

Oreille interne et équilibre

L'équilibre et l'orientation dépendent, chez les Vertébrés, de deux structures de l'oreille interne : les canaux semi-circulaires et les récepteurs otolithiques. Le système est « plurimodal » car il a aussi besoin d'informations venant d'autres organes sensoriels.

par Donald Parker

Même quand on lâche un chat les pattes en l'air, il atterrit sur ses quatre pattes. Quand on penche en arrière un enfant nouveau-né, ses globes oculaires roulent vers l'avant de sorte que la direction de son regard reste inchangée. Si le lecteur veut bien pivoter rapidement la tête de droite à gauche en lisant cet article, il constatera que le texte lui apparaît toujours immobile. Chacun de ces effets correspond à un mécanisme compensatoire visant à contrebalancer une perturbation de l'équilibre ou de l'orientation; chacun de ces mécanismes est partiellement contrôlé par l'appareil sensoriel situé dans le vestibule de l'oreille interne.

On ne connaît pas encore exactement le rôle de l'appareil vestibulaire; au contraire des principaux organes des sens, il ne sert pas à « voir » ou à « entendre »; on sait que cet organe détecte les accélérations de la tête mais il est très difficile pour un individu de décrire les sensations qui émanent de ce dispositif sensoriel (cela est beaucoup plus ardu que dans le cas de la vision ou de l'audition). L'étude des sensations d'origine labyrinthique est difficile car l'appareil vestibulaire n'est qu'une des sources d'information d'un système « plurimodal » d'équilibration et d'orientation, système qui reçoit également des instructions venant des yeux et des terminaisons nerveuses somesthésiques (corpuscules sensibles de la peau et des articulations). En outre, le système plurimodal de l'équilibre et de l'orientation présente un certain degré d'adaptabilité : si l'appareil vestibulaire est détruit, ce système peut s'adapter et apprendre à fonctionner sans les informations labyrinthiques. Pour toutes ces raisons, il n'est pas facile d'attribuer les réponses (d'équilibre ou d'orientation) à l'une ou l'autre des trois sources de la triade : vestibule, œil et récepteurs somesthésiques.

Dans le futur satellite habité Spacelab, on prévoit de tester expérimentalement la capacité des astronautes à conserver leur équilibre et leur orien-

tation dans des conditions d'apesanteur : on disposera alors d'un nouveau moyen pour étudier l'appareil vestibulaire. Ces expériences permettront peut-être aussi d'expliquer pourquoi le mal des transports semble être intimement lié au fonctionnement de ce dispositif sensoriel.

Tous les Vertébrés, les poissons, les amphibiens, les oiseaux et les êtres humains, possèdent un appareil vestibulaire. Les récepteurs vestibulaires de l'oreille interne constituent le cœur de ce système. Lorsqu'on tourne la tête dans une direction donnée, la substance à l'intérieur du système labyrinthique qui est constituée d'une masse soit fluide soit gélatineuse recouverte de minuscules cristaux, reste stationnaire par rapport au sol. Dans ce liquide ou cette masse gélatineuse se dressent des cils, poils ultrafins fixés solidement à leur base. Lorsque la tête se déplace dans un sens, les cils se recourbent dans l'autre sens, un peu comme les poils d'une brosse qui se penchent dans le sens opposé au mouvement quand on frotte cette brosse sur une surface. Ce mouvement d'inclinaison induit des influx nerveux dans les neurones en contact avec les récepteurs sensoriels ciliés, influx qui sont transmis au cerveau. Là, des ordres moteurs sont envoyés pour déclencher des mouvements réflexes des yeux, de la nuque, des membres et du tronc et les neurones qui transmettent la sensation de mouvement et d'orientation dans l'espace sont activés.

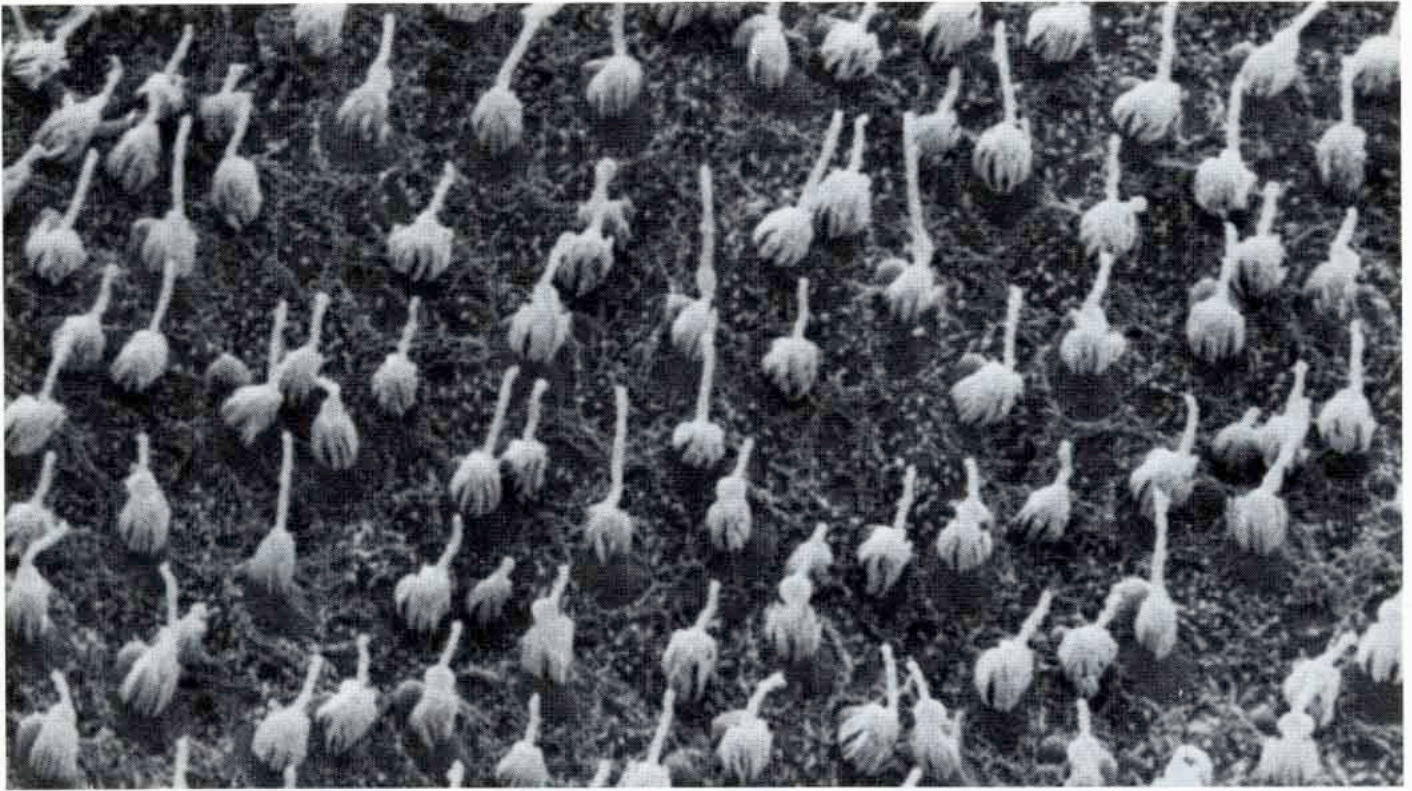
Situés dans le labyrinthe membraneux de l'oreille interne, les récepteurs vestibulaires sont logés au sein de cavités et de canaux remplis de fluide; ces structures membraneuses sont elles-mêmes enfermées dans le labyrinthe osseux; cette cavité est logée dans le rocher de l'os temporal. Il y a deux sortes de récepteurs : les organes otolithiques (ou statolithes) qui réagissent aux accélérations linéaires et les canaux semi-circulaires qui réagissent aux accélérations angulaires. Par accélérations linéaires, (l'attraction gravitationnelle compri-

se) on entend la variation de vitesse d'un objet se déplaçant en ligne droite. (L'attraction gravitationnelle est égale à la force nécessaire pour jeter en l'air un objet à la vitesse de 980 centimètres par seconde carrée.) L'accélération angulaire résulte du mouvement circulaire; mesurée par la variation de la vitesse de rotation, elle est souvent exprimée en degrés par seconde carré.

La mesure des accélérations

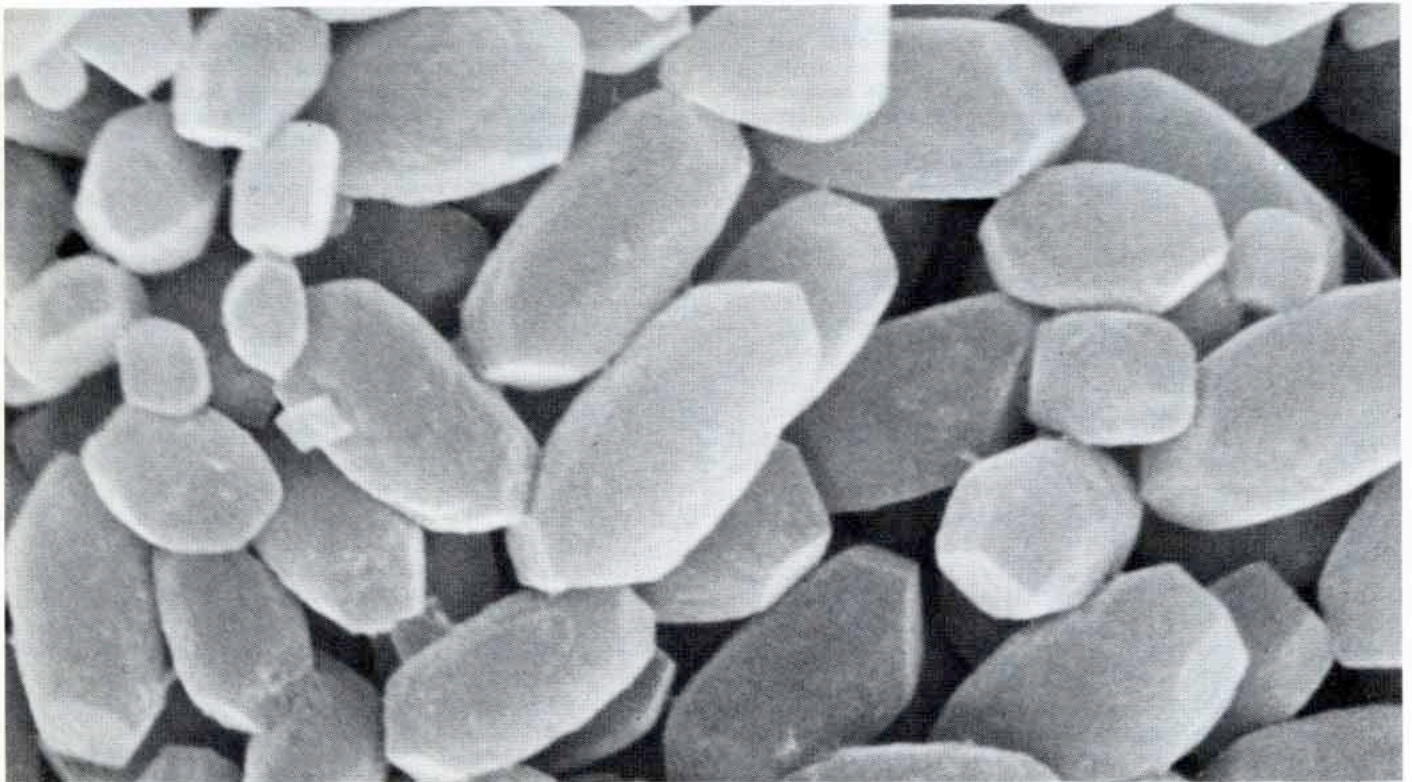
Les organes otolithiques de l'oreille interne sont deux structures similaires en forme de sac, appelées saccule et utricule; chacun d'eux contient une couche cellulaire ciliée, la macule. Lorsque la tête est en position verticale, la couche cellulaire de l'utricule est à peu près horizontale et celle du saccule à peu près verticale. Dans l'utricule, les cils verticaux pénètrent dans la membrane gélatineuse qui porte les otolithes; dans le saccule, ils sont horizontaux. Les otoconiums, cristaux de carbonate de calcium dont la densité est presque triple de celle de l'eau (2,95 grammes par centimètre cube), sont liés de manière assez lâche à la surface de la membrane gélatineuse. Les cristaux agissent par inertie et résistent à l'effet des forces extérieures : lorsque la tête est accélérée linéairement, les cristaux de l'utricule ou du saccule tendent à rester stationnaires tandis que la couche filamenteuse glisse sous la membrane gélatineuse et que les cils se recourbent vers l'arrière. Ainsi, tout au début de la chute d'un chat, les récepteurs sacculaires détectent le changement d'accélération et déclenchent la contraction des muscles extenseurs des pattes, préparant l'atterrissage. Dans chacun des deux organes otolithiques, la courbure des cils déclenche les influx nerveux qui transmettent l'information au cerveau.

