

# Physiologie de l'équilibre : des modèles génétiques aux conceptions cognitivistes

M. Lacour

**Résumé :** Préserver son équilibre en conditions statiques (posture debout érigée) ou dynamiques (locomotion) résulte d'un processus complexe mettant en jeu divers systèmes sensoriels (vision, proprioception musculoarticulaire, vestibulaire, extéroception cutanée plantaire) et structures nerveuses centrales (systèmes extrapyramidal et pyramidal). La fonction d'équilibration peut s'étudier en distinguant, d'une part, la contribution respective des trois grands référentiels spatiaux (allocentrique, égocentrique et géocentrique) et, d'autre part, les processus centraux d'anticipation et les stratégies sensorimotrices variables selon le contexte environnemental et les sujets eux-mêmes. L'équilibration est une activité référencée et source de références régie par des boucles réflexes rapides, nourries d'informations sensorielles d'assistance aux programmes moteurs. Ces boucles réflexes jouent un rôle majeur lors du développement ontogénétique et, chez l'adulte, dans des situations perturbantes ou inattendues. Les modèles génétiques reposent sur une organisation anatomophysiologique de la posture et de l'équilibre essentiellement pré-câblée, à la base de la régulation de ces fonctions. Une certaine flexibilité des comportements reste cependant possible en raison du caractère redondant et vicariant des référentiels spatiaux. L'existence d'anticipations posturales, survenant avant le mouvement et prédisant les conséquences biomécaniques de ce mouvement, ainsi que des stratégies d'adaptation aux contraintes extérieures dont le caractère idiosyncratique semble la règle, démontrent les limites du modèle génétique. Seule une représentation interne de la tâche posturale et/ou d'équilibration, prenant en compte les propriétés et caractéristiques de l'environnement, permet ces anticipations et adaptations. C'est toute la force des modèles cognitivistes, qui mettent l'accent sur ces propriétés essentielles de la régulation de la fonction d'équilibre. Ne pas considérer les seuls aspects sensorimoteurs comme responsables des déficits posturolocomoteurs est une implication majeure dans la rééducation des troubles de l'équilibre. Prendre en compte la composante cognitive et la charge attentionnelle présentes dans toutes les activités quotidiennes d'équilibration (double tâche) est indispensable.

© 2025 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés, y compris ceux relatifs à la fouille de textes et de données, à l'entraînement de l'intelligence artificielle et aux technologies similaires.

Note de l'éditeur : Elsevier adopte une position neutre en ce qui concerne les conflits territoriaux ou les revendications juridictionnelles dans les contenus qu'il publie, y compris dans les cartes et les affiliations institutionnelles.

**Mots-clés :** Équilibre ; Modèles génétiques ; Modèles cognitivistes ; Rééducation

## Plan

■ <b>Introduction</b>	1
■ <b>Régulation de la posture et de l'équilibre</b>	2
Un processus d'intégration multisensorielle	2
Une sélection de référentiels en fonction du contexte	2
Une sélection de référentiels en fonction de l'âge	2
■ <b>Modèles génétiques</b>	2
Des réseaux neuronaux précablés	3
Rôle déterminant du référentiel gravitaire	3
Des chaînes de réflexes au service de l'équilibration	3
Des effets perceptifs et posturaux	4
Une question non résolue : préférence ou dépendance visuelle ?	4
Des modèles génétiques plastiques	4

■ <b>Modèles cognitivistes</b>	46
Précurseurs	5
Représentation interne du corps dans l'espace	6
Rôle des processus attentionnels et de la tâche cognitive	7
■ <b>Implications pratiques en rééducation</b>	50

## ■ Introduction

La fonction d'équilibration assure le maintien de la station debout, au repos, ainsi qu'au cours de la marche, du saut, de la course, etc. Les structures nerveuses et les mécanismes neurophysiologiques de contrôle de la posture sont assez bien connus.

57 De même, les générateurs spinaux et les structures mésencéphaliques responsables de l'activité locomotrice ont été bien décrits, au moins chez des modèles animaux. Mais les structures et les mécanismes physiologiques permettant le maintien de la posture au cours de la locomotion restent encore assez mal élucidés, en particulier chez l'homme.

