRI study. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 59S, e70. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2016.07.162>
- Mullette-Gillman, O. A., Cohen, Y. E., & Groh, J. M. (2005). Eye-centered, head-centered, and complex coding of visual and auditory targets in the intraparietal sulcus. *Journal of Neurophysiology*, 94(4), 2331-2352. <https://doi.org/10.1152/jn.00021.2005>
- Neggers, S. F. W., Van der Lubbe, R. H. J., Ramsey, N. F., & Postma, A. (2006). Interactions between ego- and allocentric neuronal representations of space. *NeuroImage*, 31(1), 320-331. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.028>
- Nolan, H., Whelan, R., Reilly, R. B., Bulthoff, H. H., & Butler, J. S. (2009). Acquisition of human EEG data during linear self-motion on a Stewart platform (p. 585-588). *IEEE*. <https://doi.org/10.1109/NER.2009.5109364>
- Ohlmann, T. (1988). *Perception de la verticale: variabilité interindividuelle dans la dépendance à l'égard des référentiels spatiaux*. Paris 8.
- Ooi, T. L., Wu, B., & He, Z. J. (2001). Distance determined by the angular declination below the horizon. *Nature*, 414(6860), 197-200. <https://doi.org/10.1038/35102562>
- Paillard, J. (1971). Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Cahiers de Psychologie*, 14(4), 261-316.
- Paillard, J. (Éd.). (1991). *Brain and space*. Oxford [England]; New York: Oxford University Press.
- Palmisano, S., Allison, R. S., Schira, M. M., & Barry, R. J. (2015). Future challenges for vection research: definitions, functional significance, measures, and neural bases. *Frontiers in Psychology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00193>

- Piserchia, V., Breveglieri, R., Hadjidimitrakis, K., Bertozzi, F., Galletti, C., & Fattori, P. (2016). Mixed Body/Hand Reference Frame for Reaching in 3D Space in Macaque Parietal Area PEc. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhw039>
- Poincaré, H. (1902). *La science et l'hypothèse*. Flammarion.
- Pozzo, T., Berthoz, A., & Lefort, L. (1990). Head stabilization during various locomotor tasks in humans. I. Normal subjects. *Experimental Brain Research*, 82(1), 97-106.
- Pozzo, T., Levik, Y., & Berthoz, A. (1995). Head and trunk movements in the frontal plane during complex dynamic equilibrium tasks in humans. *Experimental Brain Research*, 106(2), 327-338.
- Preuss, N., Harris, L. R., & Mast, F. W. (2013). Allocentric visual cues influence mental transformation of bodies. *Journal of Vision*, 13(12), 14-14. <https://doi.org/10.1167/13.12.14>
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2012). The Proprioceptive Senses: Their Roles in Signaling Body Shape, Body Position and Movement, and Muscle Force. *Physiological Reviews*, 92(4), 1651-1697. <https://doi.org/10.1152/physrev.00048.2011>
- Rego, P., Moreira, P. M., & Reis, L. P. (2010). Serious games for rehabilitation: A survey and a classification towards a taxonomy. In *Information Systems and Technologies (CISTI), 2010 5th Iberian Conference on* (p. 1-6). IEEE.
- Richard, C., Honoré, J., Bernati, T., & Rousseaux, M. (2004). Straight-ahead pointing correlates with long-line bisection in neglect patients. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, 40(1), 75-83.
- Robert, B., Stephen, P., Mark, S., Frances, D. B., Diana, K., & Brett, M. (2014). EEG Markers of Visually Experienced Self-motion (vection). *Frontiers in Human Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/conf.fnhum.2014.216.00013>
- Rosenberg, A., & Angelaki, D. E. (2014). Gravity influences the visual representation of object tilt in parietal cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 34(43), 14170-14180. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2030-14.2014>
- Rousseau, C., Fautrelle, L., Papaxanthis, C., Fadiga, L., Pozzo, T., & White, O. (2016). Direction-dependent activation of the insular cortex during vertical and horizontal hand movements. *Neuroscience*, 325, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.03.039>
- Rousseaux, M., Honoré, J., & Saj, A. (2014). Body representations and brain damage. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology*, 44(1), 59-67. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2013.10.130>
- Rousseu, C., & Crémieux, J. (2004). Perception de l'orientation visuelle chez des experts en taekwondo. *Staps*, (3), 79-86.
- Ruotolo, F., Iachini, T., Ruggiero, G., van der Ham, I. J. M., & Postma, A. (2016). Frames of reference and categorical/coordinate spatial relations in a « what was where » task. *Experimental Brain Research*, 234(9), 2687-2696. <https://doi.org/10.1007/s00221-016-4672-y>
- Sadeh, M., Sajad, A., Wang, H., Yan, X., & Crawford, J. D. (2015). Spatial transformations between superior colliculus visual and motor response fields during head-unrestrained gaze shifts. *The European Journal of Neuroscience*, 42(11), 2934-2951. <https://doi.org/10.1111/ejn.13093>
- Saj, A., Cojan, Y., Musel, B., Honoré, J., Borel, L., & Vuilleumier, P. (2014). Functional neuroanatomy of egocentric versus allocentric space representation. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology*, 44(1), 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2013.10.135>