Les trois canaux semi-circulaires sont disposés perpendiculairement selon les trois plans orthogonaux x , y , z de l'espace : ce sont les organes de détection de l'accélération angulaire.



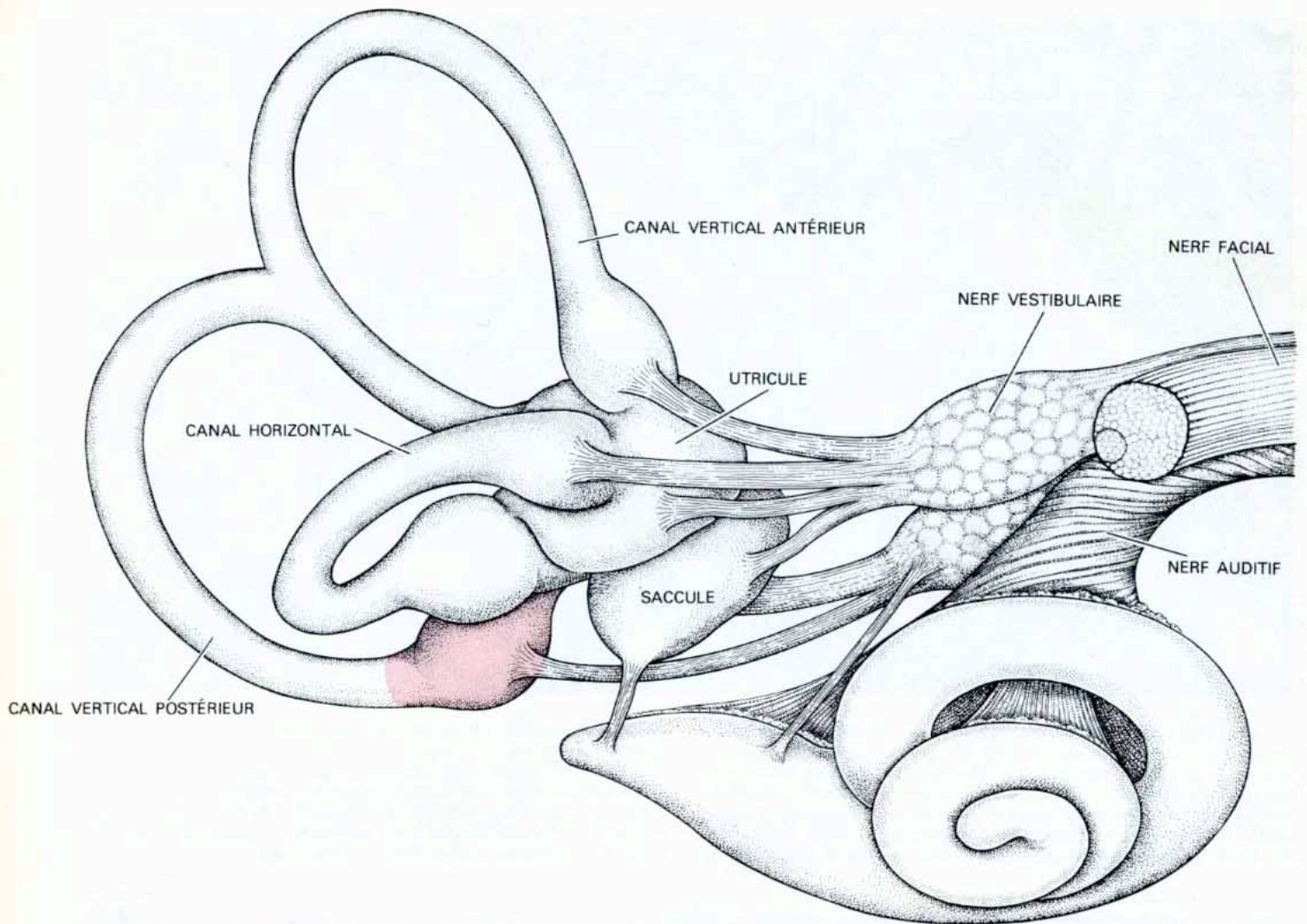
1. DES CILS ULTRAFINS, qui réagissent aux accélérations linéaires de la tête, couvrent la surface des récepteurs otolithiques dans le labyrinthe de l'oreille interne. Cette photographie, prise au microscope électronique à balayage, montre à un grossissement d'environ 5 000 la surface de l'un des deux organes otolithiques : l'utricle. Chaque touffe de cils est constituée d'une multitude de poils courts, les stéréocils, et d'un seul poil plus long, le kinocil, dont la fonction n'est

pas très claire. Les cils se dressent dans l'épaisseur d'une membrane gélatineuse qui, ici, a été retirée pour réaliser la photographie. On peut voir entre les paquets de cils les restes d'une surface spongieuse, l'assise filamenteuse sur laquelle repose la membrane gélatineuse. Ce cliché pris par Dean Hillman de l'université de New York, montre l'utricle de l'oreille interne d'une grenouille. L'aspect et le fonctionnement de l'utricle humain sont très semblables.



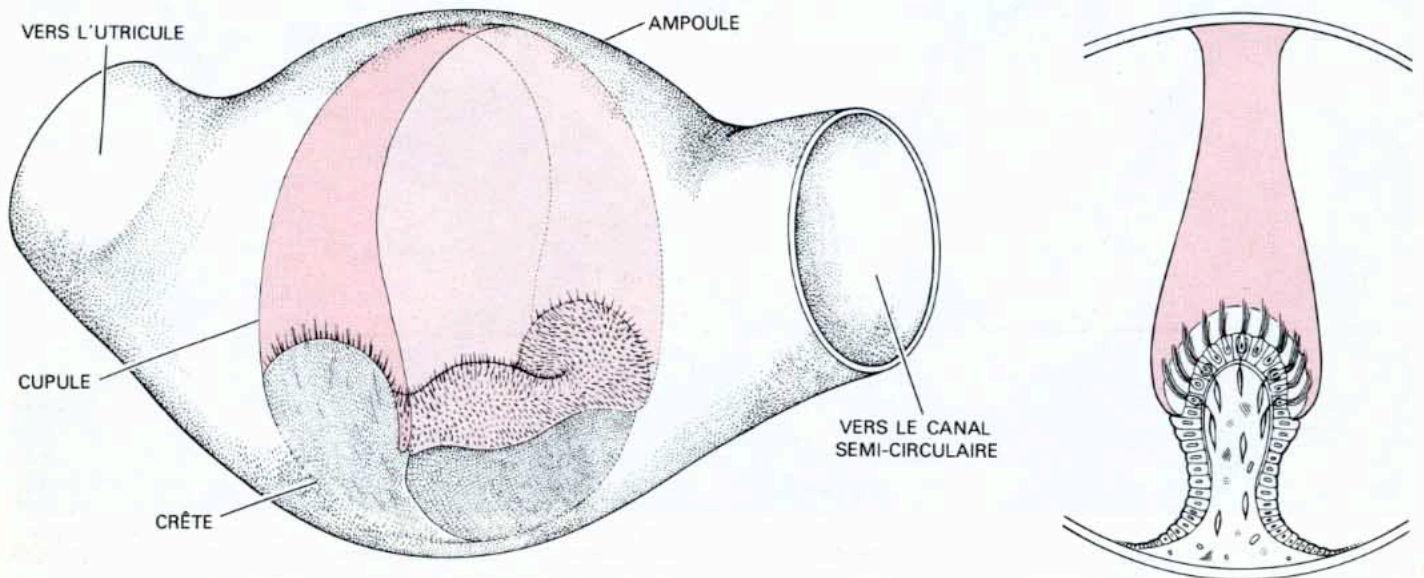
2. LES OTOCONIUMS sont des cristaux de carbonate de calcium : grâce à leur forte densité ils constituent une masse importante dont l'inertie joue un rôle fondamental dans la mesure des accélérations. Ces cristaux reposent sur une membrane gélatineuse que l'on ne voit pas sur cette photographie d'utricle humain prise au microscope électronique à balayage. Lorsqu'une accélération linéaire de la tête entraîne avec elle les cils attachés à la surface des récepteurs

otolithiques, les cristaux résistent au déplacement et tendent à maintenir stationnaire la membrane gélatineuse. Les cils qui se dressent dans l'épaisseur de la membrane se courbent alors dans le sens opposé à celui du déplacement. Les cellules nerveuses situées à la base des cils transmettent les signaux au système nerveux central. Cette photographie a été prise par Muriel Ross à la Faculté de médecine de l'Université du Michigan.