63 La compréhension de la complexité de la fonction d'équilibration nécessite une approche pluridisciplinaire combinant des données issues d'analyses cinématiques, électromyographiques, posturographiques, biomécaniques, psychophysiques, etc. Notre objectif se limite ici à une analyse plus conceptuelle, centrée sur les modèles génétiques et les conceptions cognitivistes qui rendent compte aujourd'hui de la régulation de l'équilibre postural.

## ■ Régulation de la posture et de l'équilibre

### Un processus d'intégration multisensorielle

70 Le maintien de l'équilibre, en conditions statiques comme en conditions dynamiques, résulte d'un contrôle multisensoriel et de processus nerveux centraux d'intégration et d'anticipation. Les mécanorécepteurs de la sole plantaire, les propriocepteurs musculoarticulaires, les gravicepteurs labyrinthiques et les données visuelles renseignent en permanence sur l'orientation du corps dans l'espace et permettent la stabilisation des différents segments corporels [1]. Ces deux variables – orientation et stabilisation corporelle – constituent les paramètres contrôlés par le système nerveux central à partir de l'intégration centrale des données sensorielles émanant des trois cadres de référence spatiaux : le référentiel égocentrique (l'axe Z céphalocaudal et le pied, support des segments articulés), le référentiel gravitaire (système vestibulaire et gravicepteurs abdominaux) et le référentiel allocentrique (visions centrale et périphérique). La perception de la verticalité, par exemple, et l'orientation posturale, dépendent de ces référentiels spatiaux qui, dans les conditions usuelles de la vie quotidienne, fournissent des informations covariantes [2].

71 La fusion dans le cortex de ces trois cadres de référence spatiaux est le fruit d'une construction ontogénétique fondée sur des processus d'apprentissage qui conduit à l'élaboration d'un modèle interne, ou représentation centrale du corps dans l'espace et de ses déplacements [3-5]. Ce modèle interne est susceptible de modifier les activités posturocinétiques requises pour le maintien de l'équilibre, notamment en anticipant des ajustements posturaux liés à la planification du mouvement et en prenant en compte le contexte environnemental.

### Une sélection de référentiels en fonction du contexte

100 La plage fonctionnelle des diverses modalités sensorielles impliquées dans la régulation posturale varie en fonction du contexte environnemental. La littérature montre le rôle prépondérant de la vision dans la plage des basses fréquences (< 0,2 Hz-0,5 Hz) et des faibles vitesses de défilement de l'environnement visuel (la stimulation optokinétique a une fréquence de coupure à 0,4 Hz), alors que la contribution du système vestibulaire est prépondérante dans la plage naturelle des déplacements de la tête (entre 0,5 Hz et 5-10 Hz) et que la proprioception musculaire intervient majoritairement aux fréquences élevées.

101 Le processus d'intégration sensorielle sous-tendant l'activité posturale obéit à un certain nombre de règles de base. L'intégration multisensorielle :

- 115 • est une sommation non linéaire des différentes entrées visuelle, somesthésique et vestibulaire qui prend en compte leur poids synaptique en fonction de la difficulté de la tâche posturale ;
- 116 • respecte le principe de l'efficacité inverse, c'est-à-dire que, lorsqu'une entrée sensorielle devient peu intense, faible, voire ambiguë, l'intégration des autres entrées sensorielles est augmentée selon ce principe d'efficacité inverse ou de repondération compensatoire. Et plus les informations sensorielles sont

faibles, plus leur combinaison augmente le gain de la réponse hétéromodalitaire ;

- 123 • intègre des signaux sensoriels qui se combinent proportionnellement à leur fiabilité calculée comme l'inverse de leur variance (modèle de vraisemblance maximale) ;
- 124 • prend en compte les configurations sensorielles attendues dans les différentes situations posturales de la vie quotidienne, c'est-à-dire qu'elle estime la probabilité d'un événement à partir de nos connaissances (*prior* = modèle interne) et de ce qui se produit réellement ou vraisemblablement (*likelihood* = l'effectif). La modélisation bayésienne représente aujourd'hui le meilleur modèle probabiliste graphique utilisé comme moyen de calculer des probabilités conditionnelles a posteriori. Les conceptions modernes de la régulation posturale mettent en avant ce rôle capital de la prédiction des configurations sensorielles attendues en fonction du contexte dans lequel elles se produisent.