- Schechtman, E., Shrem, T., & Deouell, L. Y. (2012). Spatial localization of auditory stimuli in human auditory cortex is based on both head-independent and head-centered coordinate systems. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 32(39), 13501-13509. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1315-12.2012>
- Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2005). *Motor control and learning: A behavioral emphasis* (Vol. 4). Human kinetics Champaign, IL.
- Scholl, B., Tan, A. Y. Y., Corey, J., & Priebe, N. J. (2013). Emergence of orientation selectivity in the Mammalian visual pathway. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 33(26), 10616-10624. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0404-13.2013>
- Sciutti, A., Demougeot, L., Berret, B., Toma, S., Sandini, G., Papaxanthis, C., & Pozzo, T. (2012). Visual gravity influences arm movement planning. *Journal of neurophysiology*, 107(12), 3433-3445. <https://doi.org/10.1152/jn.00420.2011>
- Seemungal, B. M. (2014). The cognitive neurology of the vestibular system: *Current Opinion in Neurology*, 27(1), 125-132. <https://doi.org/10.1097/WCO.0000000000000060>
- Sherrington, C. S. (1906). *The Integrative Action of the Nervous System*. Yale University Press. Consulté à l'adresse <https://books.google.fr/books?id=K0gQAAAAYAAJ>
- Shinder, M. E., & Newlands, S. D. (2014). Sensory convergence in the parieto-insular vestibular cortex. *Journal of Neurophysiology*, 111(12), 2445-2464. <https://doi.org/10.1152/jn.00731.2013>
- Simkins, M., Fedulow, I., Kim, H., Abrams, G., Byl, N., & Rosen, J. (2012). Robotic rehabilitation game design for chronic stroke. *Games For Health: Research, Development, and Clinical Applications*, 1(6), 422-430.
- Smith, A. M. C., Yang, C., Ma, H., Culverhouse, P., Cangelosi, A., & Burdet, E. (2015). Novel hybrid adaptive controller for manipulation in complex perturbation environments. *PLoS One*, 10(6), e0129281. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129281>
- Stoffregen, T. A., Villard, S., Kim, C., Ito, K., & Bardy, B. G. (2009). Coupling of head and body movement with motion of the audible environment. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 35(4), 1221-1231. <https://doi.org/10.1037/a0014251>
- Stoper, A. E., & Cohen, M. M. (1989). Effect of structured visual environments on apparent eye level. *Perception & Psychophysics*, 46(5), 469-475.
- Taylor, J. L., Kennedy, Q., Noda, A., & Yesavage, J. A. (2007). Pilot age and expertise predict flight simulator performance: a 3-year longitudinal study. *Neurology*, 68(9), 648-654. <https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000255943.10045.c0>
- Trousselard, M., Barraud, P., Nougier, V., Raphel, C., & Cian, C. (2004). Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 20(3), 355-362. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.03.008>
- Varela, F. J., Thomson, E., & Rosch, E. (1993). *L'inscription corporelle de l'esprit: sciences cognitives et expérience humaine*. Paris: Editions du Seuil.
- Verdon, V., Schwartz, S., Lovblad, K.-O., Hauert, C.-A., & Vuilleumier, P. (2010). Neuroanatomy of hemispatial neglect and its functional components: a study using voxel-based lesion-symptom mapping. *Brain: A Journal of Neurology*, 133(Pt 3), 880-894. <https://doi.org/10.1093/brain/awp305>

- Viaud-Delmon, I., Ivanenko, Y. P., Berthoz, A., & Jouvent, R. (1998). Sex, lies and virtual reality. *Nature Neuroscience*, *1*(1), 15-16. <https://doi.org/10.1038/215>
- Vingerhoets, R. A. A., De Vrijer, M., Van Gisbergen, J. A. M., & Medendorp, W. P. (2009). Fusion of visual and vestibular tilt cues in the perception of visual vertical. *Journal of Neurophysiology*, *101*(3), 1321-1333. <https://doi.org/10.1152/jn.90725.2008>
- Wertheim, A. H., Mesland, B. S., & Bles, W. (2001). Cognitive suppression of tilt sensations during linear horizontal self-motion in the dark. *Perception*, *30*(6), 733-741.
- Witkin, H. A. (1954). *Personality through perception: an experimental and clinical study*. Harper. Consulté à l'adresse <https://books.google.fr/books?id=YQoNAAAAIAAJ>
- Witkin, H. A., & Asch, S. E. (1948). Studies in space orientation; perception of the upright in the absence of a visual field. *Journal of Experimental Psychology*, *38*(5), 603-614.
- Witkin, H. A., & Goodenough, D. R. (1977). Field dependence and interpersonal behavior. *Psychological Bulletin*, *84*(4), 661-689.
- Wright, W. G., & Glasauer, S. (2003). Haptic subjective vertical shows context dependence: task and vision play a role during dynamic tilt stimulation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1004*, 531-535.
- Wu, J., He, Z. J., & Ooi, T. L. (2005). Visually perceived eye level and horizontal midline of the body trunk influenced by optic flow. *Perception*, *34*(9), 1045-1060.
- Young, L. R., Oman, C. M., Merfeld, D., Watt, D., Roy, S., DeLuca, C., ... Jackson, D. K. (1993). Spatial orientation and posture during and following weightlessness: human experiments on Spacelab Life Sciences 1. *Journal of Vestibular Research: Equilibrium & Orientation*, *3*(3), 231-239.
- Zaehle, T., Jordan, K., Wüstenberg, T., Baudewig, J., Dechent, P., & Mast, F. W. (2007). The neural basis of the egocentric and allocentric spatial frame of reference. *Brain Research*, *1137*(1), 92-103. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.12.044>
- Zink, R., Steddin, S., Weiss, A., Brandt, T., & Dieterich, M. (1997). Galvanic vestibular stimulation in humans: effects on otolith function in roll. *Neuroscience Letters*, *232*(3), 171-174.