3. L'APPAREIL VESTIBULAIRE est constitué d'une série de vésicules et de canaux remplis de liquide. Dans ce dessin, qui représente un appareil vestibulaire humain, les trois canaux semi-circulaires sont à gauche: le canal vertical antérieur, le canal horizontal et le canal vertical postérieur. Ils sont orientés dans les trois plans de l'espace et réagissent aux accélérations angulaires de la tête. Au centre du dessin, se trouvent les deux récepteurs otolithiques :

l'utricle (*en haut*) et le saccule. Un fluide appelé endolymphe remplit l'appareil vestibulaire; dans les canaux semi-circulaires c'est l'endolymphe qui oppose son inertie aux mouvements, tout comme le font les otoconiums dans les récepteurs otolithiques. Chaque canal semi-circulaire présente un renflement, l'ampoule, qui est ici en couleur; l'illustration de la figure 4 est un agrandissement de l'ampoule. La partie droite du dessin représente la cochlée.



4. L'AMPOULE, renflement du canal semi-circulaire, est vue en transparence à gauche et en coupe à droite. Les cils, ancrés dans une couche cellulaire en forme de crête, se dressent dans une sorte de « galette » gélatineuse, la cupule (*en couleur*). L'endolymphe est mobile dans le canal mais elle est arrêtée par la cupule. Si l'on tourne

la tête dans le plan du canal, le fluide reste stationnaire tandis que la tête, y compris la cupule gélatineuse, pivote dans le même sens que la tête. La cupule et les cils sont alors courbés en sens inverse. La courbure des cils modifie la fréquence des impulsions émises par des neurones en contact avec la base des cellules ciliées.

Selon le plan de rotation de la tête, un, deux ou les trois canaux entrent en jeu simultanément. Chacun d'eux possède un renflement, l'ampoule, qui renferme les cellules ciliées au sein d'un épithélium en forme de crête. Comme dans les organes otolithiques, les cils pénètrent dans une membrane gélatineuse, la cupule. Mais, alors que dans les premiers ce sont les cristaux ou otoconiums qui constituent la masse inertielle, dans les canaux semi-circulaires cette masse est liquide : c'est l'endolymphe. Quand on tourne la tête, l'endolymphe tend à rester immobile et la cupule, avec les cils qui s'y insèrent, se déplace en sens inverse.

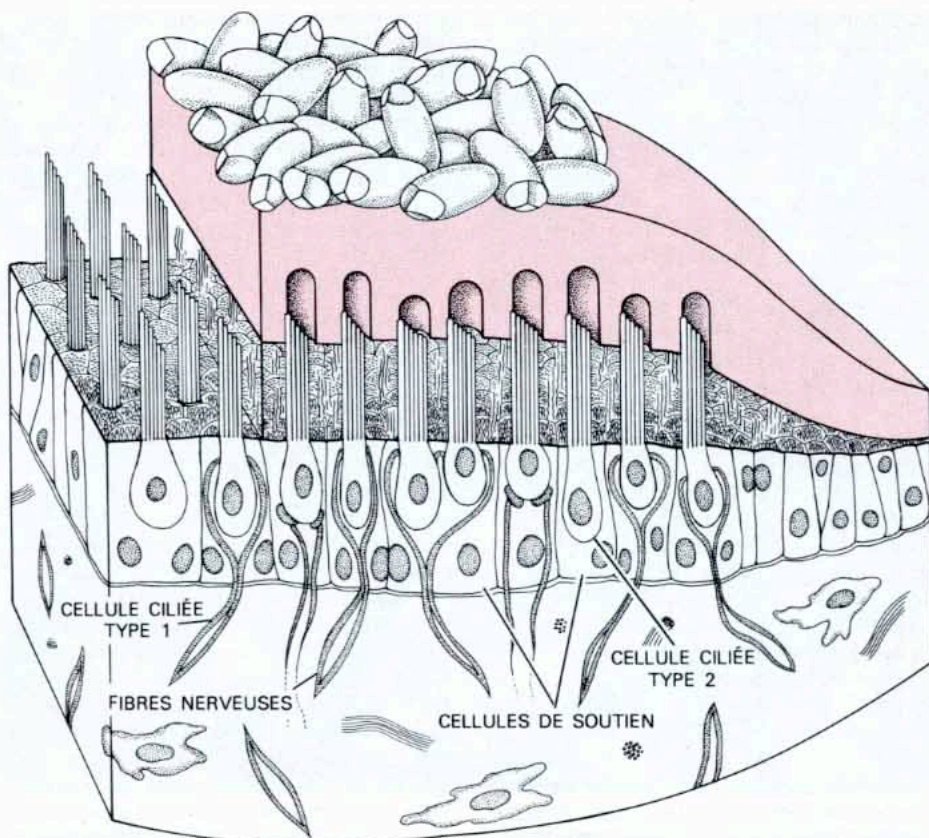
Le mouvement des cils, dans les organes otolithiques, comme dans les canaux semi-circulaires, déclenche des volées d'influx nerveux par modification du potentiel électrique des neurones qui leur sont reliés. Chacun de ces neurones, comme toute cellule nerveuse, est muni d'un axone, long filament dont l'intérieur est chargé négativement et l'extérieur chargé positivement. La différence entre les valeurs de charge détermine le potentiel électrique de la cellule; au repos, le potentiel d'un neurone est d'environ 70 millivolts. La plupart des neurones vestibulaires émettent un flux continu d'impulsions.

Lorsque les cils vestibulaires se courbent dans un certain sens, l'intérieur de l'axone des neurones proches devient plus négatif, ce qui provoque une augmentation du potentiel. Les neurones sont alors hyperpolarisés et la fréquence de leurs émissions diminue. Lorsque les cils se courbent dans le sens opposé, c'est l'inverse qui se produit : l'intérieur de l'axone devient moins négatif; les neurones sont alors dépolarisés et, du fait de l'abaissement du potentiel, la fréquence des influx augmente.

Plusieurs chercheurs parmi lesquels Cesar Fernandez et Jay Goldberg de l'Université de Chicago, ont isolé dans le système vestibulaire une autre catégorie de neurones. Au lieu de réagir au déplacement des cils, ces cellules répondent aux variations des déplacements de ces cils : lorsque les cils sont restés inclinés un moment dans le même sens (sous l'effet d'une accélération constante), ces neurones cessent de transmettre des influx réguliers; ils signaleraient ainsi un changement au cerveau et lui indiqueraient la vitesse du changement.

Le trajet des informations

Les trajets nerveux qui relient l'appareil vestibulaire au cerveau et à la moelle épinière sont complexes; ils sont moins bien connus que ceux des autres systèmes sensoriels. On sait cependant que tous les signaux nerveux issus de l'appareil vestibulaire arrivent d'abord à l'une des deux structures suivantes : le tronc céré-



5. UN RÉCEPTEUR OTOLITHIQUE possède des touffes de cils qui se dressent dans la masse d'une membrane gélatineuse (en couleur). Chaque kinocil (cil le plus long de chaque paquet de cils) est fixé à la paroi d'une petite cavité creusée dans la membrane. Les stéréocils, plus courts, flottent librement dans cette cavité, sans la toucher. Les otoconiums gisent en désordre sur la partie supérieure de la membrane qui repose sur une surface spongieuse : la couche filamenteuse. Sous celle-ci, se trouve une double couche cellulaire : les cellules ciliées au dessus et les cellules de soutien en-dessous. Les filaments qui sont au contact des cellules ciliées sont les fibres nerveuses qui transmettent les informations au système nerveux central. La courbure de la couche cellulaire inférieure correspond à la paroi interne de l'utricle ou du saccule.

bral, juste au-dessus de la moelle épinière, ou le cervelet, dans la partie postérieure du cerveau.

Les fibres nerveuses vestibulaires qui aboutissent au tronc cérébral se terminent dans l'un ou l'autre des quatre groupes de cellules appelés noyaux vestibulaires : il s'agit des noyaux supérieur, latéral (ou de Deiters), médian et descendant (ou inférieur). Ces groupes de neurones reçoivent également des afférences originaires des récepteurs visuels et somesthésiques, en particulier des récepteurs des muscles de la nuque qui indiquent l'angle d'inclinaison de la tête. Ces informations sont intégrées dans les noyaux vestibulaires; de là, un signal nerveux est envoyé soit aux muscles oculaires soit à la moelle épinière où il produit une contraction réflexe des muscles du cou, des membres et du tronc. Sur le trajet qui mène de l'organe vestibulaire à la moelle épinière, il peut y avoir une longue chaîne de neurones ou seulement deux neurones. Dans ce dernier cas, le premier neurone relie les récepteurs labyrinthiques aux noyaux vestibulaires, l'autre relie ces noyaux aux différents niveaux médullaires sur une longueur de 30 centimètres ou plus.

Dans le cervelet, les informations venant de l'appareil vestibulaire, des yeux et des récepteurs somesthésiques aboutissent à une région appelée archéo-cervelet. La formation réticulée, constituée de divers groupes cellulaires dans le tronc cérébral, reçoit elle aussi des messages visuels et somesthésiques (mais pas d'afférences vestibulaires primaires) et communique avec les noyaux vestibulaires. On ne connaît pas encore le rôle exact du cervelet et de la formation réticulée dans l'équilibration et l'orientation. Comme les systèmes neuronaux qui reçoivent les messages des récepteurs sensoriels vestibulaires sont plurimodaux, intégrant en même temps des informations d'origine visuelle et somesthésique, il est difficile d'isoler une information purement vestibulaire. C'est dans le système « fonctionnel » de stabilisation des yeux que l'on trouve deux des manifestations les plus simples et les moins ambiguës des informations issues de l'appareil vestibulaire. Un système fonctionnel peut mettre en jeu plusieurs organes sensoriels et plusieurs voies du système nerveux central pour compenser une modification de l'équilibre ou de l'orientation visuelle. Cette modification peut être d'origine externe (par

exemple quand la tête ou les yeux sont déplacés sous l'effet d'une force extérieure ou d'origine interne (lorsque les mouvements de la tête ou des yeux sont volontaires).

La première démonstration de l'intervention de l'appareil vestibulaire est illustrée lors d'une perturbation volontaire : tenez une main verticalement, paume tournée vers vous et à hauteur du visage, à une distance d'environ 30 centimètres et gardez le regard fixé sur la paume en tournant la tête alternativement dans chaque sens au rythme de trois fois par seconde. Si l'appareil vestibulaire fonctionne bien, les lignes de la main apparaissent distinctement; ceci indique que les canaux semi-circulaires commandent aux muscles oculomoteurs une rotation des yeux dans le sens opposé au sens de rotation de la tête. Si en revanche, la tête restant immobile, vous déplacez la main au même rythme que précédemment, il est probable que les détails de la paume apparaîtront brouillés. Cet exemple illustre bien le fait que la commande de la position des yeux est meilleure lorsque l'on dispose de l'information vestibulaire que lorsque seule l'information visuelle est disponible.

