

la durée des vibrations appliquées aux quatre groupes musculaires du poignet, nous avons créé des sensations de dessin de droites d'orientation variée et de figures géométriques (carrés, rectangles, triangles, cercles ou ellipses).

Ainsi, la vibration isolée des muscles fléchisseurs de la main évoque une sensation de mouvement de celle-ci vers le haut, et celle des adducteurs une sensation de mouvement de la main vers la gauche (pour la main droite), orthogonale à la précédente. La stimulation conjointe de ces deux muscles crée l'illusion d'un seul mouvement, de direction intermédiaire aux deux précédents : en oblique, vers le haut et vers la gauche.

Les sujets reconnaissent et nomment sans difficulté les formes qu'ils ont l'illusion de dessiner : le cerveau intègre donc des messages musculaires multiples, afin d'en extraire perceptivement une forme motrice unique. Nous décrivons cette intégration à l'aide de vecteurs. Chaque muscle engendre, au cours de l'exécution d'un mouvement, un message sensitif à l'origine de ce que l'on pourrait appeler une sensation élémentaire, que nous représentons par un vecteur dont l'origine est l'extrémité du segment mobilisé, dont la direction est celle du mouvement qui allongerait ce muscle et dont la longueur est fonction de la vitesse du mouvement. Lorsque plusieurs muscles sont stimulés en même temps, toutes les sensations élémentaires sont « combinées » en une seule par le système nerveux. Le vecteur somme de tous les vecteurs correspondant aux sensations élémentaires, issus de chacun des muscles concernés, décrit à chaque instant la direction et la vitesse de la trajectoire perçue.

Or, on a découvert, chez le singe, des populations cellulaires situées dans les aires corticales pariétales postérieures qui codent les caractéristiques cinématiques du mouvement sous forme vectorielle. Ces aires sont abondamment innervées par des fibres d'origine musculaire dont la distribution sur le cortex présente des analogies avec l'organisation du corps lui-même : il est donc tentant de considérer que c'est dans ces aires cérébrales que le traitement des messages musculaires permet l'émergence de nos sensations de mouvement. Cette analyse rejoint, au moins pour l'action, ce qu'écrivait Maurice Merleau-Ponty en

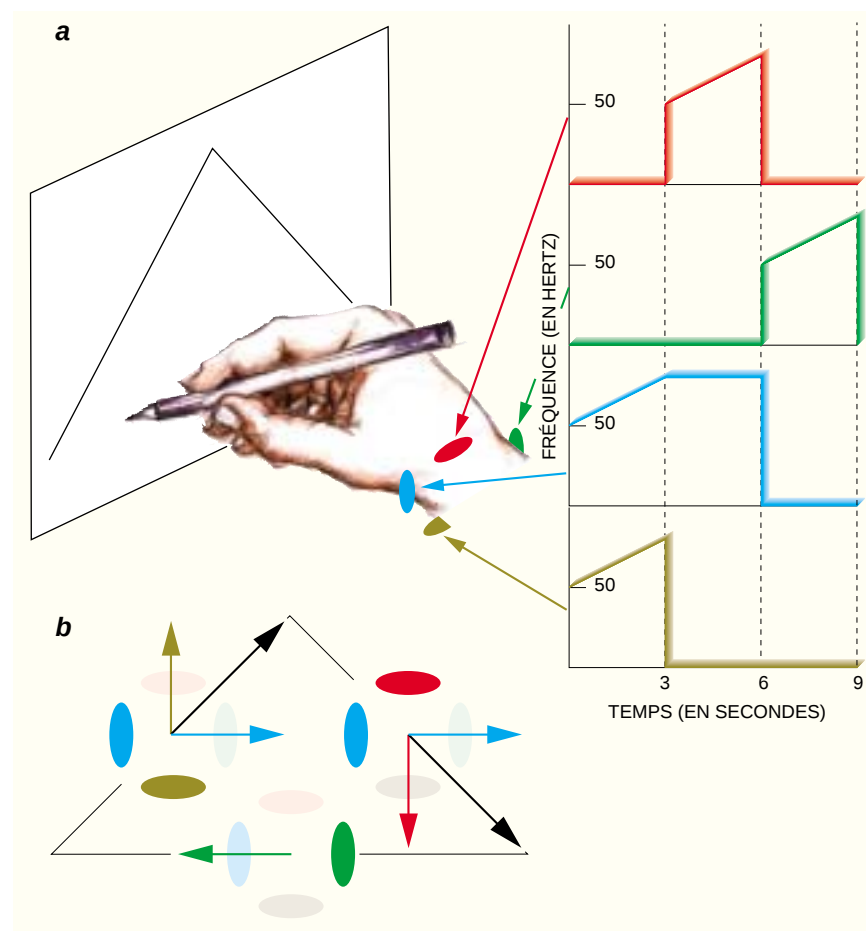
1945 : « L'esprit n'est pas ce qui descend dans mon corps mais ce qui en émerge. »