### Une sélection de référentiels en fonction de l'âge

140 Les études conduites chez l'enfant montrent que la vision joue un rôle majeur au cours des phases précoces du développement posturolocomoteur. Vers 18 mois, un jeune enfant placé dans une pièce dont les parois s'inclinent lentement dans le plan frontal ne peut maintenir sa station debout et chute du côté de l'inclinaison de la salle. Au cours de son développement, il passe par des phases où les différentes modalités sensorielles présentent des pics de plus grande sensibilité, comme l'ont très bien démontré les travaux du groupe de Christine Assaiante, à Marseille [6].

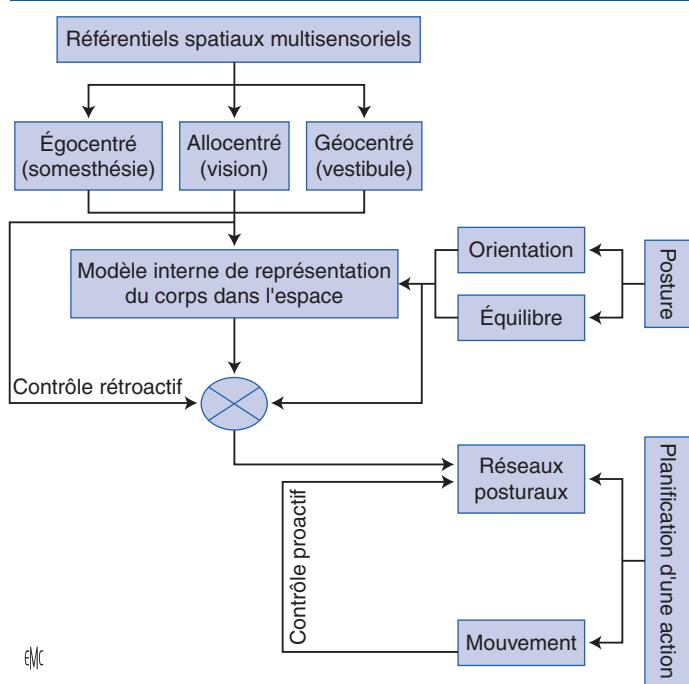
142 Le vieillissement du contrôle postural est un autre objet d'étude démontrant le rôle de ces différentes modalités sensorielles, de leur intégration centrale et des processus de repondération sensorielle selon le contexte. Une baisse de l'acuité visuelle, une réduction de la masse musculaire ou une presbyvestibulie sont autant de déficits liés à l'âge plus difficiles à compenser que la réduction des activités de la vie quotidienne. L'isolement social constitue un cercle vicieux exagérant ou amplifiant les désordres sensorimoteurs de la personne âgée. La dégradation du contrôle de la posture et de l'équilibre peut donc résulter de modifications des propriétés intrinsèques des systèmes sensorimoteurs (dégradations liées à leur vieillissement), de la réduction des propriétés neuronales d'intégration plurimodale due à l'âge ou à la charge attentionnelle (contrôle postural et activité cognitive concomitante), de la moindre efficience des effecteurs musculaires assurant le maintien de la posture (pathologie neuromusculaire, effet de non usage) ou encore de dysfonctionnements de structures nerveuses centrales impliquées dans les synergies posturales et l'exécution des plans moteurs (maladie de Parkinson).

143 Quatre grandes notions clés doivent toujours être présentes à l'esprit pour une bonne compréhension de la physiologie de l'équilibre. Elles sont illustrées dans le schéma synthétique de régulation centrale de la posture et de l'équilibre présenté sur la Figure 1 :

- 144 • la posture est une activité référencée (référentiels spatiaux) ;
- 145 • la posture est source de références (modèle interne) ;
- 146 • la posture est contrôlée par des mécanismes de rétroaction (feed-back ou boucle fermée) et de proaction (feed-forward ou boucle ouverte) associant activité posturale et mouvement ;
- 147 • le contrôle de la posture compare nos prédictions sensorielles avec la configuration sensorielle effective.