L'autre démonstration des réactions vestibulaires compensatoires est le réflexe involontaire des nouveau-nés appelé réaction des « yeux de poupée ». Ce réflexe est principalement contrôlé par les organes otolithiques. Dans cette expérience, on tient un nouveau-né verticalement de telle sorte qu'il regarde droit devant lui,

puis on le penche lentement en arrière ou sur le côté : ses yeux roulent alors dans leur orbite en sens contraire et le regard conserve son orientation première dans l'espace. Cet acte réflexe disparaît progressivement au cours du premier mois qui suit la naissance car les stimulations visuelles prennent graduellement le contrôle de l'orientation de l'œil.

Les réactions compensatoires

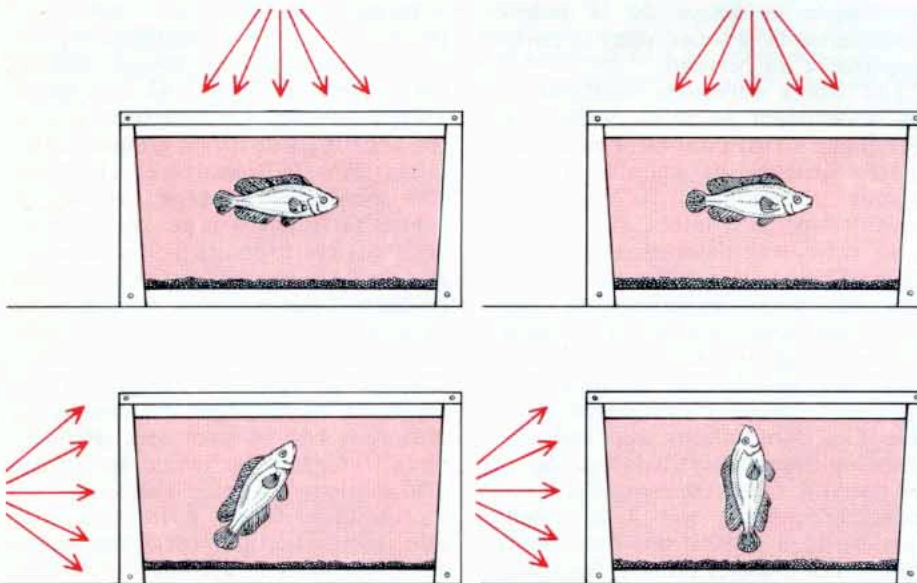
L'une des premières études quantitatives d'un système de compensation plurimodal a été effectuée par Eric von Holst à l'Institut Max Planck de Physiologie du Comportement à Seewisen en Allemagne Fédérale. E. von Holst a montré que l'orientation d'un poisson dépend de deux facteurs : l'éclairement et l'accélération. Dans son environnement naturel, le poisson nage horizontalement en fonction de deux « entrées » : la lumière zénithale et l'accélération verticale de la pesanteur. Lorsque E. von Holst modifiait ces paramètres, en changeant la direction de l'éclairement ou en faisant rapidement tourner l'aquarium, le poisson adoptait une position intermédiaire qui tenait compte des modifications d'éclairement et d'accélération.

Lorsque par exemple, dans des conditions normales de pesanteur, E. von Holst éclairait le poisson par derrière au lieu de l'éclairer par-dessus, l'animal se mettait en position oblique, la tête vers le haut; son dos faisait un angle avec la direction des rayons

lumineux cependant que la pesanteur tirait son ventre vers le bas. Si on soumettait à la même expérience un poisson auquel on avait retiré les organes otolithiques, il réagissait seulement à la source lumineuse horizontale et nageait verticalement. En faisant varier les paramètres d'éclairement et d'accélération, E. von Holst a pu déterminer la part que prennent respectivement les yeux et l'appareil vestibulaire dans l'orientation des poissons et prévoir l'angle selon lequel nagerait le poisson en additionnant le sinus de l'angle d'éclairement au sinus de l'angle d'accélération linéaire.

Une perturbation du système d'équilibre et d'orientation peut être compensée par le changement d'orientation d'un récepteur, comme dans le phénomène des yeux de poupée. Cette forme de compensation a été appelée compensation externe. Chez l'être humain, la capacité d'accorder l'orientation posturale avec celle des yeux est assez réduite et il existe probablement une modalité de compensation interne qui prend naissance dans le cerveau plutôt que dans un ajustement des récepteurs. Dans notre laboratoire à l'Université de Miami, nous cherchons actuellement s'il existe chez l'homme une compensation interne plurimodale pour les perturbations visuelles. Il y a compensation par exemple si on incline la tête : le chambranle d'une porte apparaît toujours vertical, que la tête soit tenue droite ou penchée sur le côté. Lorsqu'on incline la tête, l'image du chambranle ne stimule pas les mêmes groupes de cellules rétinienne que lorsque la tête est verticale. La perception du chambranle est donc compensée d'une manière ou d'une autre de telle sorte que l'objet apparaît toujours vertical.

Horst Mittelstaedt de l'Institut Max Planck de Physiologie du Comportement et Norbert Bischof de l'Institut de Technologie de Californie ont proposé un modèle théorique du processus de compensation interne qui fait intervenir un système de contrôle biologique appelé « réaction d'anticipation » (*feed-forward*). Selon ce modèle, les informations venant des récepteurs vestibulaires, visuels et somesthésiques sont collectées dans le cerveau puis intégrées, chacune d'entre elles ayant été affectée d'un coefficient de pondération pour la détermination finale de la compensation. Mes collaborateurs et moi-même avons vérifié cette hypothèse en plaçant dans l'obscurité des sujets à qui l'on demande d'aligner un trait lumineux avec l'un des axes de leur propre corps. On fait varier deux séries de paramètres correspondant respectivement à l'une des deux sources d'informations compensatrices, l'appareil vestibulaire et le corps, et l'on enregistre les positions du trait lumineux choisies par le sujet. Pour faire varier les informations venant des récepteurs



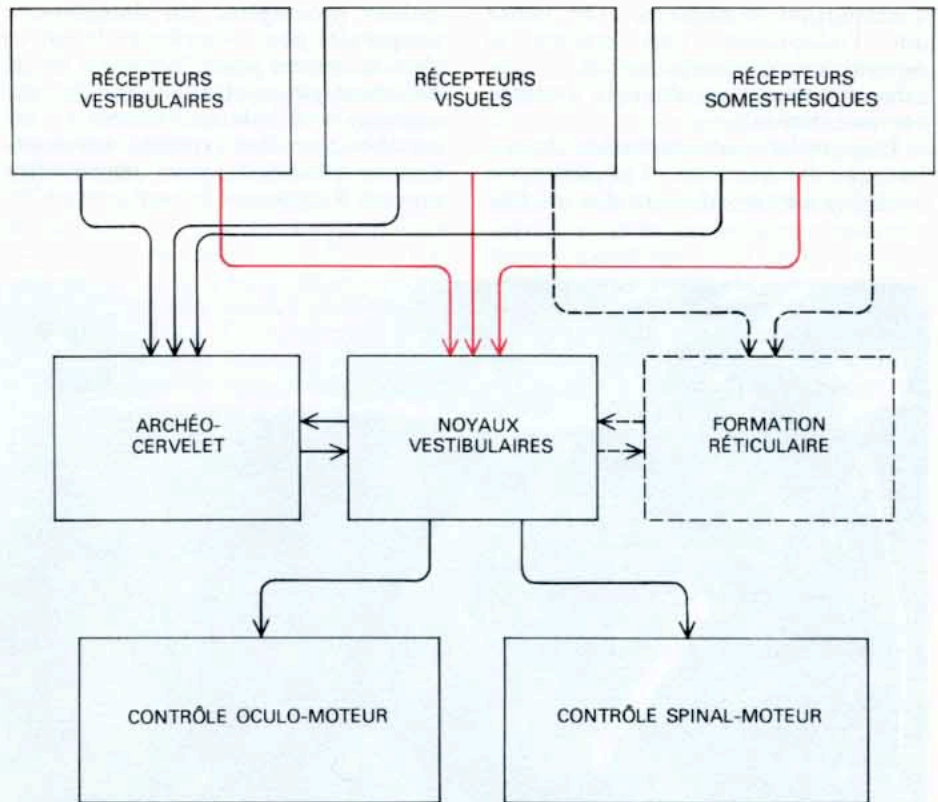
6. LA COMPENSATION PLURIMODALE en réponse à des changements d'orientation a été démontrée dans une expérience faite sur un poisson, le labre (*Crenilabrus*). Normalement le poisson s'oriente horizontalement (*en haut à gauche*); il réagit à deux catégories d'informations : l'éclairement zénithal et une poussée vers le bas due à la pesanteur. Lorsqu'il est éclairé par l'arrière (*en bas à gauche*) son orientation est perturbée et il adopte une position de compromis : il se met en biais pour répondre à la fois à l'éclairement horizontal et à l'accélération verticale de la pesanteur. Un poisson qu'on a privé de ses récepteurs otolithiques (*en haut à droite*) ne perçoit plus la pesanteur et s'oriente uniquement en fonction de l'éclairement zénithal. Lorsqu'on l'éclaire par l'arrière (*en bas à droite*), il s'oriente verticalement, ce qui prouve qu'il ne répond plus qu'à l'éclairement. Cette expérience a été réalisée par Erich von Holst à l'Institut Max Planck de physiologie comportementale.

otolithiques, on demande au sujet de placer le trait lumineux alors qu'il est assis ou couché et, pour faire varier les informations venant des récepteurs de la nuque, on lui demande d'accomplir la même tâche soit en gardant la tête dans le prolongement du corps soit en l'inclinant de 30 degrés sur le côté. En combinant un grand nombre de conditions expérimentales, nous avons cherché à déterminer l'importance relative des deux sources d'informations dans la compensation des perturbations apportées à l'orientation visuelle normale.