Nous voyons avec nos muscles

Au delà de sa contribution à la connaissance de soi, la sensibilité des muscles participe à l'exploration de l'environnement grâce aux actions que nous réalisons. Les « actions perceptives », qui orientent et guident nos organes des sens vers leur stimulus, influencent profondément le traitement des messages sensoriels : ainsi, le système nerveux central traite-t-il conjointement les informations visuelles et les informations musculaires nécessairement associées à l'action de voir. Comment pourrions-nous localiser une cible visuelle dans l'espace sans que le système nerveux soit précisément informé du lieu où se trouve le corps et, notam-

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

En outre, la sensibilité musculaire peut influencer l'interprétation par le cerveau de ce que nous voyons sans que nous percevions aucun mouvement. Avec Régine Roll et Jean-Luc Velay, nous avons présenté une cible ponctuelle immobile sur un écran en face des yeux d'un sujet immobile. La vibration des muscles inférieurs des yeux, de la partie antérieure du cou ou même des chevilles (qui, lorsque le sujet a les yeux bandés, lui donne l'illusion d'un basculement vers l'arrière) donne au sujet l'illusion d'un déplacement de la cible



4. LE TRACÉ VIRTUEL d'un dessin, ici un triangle, est ressenti par une personne dont on stimule par vibration les différents muscles du poignet en suivant une séquence bien définie (a). Le sujet reconnaît la forme tracée : le cerveau interpréterait perceptivement les signaux émis par les différents muscles comme des vecteurs, dont l'origine est l'extrémité de la main, dont la direction est perpendiculaire au muscle vibré et dont la longueur est proportionnelle à la vitesse du mouvement (b). La direction globale du mouvement à un instant donné correspond à la somme de tous ces vecteurs.