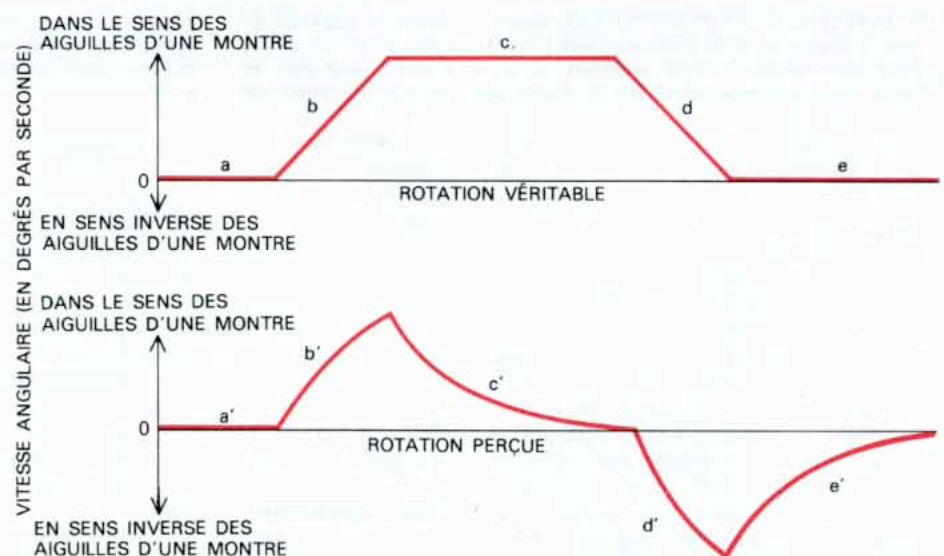
Lorsque le sujet est assis, il dispose pour compenser l'inclinaison de la tête à la fois des messages venus des récepteurs otolithiques et de ceux de la nuque. Mais lorsqu'il est couché, les récepteurs otolithiques ne donnent plus d'indications sur l'inclinaison de la tête : en effet, l'action de la pesanteur est alors indépendante de l'inclinaison. Nous avons émis l'hypothèse que la compensation serait presque totale quand les deux sources d'informations interviendraient ensemble et qu'elle serait incomplète lorsque, le sujet étant en position couchée, seuls les récepteurs de la nuque entreraient en jeu. Les résultats de nos expériences ont confirmé cette hypothèse. Pour rendre compte de la combinaison des deux stimulations dans le cerveau, nous avons adapté un réseau de « feed-forward » fonctionnant comme un système de contrôle biologique.

Un autre facteur complique le problème de la détermination de la part de l'appareil vestibulaire dans l'orientation spatiale : la capacité d'adaptation de l'animal et de l'être humain. Si les signaux fournis par les récepteurs sensoriels sont altérés par suite d'une maladie ou d'un accident, des réponses normales et une perception normale se rétablissent après une période de désorganisation sensorielle. Une expérience classique pour étudier la faculté d'adaptation consiste à perturber les informations visuelles du sujet en lui faisant porter pendant un temps assez long des lunettes spéciales qui modifient les relations visuelles normales. Dans les conditions de vision normale, si l'on tourne rapidement la tête pour regarder un objet, ce sont les yeux qui se déplacent les premiers pour faire face à l'objet; le mouvement de la tête vient ensuite et les yeux doivent alors revenir en sens inverse pour que le regard ne dépasse pas la cible.

Lorsqu'un sujet porte des lunettes spéciales, qui font voir les objets du côté opposé à celui où ils se trouvent (l'image latérale est inversée), il ne peut, au début, faire coïncider les mouvements de sa tête et ceux de ses yeux; cependant, après une période d'adaptation, il y parvient facilement. Les animaux et les êtres humains dont l'appareil vestibulaire a été endommagé montrent des capacités



7. LES TRAJETS NERVEUX de l'équilibration et de l'orientation sont schématisés ci-dessus. En haut se trouvent les trois modalités de l'information : les récepteurs vestibulaires, visuels et somesthésiques (tactiles et articulaires). Dans le système nerveux central, les influx sont transmis à trois structures cérébrales qui traitent cette information : l'archéo-cervelet (une des régions du cervelet, dans la partie postérieure de l'encéphale), les noyaux vestibulaires (groupes de neurones situés dans le tronc cérébral, juste au-dessus de la moelle épinière) et la formation réticulée (autre groupe de neurones du tronc cérébral, représenté dans un cadre en pointillé car sa fonction n'est pas élucidée). Une fois qu'ils ont traité les informations, les noyaux vestibulaires transmettent le message aux centres régissant l'un des deux modes de sortie : le contrôle oculo-moteur et le contrôle spino-moteur. Le premier coordonne les mouvements des yeux, le second gouverne la contraction des muscles de la nuque, des membres et du tronc. Il se peut que des trajets secondaires vers le thalamus et le cortex cérébral soient activés lorsque les stimulations de l'appareil vestibulaire créent des sensations de mouvement et d'orientation.



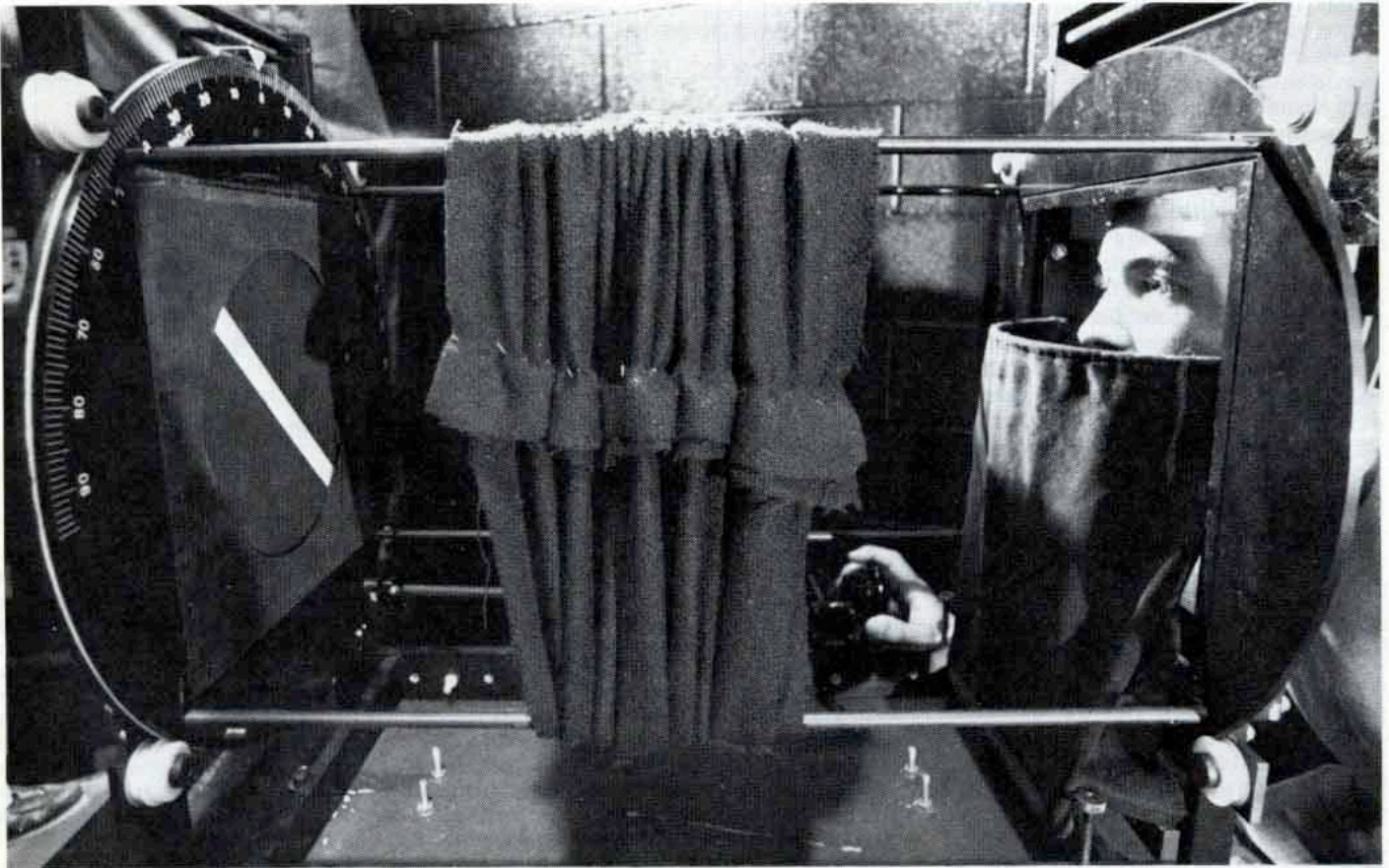
8. UNE ILLUSION SUR LE SENS DE ROTATION apparaît chez un être humain privé d'informations visuelles et que l'on fait pivoter sur une plate-forme. La courbe du mouvement réel de rotation (en haut) montre qu'à partir d'une position immobile (a), on a fait pivoter le sujet dans le sens des aiguilles d'une montre à vitesse croissante (b) puis à vitesse constante (c), puis à vitesse décroissante (d) jusqu'à ce que la plate-forme soit de nouveau immobile (e). La courbe du bas représente la façon dont le sujet perçoit le mouvement giratoire. Au repos (a') et pendant la phase d'accélération (b'), la perception est correcte. Mais après une période de rotation à vitesse constante, le sujet perçoit un ralentissement puis un arrêt complet (c'). Dans la phase de vitesse décroissante, il croit tourner en sens inverse des aiguilles d'une montre (d'); juste après l'arrêt l'illusion de tourner en sens inverse mais de moins en moins vite persiste un moment. C'est seulement après un certain temps que le sujet se sent de nouveau immobile.

d'adaptation semblables. On pense que l'adaptation, tout comme le mécanisme de compensation, a son siège quelque part dans le système nerveux central.

Il se produit une adaptation chaque fois que les stimulus d'équilibration ou d'orientation subissent des modifi-

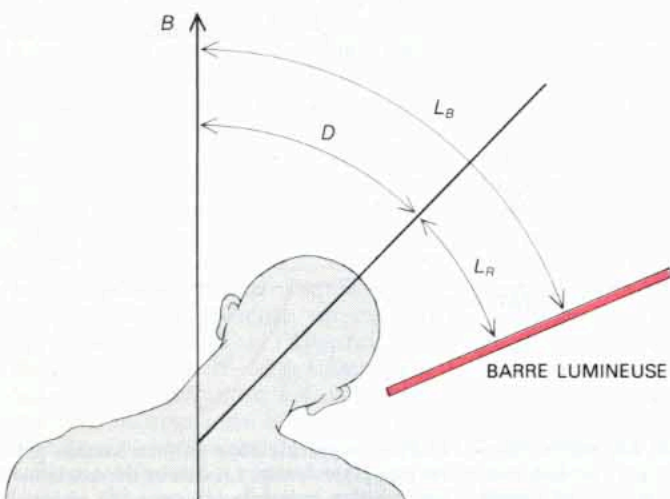
cations prolongées. Un dérèglement temporaire peut désorienter le sujet : c'est ce qui se passe lorsqu'on reçoit des messages contradictoires des récepteurs vestibulaires, visuels et somesthésiques. Par exemple, des sujets dont on a bandé les yeux peuvent être amenés à croire qu'ils sont immobiles

alors qu'ils sont en train de tourner ou bien croire qu'ils tournent dans un sens donné alors qu'en réalité ils tournent en sens inverse. Lorsqu'on leur enlève le bandeau, à la fin de l'expérience, les stimulus visuels l'emportent sur les signaux venant des canaux semi-circulaires et, après une courte