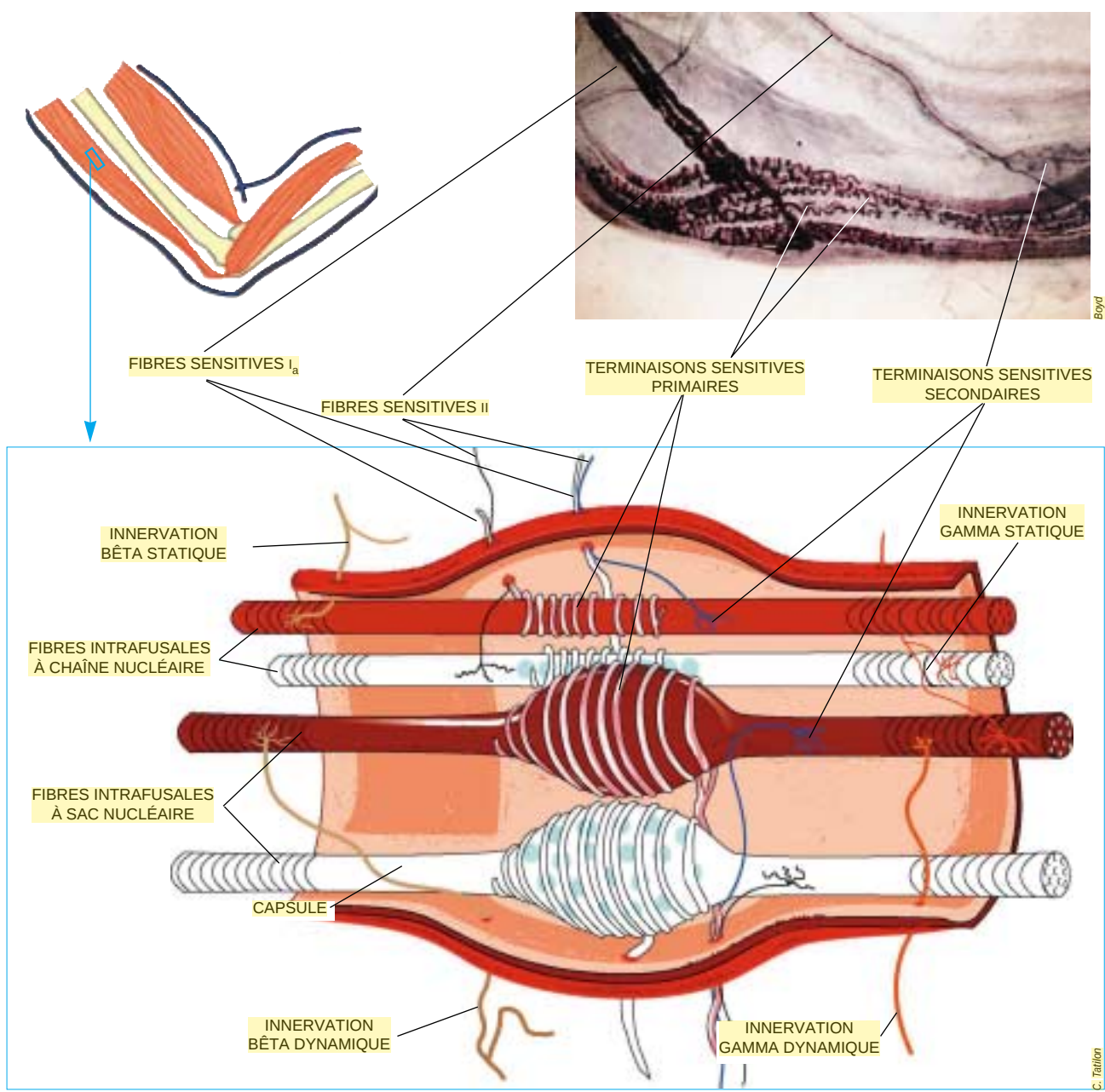
Les capteurs musculaires

Les fibres musculaires sensibles, dites fibres intrafusales, sont regroupées en fuseaux à l'intérieur des muscles. Leur partie centrale, renflée, est entourée d'une capsule qui contient un liquide visqueux. Les noyaux cellulaires (*en bleu sur le dessin*), regroupés dans la partie équatoriale, sont disposés de deux façons : à la manière des grains d'un chapelet (fibres à chaîne nucléaire) ou sous la forme d'un amas central (fibres à sac nucléaire). Au contraire des fibres musculaires motrices, entièrement contractiles, les fibres intrafusales ne peuvent se contracter qu'à leurs extrémités.

Ces fibres intrafusales sont innervées par deux types de terminaisons nerveuses sensibles : les terminaisons primaires entourent leur zone équatoriale à la manière d'anneaux spiralés ; les terminaisons secondaires forment des contacts en arborisations spiralées ou en bouquets près des zones équatoriales des fibres intrafusales.

Des fibres nerveuses dites I_a , de grand diamètre et dans lesquelles l'influx nerveux se déplace à grande vitesse (100 à 120 mètres par seconde) sont issues des terminaisons primaires ; des fibres II, dont la vitesse de conduction est plus faible (50 à 70 mètres par seconde) proviennent des terminaisons secondaires (la photographie montre ces structures, grossies environ 130 fois, dans une coupe musculaire de chat). Les terminaisons primaires indiquent mieux les changements de longueur du muscle que les terminaisons secondaires, plus sensibles aux états statiques.

Les extrémités des fibres intrafusales, qui peuvent se contracter, portent des terminaisons nerveuses issues de neurones moteurs. Leur activation augmente la sensibilité des terminaisons primaires et secondaires à la détection des longueurs (innervation gamma et bêta statique) ou à la détection des variations de longueur (innervation gamma et bêta dynamique).



vers le haut. Si, dans ces mêmes conditions, on demande au sujet de pointer la cible du doigt, il commet une erreur de localisation, dont la direction et l'amplitude varient avec les muscles vibrés et la fréquence de la vibration. Enfin, quand les muscles oculaires externes des deux yeux sont vibrés simultanément, le sujet a l'impression que la cible se rapproche de lui : les messages évoqués simulent ceux qui sont normalement associés à la convergence des yeux lorsque nous suivons du regard un objet qui se rapproche de nous.

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

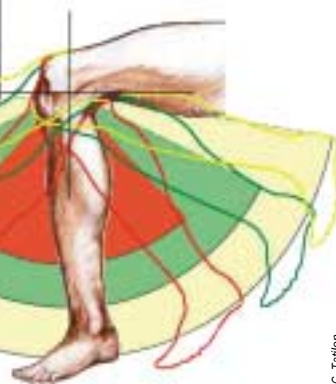
La rétine est portée par un ensemble de segments corporels mobiles et emboîtés que sont successivement l'œil, la tête, le tronc et les jambes : les signaux proprioceptifs, issus de toute la chaîne des muscles mobilisant ces segments, «disent» à tout instant au cerveau quelle est l'attitude ou quels sont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

Nous touchons avec nos muscles

La sensibilité musculaire est aussi associée à la sensibilité cutanée. D'abord, elle constitue l'un des fondements du toucher actif. Ensuite, des illusions révèlent de nombreuses interactions entre informations tactiles et informations musculaires. Ainsi, lorsque la main d'un sujet est libre de tout contact, la vibration de ses muscles fléchisseurs évoque une sensation d'extension de celle-ci. Si le sujet est debout, le bras horizontal dans le plan du corps, la main posée à plat contre un mur, les doigts horizontaux, la même vibration évoque une sensation d'inclinaison du corps entier,



5. L'AMPLITUDE DU MOUVEMENT de rotation de la jambe autour du genou (en jaune, amplitude normale) est réduite de moitié (en rouge) après une immobilisation prolongée dans un plâtre. L'application, trois fois par semaine, de vibrations mécaniques sur les tendons des muscles situés de part et d'autre de cette articulation, à travers des fenêtres ménagées dans le plâtre (photographie), en créant des sensations de mouvement de la jambe, permet que l'amplitude de la rotation atteigne 80 pour cent (en vert) dès l'ablation du plâtre. Les illusions de mouvement aideraient le cerveau à conserver en mémoire une «image» du mouvement, qu'il a tendance à oublier pendant l'immobilisation.



dans une direction qui dépend de l'orientation de la main sur le mur : vers l'avant si les doigts le sont aussi, et vers l'arrière dans le cas contraire.

Comme pour la vue, un même message sensoriel d'origine musculaire est interprété par le système nerveux de manière différente selon le contexte dans lequel il est reçu et analysé : ici, en fonction de la posture du sujet et des informations tactiles qui lui sont associées. Cette caractéristique est probablement l'une des bases de la traduction des messages sensitifs en informations utilisables par le cerveau.

L'association, par le cerveau, des diverses informations qui lui parviennent conduit aussi parfois à de curieuses sensations. Ainsi, J. Lackner a appliqué une vibration sur le muscle biceps de sujets aux yeux bandés auxquels il avait demandé de se pincer le nez entre le pouce et l'index. Après quelques secondes, la majorité des sujets, à l'instar de Pinocchio, ont senti que leur nez s'allongeait, jusqu'à atteindre, chez certains d'entre eux, une trentaine de centimètres (voir la figure 2)... Quelques autres sujets sentaient un allongement de leurs doigts et de leur nez ; d'autres enfin, seulement de leurs doigts. Un message issu du muscle biceps indiquait au système nerveux que le bras s'étendait, alors que le contact tactile entre les doigts et le nez restait constant : les systèmes de traitement cérébraux se sont accordés sur

l'interprétation la plus plausible, bien qu'étrange, permettant de concilier ces deux messages contradictoires.

En interagissant avec les informations tactiles, la sensibilité musculaire code aussi les déplacements de la totalité du corps dans l'espace. Un paraplégique assis dans un fauteuil roulant se déplace en agissant sur les roues latérales par des mouvements alternés de flexion et d'extension des bras. Nous avons immobilisé le fauteuil et nous avons demandé au patient de poser ses deux mains sur les roues, puis nous avons stimulé, par vibration, alternativement les muscles biceps et triceps des deux bras : le patient rapporte une puissante sensation de déplacement vers l'avant de lui-même et de son fauteuil roulant. De la même façon, une personne valide assise sur une chaise de bureau à roulettes sent son corps se déplacer vers l'arrière avec la chaise si l'on stimule les muscles normalement allongés lors d'une extension des jambes.

Ces illusions de mouvement, où les sensibilités musculaire, visuelles et tactiles interagissent, montrent que l'interprétation par le cerveau des informations neuromusculaires dépend de la posture corporelle et des interactions avec l'environnement. L'une des contraintes environnementales les plus présentes sur Terre est la gravité : dès la naissance, le dialogue entre le corps, le cerveau et l'environnement intègre cet invariant physique. Le système ner-