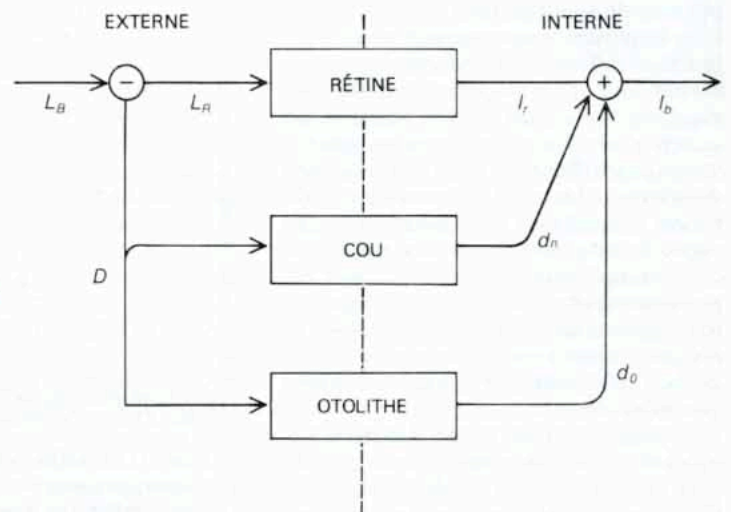


9. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL destiné à tester la capacité du sujet à aligner un trait lumineux avec l'axe de sa tête ou de son corps. Pour faire pivoter le trait lumineux, le sujet, à droite, manipule un levier; dans l'expérience réelle, le rideau que l'on voit au centre est

fermé et le sujet opère dans l'obscurité. L'expérience est effectuée dans deux positions : assise et couchée; la tête est soit dans le prolongement du corps, soit inclinée de 30 degrés à gauche ou à droite.



10. UN MODÈLE DE SYSTÈME DE CONTRÔLE BIOLOGIQUE permet de comprendre comment, dans l'une des expériences avec le trait lumineux, le sujet compense l'inclinaison de sa tête. On lui demande (dessin de gauche) d'estimer l'angle (L_B) que fait le trait lumineux avec l'axe de son corps (B). Lorsque l'on change l'équilibre et l'orientation du sujet en lui faisant pencher la tête sur le côté (D), l'orientation du trait sur la rétine (L_R) est modifiée. Pour évaluer L_B , le sujet doit additionner L_R et



D . Le schéma de droite représente le modèle du système de contrôle biologique : le trait lumineux est représenté par B et l'inclinaison de la tête par D . Les récepteurs otolithiques et cervicaux envoient des signaux nerveux qui indiquent le degré d'inclinaison (d_n , d_o). Ces signaux s'ajoutent à ceux produits par le trait lumineux sur la rétine (I_r) pour déclencher dans le système nerveux central une estimation de l'angle que fait le trait avec l'axe du corps (I_b).

période de confusion sensorielle, les sujets interprètent correctement le mouvement qu'on leur a fait subir. Cela montre bien la très grande rapidité de l'adaptation ou de ce que l'on pourrait appeler la suppression vestibulaire.

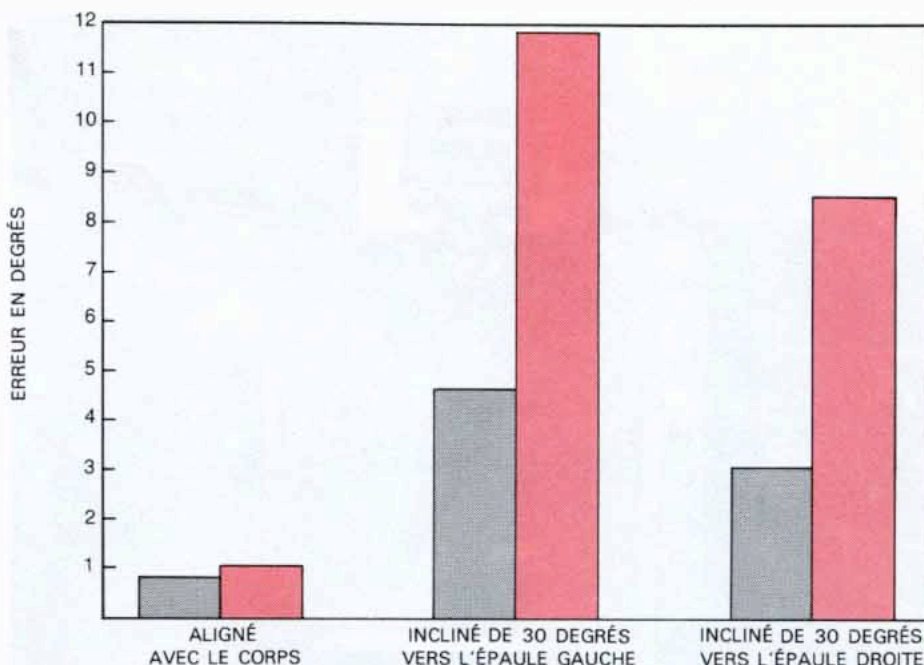
Les erreurs de perception

Dans ces expériences, les sujets sont placés sur une plateforme que l'on fait tourner jusqu'à ce qu'elle atteigne une certaine vitesse. On maintient cette vitesse constante pendant une ou deux minutes puis on la diminue graduellement jusqu'à l'arrêt où les sujets sont donc à nouveau immobiles. Au début du mouvement giratoire, les sujets sont capables d'indiquer correctement le sens de rotation. Après avoir tourné un moment à vitesse constante, ils n'ont plus conscience de ce mouvement de rotation. Puis, lorsque la vitesse angulaire décroît, ils se sentent tourner en sens inverse.

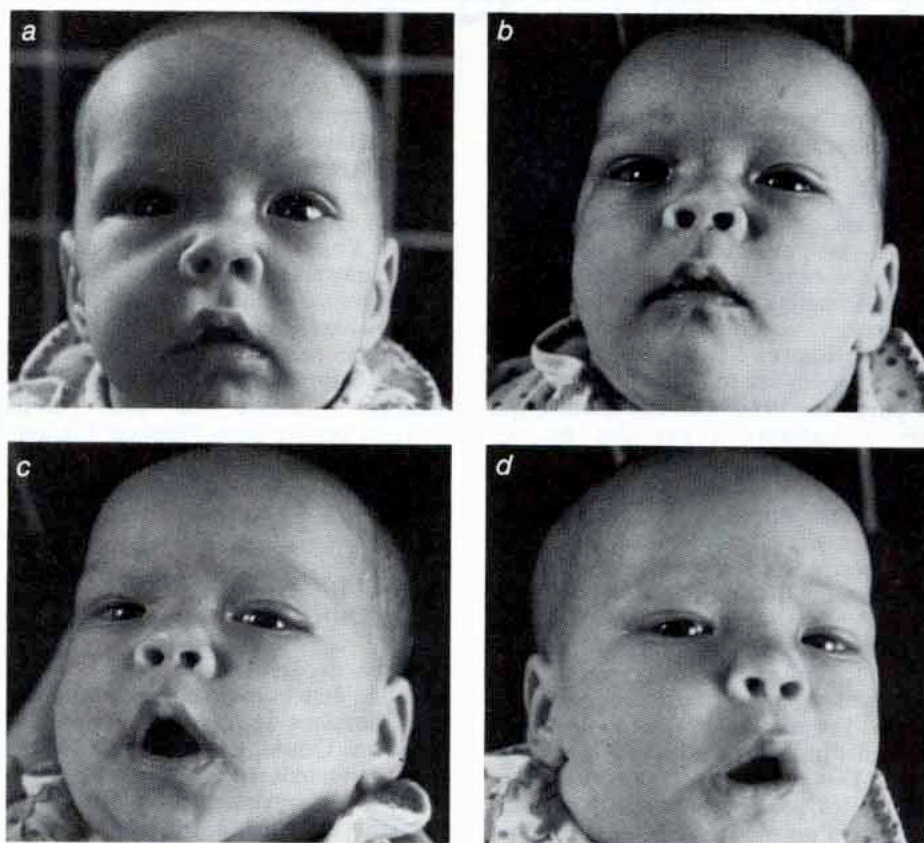
Ces erreurs de perception s'expliquent pas les propriétés physiologiques des canaux semi-circulaires : en effet, ces canaux réagissent à l'accélération angulaire et non à la vitesse angulaire et l'individu ne peut distinguer entre un déplacement à vitesse constante et l'absence de déplacement. Après une période de rotation à vitesse constante, les canaux semi-circulaires ne transmettent plus le message de la giration ; puisque une accélération dans le sens des aiguilles d'une montre produit la même sensation qu'une décélération dans le sens inverse, le sujet pense qu'il a cessé de tourner puis qu'il a recommencé à tourner dans l'autre sens. Les passagers d'un avion volant à travers les nuages perçoivent des illusions similaires. Comme l'avion se déplace à vitesse constante et qu'ils ne peuvent ni voir le sol ni percevoir une accélération, ils ont l'impression de rester immobiles.

L'apesanteur dans un laboratoire spatial en orbite devrait entraîner une déformation perceptive analogue à celle créée par les lunettes spéciales qui inversent les images. Prenons le cas d'un astronaute en vol spatial qui penche la tête de côté. Les informations visuelles et somesthésiques seront les mêmes que sur Terre et, quand il tourne la tête, les renseignements donnés par les canaux semi-circulaires seront également les mêmes. En l'absence de pesanteur cependant, les récepteurs otolithiques n'indiqueront pas qu'il y a eu inclinaison de la tête. Il y aura donc chez l'astronaute une déformation des messages fournis au système d'orientation spatiale.

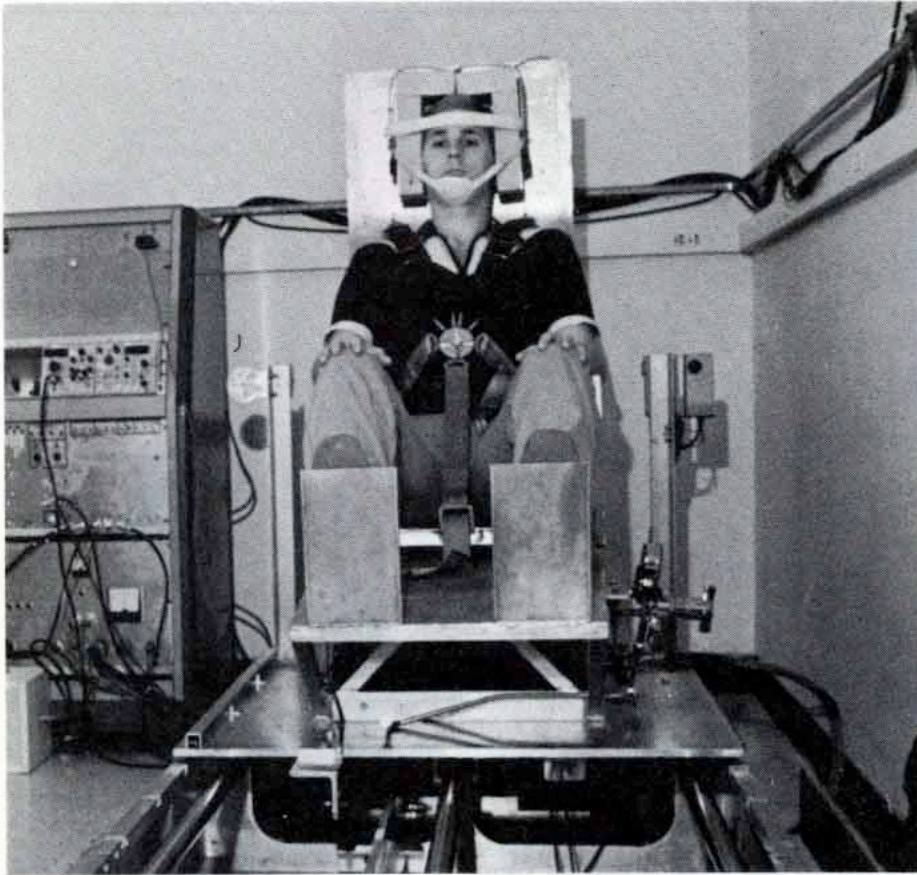
La réorganisation des stimulus en état d'apesanteur est d'un intérêt primordial pour l'étude du système vestibulaire; cette recherche va être réalisable grâce au programme Spacelab.



11. LA COMPENSATION INCOMPLETE d'un changement d'orientation est illustrée par cet histogramme construit à partir de l'expérience du trait lumineux. Lorsque la tête est dans l'axe du corps, la précision avec laquelle le sujet aligne le trait lumineux sur son corps est en moyenne d'un degré, qu'il soit debout (rectangle gris à gauche) ou couché (rectangle coloré à gauche). Si le sujet incline la tête, son orientation est perturbée et la précision est moins bonne. Quand il est assis, l'information qui lui vient à la fois des récepteurs otolithiques et cervicaux compense en partie l'effet de l'inclinaison de la tête pour l'évaluation de l'angle; la sous-évaluation de la compensation est alors inférieure à cinq degrés (rectangles gris au milieu et à droite); mais quand le sujet est couché, les récepteurs otolithiques ne signalent plus l'inclinaison car, par rapport à la pesanteur, chaque position est équivalente et la sous-évaluation peut aller jusqu'à 12 degrés d'angle (rectangles colorés au milieu et à droite).



12. LE RÉFLEXE DES « YEUX DE POUPÉE » chez le nouveau-né est la preuve d'une compensation vestibulaire pour tout changement d'orientation. Un nouveau-né tenu verticalement regarde droit devant lui (a). Quand on le penche en arrière (b), ses yeux roulent pour conserver leur orientation dans l'espace. Quand on incline lentement son corps vers la droite (c) ou vers la gauche (d), les globes oculaires se déplacent dans le sens opposé. Ces mouvements réflexes, principalement commandés par les récepteurs otolithiques, disparaissent progressivement au cours du mois qui suit la naissance; les récepteurs visuels prennent alors un rôle de plus en plus important dans la conservation de l'équilibre et de l'orientation.



13. UN TEL SIÈGE MOBILE sera utilisé dans le laboratoire Spacelab; ces modules orbitaux à usages multiples serviront à tester les facultés d'adaptation des astronautes en apesanteur. L'astronaute assis sur le siège mobile est déplacé d'avant en arrière et d'arrière en avant, et doit indiquer à l'aide du manche à balai le mouvement qu'il perçoit.

Les modules Spacelab récupérables resteront en orbite 7 à 21 jours avant d'être ramenés sur Terre par la navette spatiale. Après les premières missions, qui devraient avoir lieu en 1982, la plupart des vols Spacelab seront consacrés à un domaine scientifique particulier. Les recherches sur l'appareil vestibulaire feront partie des missions en Sciences de la Vie qui seront envoyées tous les 12 à 18 mois à partir de 1984. Ces recherches, qui seront entreprises par des équipes venues du monde entier, auront un double objectif : améliorer les connaissances sur l'appareil vestibulaire et aider, par là même, les médecins et les chercheurs à résoudre le problème concret du mal de l'espace.

En collaboration avec Millard Reschke et Jerry Homick du Centre Spatial Johnson, j'ai proposé une expérience pour évaluer comment varie la perception du mouvement quand l'individu s'adapte à l'apesanteur. Des astronautes auxquels on a bandé les yeux seront installés à l'intérieur d'un module Spacelab, sur un siège que l'on déplacera d'avant en arrière sur des rails. On leur demandera d'indiquer, à l'aide d'un manche à balai, comment ils perçoivent les mouvements auxquels ils sont soumis. L'un de nos modèles prévoit que les astronautes percevront d'abord ce mouvement comme parabolique, un

peu comme s'ils se balançaient sur une balançoire de jardin d'enfants (pour être tout à fait exact, la trajectoire de la balançoire est un arc de cercle). Après une période d'adaptation à l'apesanteur, ils vont corriger leur interprétation et percevoir un mouvement linéaire. Immédiatement après leur retour sur Terre, ils devraient percevoir ce même mouvement comme parabolique mais de courbure inverse de celle qu'ils avaient perçue dans l'espace. Un certain temps après l'atterrissage, le mouvement du siège mobile leur apparaîtra de nouveau linéaire.

L'adaptation aux changements de stimulus

Cette expérience illustrera la capacité de l'être humain à s'adapter à des modifications de ses informations sensorielles. Quand des sujets, dans leur environnement terrestre normal, subissent le mouvement accéléré de va-et-vient imprimé à un siège mobile glissant sur des rails, ils perçoivent une accélération horizontale mais n'ont généralement pas conscience de l'omniprésente accélération verticale de la pesanteur. En réalité ils sont soumis à la somme d'une accélération verticale constante et d'une accélération horizontale variable. En quelque

sorte, leur cerveau interprète les variations sinusoïdales de l'accélération comme un mouvement en ligne droite : la sensation de mouvement linéaire est une construction mentale.

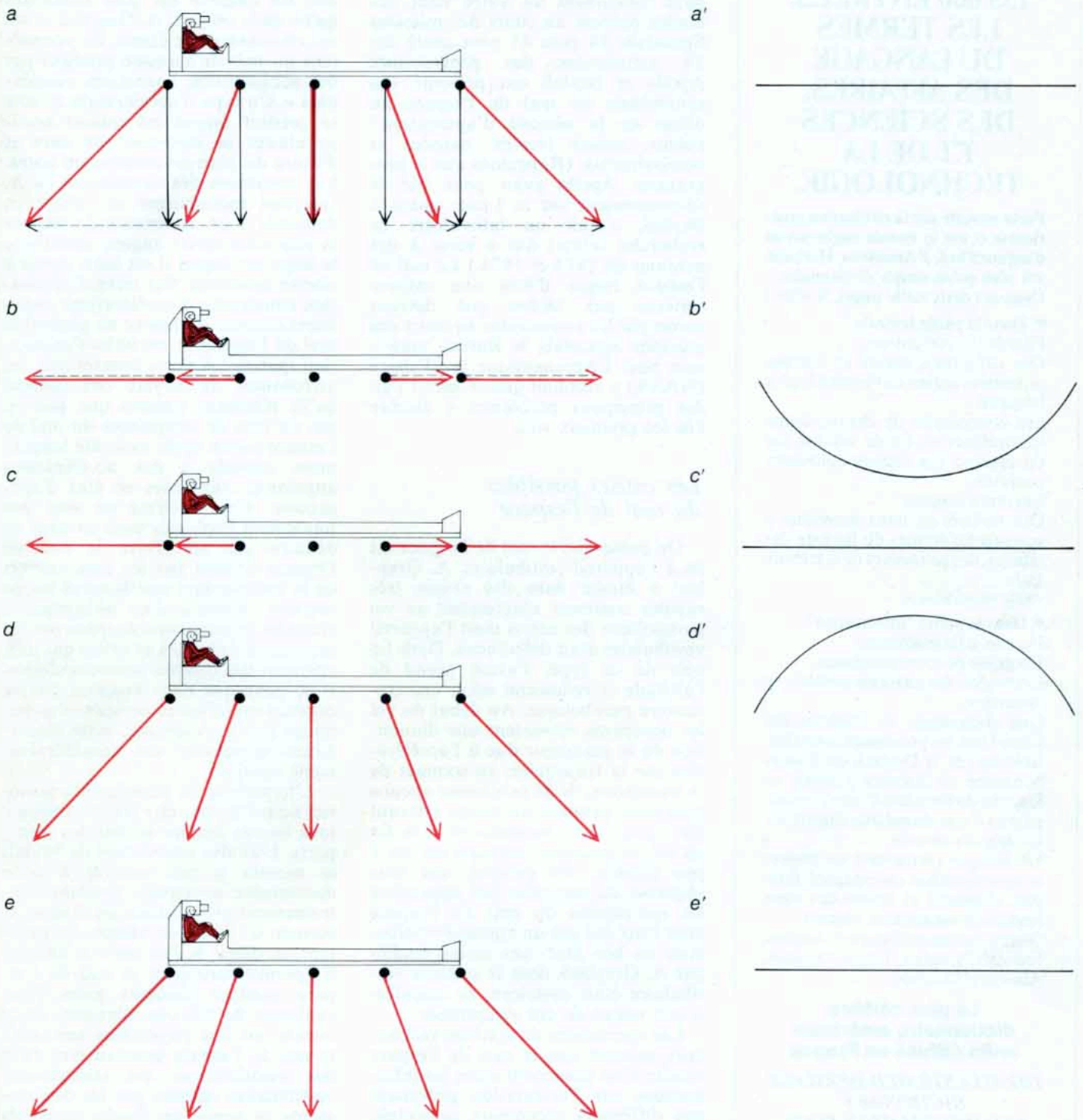
En apesanteur, le seul stimulus d'accélération envoyé aux récepteurs otolithiques des astronautes résulte du mouvement du siège; l'absence de pesanteur est ressentie par leur cerveau presque comme une force les tirant en sens inverse, ce qui engendre chez eux une sensation de déplacement sur une trajectoire parabolique. Une fois qu'ils sont habitués à l'apesanteur, le mouvement qu'on leur imprime va de nouveau leur apparaître linéaire car ils ne s'attendent plus à sentir la force qui les plaque sur le siège mobile. Sur terre, à leur retour, la pesanteur les tirera vers le bas, exerçant sur eux une force qui leur apparaîtra anormale et, jusqu'à ce que leur système nerveux se réadapte à l'environnement terrestre habituel, ils percevront leurs déplacements sur le siège comme une parabole dont la courbure est en sens inverse de celle qu'ils croyaient percevoir dans les conditions spatiales.

Nous prévoyons aussi d'examiner l'effet de l'apesanteur sur le système plurimodal qui compense le changement d'orientation. Le modèle de système-de-contrôle-biologique pour l'inclinaison de la tête, que nous avons déduit des expériences menées dans notre laboratoire avec le trait lumineux, laisse penser que la compensation visuelle dépend de signaux pondérés venant des récepteurs otolithiques et des récepteurs de la nuque lorsque le sujet est debout. Une étude effectuée par Ashton Graybiel, Jerry Homick et le regretté Earl Miller II de la Station aéronavale de Pensacola a montré que la capacité des astronautes de s'orienter par rapport à un trait lumineux n'est pas modifiée par l'apesanteur. Nous appuyant sur cette observation, M. Reschke, J. Homick et moi-même avons mis au point une expérience Spacelab destinée à évaluer l'importance relative des messages envoyés par les récepteurs de la nuque qui doivent compenser, en apesanteur, l'absence d'informations venant des otolithes.

Nous avons proposé que durant toute leur mission, les astronautes répètent, à des intervalles de 24 à 48 heures, les expériences avec le trait lumineux qui ont déjà été réalisées au laboratoire. Notre modèle prévoit que dans les conditions d'apesanteur, l'importance des signaux compensatoires originaires des récepteurs de la nuque va s'accroître et que les résultats obtenus (alignement de la baguette avec un axe du corps) s'amélioreront au fur et à mesure que les astronautes s'adapteront à une reconversion des stimulus d'orientation en l'absence des signaux venant des otolithes. Selon ce modèle, il se peut qu'à leur retour sur Terre les astronautes aient

ACCÉLÉRATION

PERCEPTION DU DÉPLACEMENT



14. UNE FAUSSE PERCEPTION DU MOUVEMENT résulte de l'absence de pesanteur. Dans cette expérience planifiée pour mettre en évidence la capacité d'adaptation de l'être humain à la déformation des messages sensoriels sous l'effet de l'apesanteur, le sujet est assis sur un siège animé d'un mouvement de va-et-vient. La colonne de gauche montre les accélérations auxquelles il est soumis en différents points de la portion de rails pendant les cinq étapes du vol. Le schéma du haut (a) montre l'accélération que subit le sujet avant le lancement; la même accélération agit aussi sur lui aux autres phases où il est au niveau du sol (d, e). L'accélération produite par le déplacement du siège mobile (flèche en pointillé) est plus grande à chaque extrémité de la portion de rails; à mi-course, le sujet ne subit aucune accélération horizontale. La pesanteur (flèche noire) exerce une poussée constante vers le bas, équivalente à la force qu'il faudrait pour accélérer un objet de 980 centimètres par seconde carré; la force de la pesanteur est donc la même en tous points de la portion de rails. L'accélération totale (flèche colorée) est la somme des accélérations

verticale et horizontale. Les sujets animés d'un mouvement de navette pendant qu'ils sont au sol, sont soumis à une accélération linéaire d'orientation et d'amplitude variable. Dans l'espace, en état d'apesanteur, ils ne subissent que l'accélération horizontale imprimée à leur siège (b, c). La colonne de droite montre, d'après les prévisions de l'auteur, comment un sujet doit percevoir les mouvements auxquels il est soumis pendant les cinq périodes du vol spatial définies plus haut. Avant le lancement, l'astronaute perçoit correctement que le mouvement est linéaire (a'). L'entrée dans un milieu sans pesanteur produit une sensation de déplacement sur une trajectoire parabolique (b'). Après adaptation à l'apesanteur, le mouvement apparaît de nouveau linéaire (c'). A l'atterrissage, l'astronaute a l'impression qu'il se déplace selon une parabole inverse de celle qu'il avait imaginée dans l'espace (d'). Enfin, après un certain temps à Terre, il perçoit de nouveau le va-et-vient linéaire (e'). Les modifications dans la perception du mouvement montrent la capacité d'adaptation du système nerveux central aux altérations des informations sensorielles.

**PLUS DE
155 000 ENTRÉES.
LES TERMES
DU LANGAGE
DES AFFAIRES,
DES SCIENCES
ET DE LA
TECHNOLOGIE.**

Porte ouverte sur la civilisation américaine et sur le monde anglo-saxon d'aujourd'hui, l'American Heritage est plus qu'un simple dictionnaire. Dans ses deux mille pages, il offre :

• **Dans la partie lexicale**

Plus de 155 000 entrées.

Des définitions claires et précises ordonnées autour de l'emploi le plus fréquent.

Les étymologies de chaque terme (complétées en fin de volume par un lexique des racines indo-européennes).

Les noms propres.

Des milliers de mots nouveaux y compris les termes du langage des affaires, des sciences et de la technologie.

4 000 illustrations.

• **Dans la partie "Information"**

Un précis de grammaire.

Un guide de correspondance.

Un recueil des citations célèbres en Amérique.

Une chronologie de l'histoire des États-Unis, les principaux textes historiques (de la Déclaration d'Indépendance au discours d'entrée en fonction du Président Carter), accompagnés d'une abondante illustration. Un atlas du monde.

Un lexique permettant de trouver le correspondant en espagnol, français, allemand et italien des mots anglais du vocabulaire courant.

Quatre lexiques (Espagnol/Anglais, Français/Anglais, Italien/Anglais, Allemand/Anglais).

**Le plus célèbre
dictionnaire américain
enfin diffusé en France**

**THE ILLUSTRATED HERITAGE
DICTIONARY
AND INFORMATION BOOK**
1 volume - 2 016 pages.



Demandez-le à votre libraire ou aux
Editions Belin
8, rue Férou - 75278 Paris Cedex 06
329-21-42

tendance à surcompenser dans l'accomplissement de cette tâche.

Les recherches sur le mal de l'espace constituent un autre volet des études prévues au cours des missions Spacelab; 14 (soit 41 pour cent) des 34 astronautes des programmes Apollo et Skylab ont présenté des symptômes du mal de l'espace au début de la période d'apesanteur: pâleur, sueurs froides, nausées et vomissements. (Rappelons que le programme Apollo avait pour but le débarquement sur la Lune; quant à Skylab, c'était un laboratoire de recherche orbital qui a servi à des missions en 1973 et 1974.) Le mal de l'espace risque d'être une entrave sérieuse aux tâches que devront accomplir les astronautes au cours des missions Spacelab; le Bureau américain pour l'Aéronautique et l'Espace (NASA) a reconnu que ce serait l'un des principaux problèmes à étudier dès les premiers vols.

*Les causes possibles
du mal de l'espace*

On pense que le mal de l'espace est lié à l'appareil vestibulaire. A. Graybiel a étudié dans des avions très rapides comment réagissaient au vol parabolique des sujets dont l'appareil vestibulaire était défectueux. Dans les vols de ce type, l'avion prend de l'altitude et redescend selon une trajectoire parabolique. Au début du vol les occupants ressentent une diminution de la pesanteur due à l'accélération sur la trajectoire; au sommet de la trajectoire, ils ne perçoivent aucune pesanteur pendant un temps pouvant aller jusqu'à 30 secondes et, à la fin du vol, la pesanteur normale est peu à peu rétablie. En général, une telle séquence de sensation fait apparaître les symptômes du mal de l'espace chez ceux qui ont un appareil vestibulaire en bon état. Les sujets étudiés par A. Graybiel, dont le système vestibulaire était détérioré, ne manifestaient aucun de ces symptômes.

Les spécialistes du système vestibulaire pensent que le mal de l'espace résulte d'un désaccord entre les informations sur l'orientation provenant des différents récepteurs sensoriels. Prenons l'exemple de quelqu'un qui est sur un bateau pendant une tempête; s'il reste dans sa cabine, ses sensations visuelles lui indiquent que son corps est immobile dans un environnement stable, qui ne subit aucune accélération. Mais comme le bateau est secoué par la tempête, les signaux envoyés par l'appareil vestibulaire sont en contradiction avec les informations visuelles et le mal de mer s'installe. Les perturbations sensorielles qui résultent de l'absence de pesanteur provoquent peut-être de telles discordances qui engendreraient le mal de l'espace.

Les expériences réalisées dans le

Skylab à l'aide d'un siège à rotation programmable, suggèrent que le rôle des récepteurs otolithiques dans le mal de l'espace est plus important qu'on ne le croyait. A. Graybiel et ses collaborateurs ont étudié les symptômes du mal de l'espace produits par des accélérations angulaires « combinées ». Ce type d'accélération croisée se produit quand les canaux semi-circulaires se déplacent de part et d'autre du plan de rotation du corps. Les conditions des expériences de A. Graybiel reproduisent cet effet: on demande à un astronaute de tourner la tête selon divers angles, tandis que le siège sur lequel il est assis pivote à vitesse constante. Sur terre, l'application simultanée d'accélérations angulaires croisées déclenche en général le mal de l'espace et perturbe l'orientation spatiale. A notre étonnement, les astronautes de Skylab ont indiqué qu'ils n'avaient ressenti que peu ou pas du tout de symptômes du mal de l'espace même après avoir été longuement exposés à des accélérations angulaires combinées en état d'apesanteur. Ces résultats ne sont pas totalement expliqués mais on peut en déduire que sur Terre le mal de l'espace produit par les mouvements de la tête pendant que le corps est en rotation, découle d'un antagonisme entre les informations données par les organes otolithiques et celles qui proviennent des canaux semi-circulaires. Il se peut que dans l'espace, où les organes otolithiques ne sont plus stimulés par la pesanteur, cette discordance sensorielle soit considérablement réduite.

L'hypothèse du dérèglement sensoriel ne suffit peut-être pas à expliquer tous les cas connus de mal des transports. L'un des astronautes de Skylab se montra si peu sensible à cette discordance sensorielle pendant l'entraînement préparatoire qu'il reçut le surnom d'Oreille de plomb. Et pourtant, au début de l'un des vols Skylab, il éprouva fortement le mal de l'espace pendant plusieurs jours. Pour expliquer de tels cas, plusieurs chercheurs ont fait l'hypothèse suivante: le mal de l'espace pourrait être dû à des modifications des stimulations vestibulaires causées par les déplacements en masse des fluides corporels lorsque l'astronaute pénètre dans un milieu sans pesanteur. En effet, en l'absence de pesanteur, les muscles des jambes ont tendance à faire refluer les liquides corporels vers le torse et la tête. Par conséquent, les astronautes ont tendance à avoir des « mollets de coq », le visage bouffi, une rhinite chronique et ils souffrent peut-être d'une altération de l'équilibre des liquides vestibulaires. Les expériences qui seront réalisées au cours des vols Spacelab apporteront peut-être, pour expliquer le mal de l'espace, des données confirmant l'hypothèse d'un déplacement des liquides corporels. ■