## ■ Modèles génétiques

148 La posture debout érigée est une tâche relativement simple qui repose sur un contrôle quasi automatique impliquant des structures nerveuses spinales et/ou sous-corticales [1]. Ces structures intègrent toutes les informations sensorielles multimodaliatires : visuelles, vestibulaires, proprioceptives et tactiles. En revanche, des tâches posturales plus difficiles, comme tenir debout sur un pied, nécessitent une plus grande contribution de structures



**Figure 1.** Schéma général de la régulation centrale de la posture et de l'équilibre.

corticales mises en jeu dans l'attention motrice et la représentation interne de la position du corps dans l'espace.

## Des réseaux neuronaux précâblés

Les modèles génétiques reposent sur l'existence de réseaux nerveux précâblés responsables de corrections et d'ajustements posturaux réalisés par voie réflexe. Ils remontent aux premières découvertes de Charles Scott Sherrington, physiologiste britannique – prix Nobel en 1932 pour ses recherches sur le système nerveux – et résultent ensuite des travaux de l'école sherringtonienne, qui a fourni jusqu'à la moitié du xx<sup>e</sup> siècle les premières bases neurophysiologiques explicatives de la régulation posturale et des mécanismes de maintien de l'équilibre.

Avec Flourens et ses travaux expérimentaux sur les animaux vertébrés, pour ce qui concerne les avancées en recherche fondamentale, et Thomas et ses observations princeps, en ce qui concerne la clinique humaine, a été mise en avant la contribution majeure du système extrapyramidal dans le contrôle de la posture et de l'équilibre. Ce système est constitué des faisceaux vestibulospinaux et réticulospinaux, issus respectivement des noyaux vestibulaires et de la formation réticulée du tronc cérébral, qui se distribuent à tous les étages médullaires. Ces voies participent de façon majeure à l'entretien du tonus postural, en exerçant un bombardement tonigène permanent, excitateur des motoneurones alpha et gamma des muscles antigravitaire (extenseurs de la cheville, muscles de l'axe) et inhibiteur des motoneurones alpha et gamma des muscles antagonistes. Le tonus postural permet la station debout érigée, caractéristique de l'homme, adaptée en permanence aux contraintes terrestres, et notamment du vecteur gravitaire.

De nombreuses structures sous-corticales et corticales participent à la régulation de la posture et de l'équilibre [7]. En dehors des noyaux vestibulaires et de la formation réticulée, le cortex moteur et ses liaisons avec l'aire prémotrice, l'aire motrice supplémentaire, l'aire kinesthésique 5 et l'aire visuelle 7 constituent des acteurs importants de la régulation posturale. Le rôle ducerveaulet et des ganglions de la base doit également être souligné. Une lésion unilatérale du pallidum interne chez l'animal entraîne une asymétrie posturale importante et, chez l'homme, une lésion bilatérale de cette structure entraîne la perte des réflexes posturaux. La destruction du noyau pédonculopontin conduit aussi à des déviations posturales. Une instabilité posturale dans le sens

antéropostérieur s'observe chez le patient parkinsonien. Cependant, des circuits neuronaux distincts sembleraient responsables de l'instabilité posturale et des déficits de locomotion. Les ganglions de la base seraient responsables de l'exécution automatique de schémas moteurs appris et permettraient de changer de plan moteur en fonction du contexte [8].

## Rôle déterminant du référentiel gravitaire

L'homme flottant en microgravité adopte une posture fléchie, reflet de l'absence d'influences labyrinthiques tonigènes sur la musculature antigravitaire et de la désinhibition des muscles fléchisseurs. Mais le contact de la sole plantaire avec une surface pleine et stable lui permet de rétablir une posture érigée normale, par des vicariances cutanées plantaires permises par l'organisation multisensorielle du contrôle postural. La microgravité crée une déafférentation otolithique et une modification drastique de la mesure des forces gravito-inertielles par les cellules sensorielles ciliées de type I et II au niveau des macules utriculaires et sacculaires. En effet, la masse des otoconies (cristaux de carbonate de calcium) surplombant la couche gélatineuse dans laquelle les stéréocils et kinocilia sont imbriqués ne change pas, du moins au début d'un vol orbital, mais elle n'a plus de poids. L'absence de gravité associée à l'absence de déplacement de la masse des otoconies au cours des mouvements de la tête (inclinaisons ou translations) entraîne une perte totale du codage des forces gravito-inertielles par ces cellules sensorielles otolithiques. La détermination du « haut » et du « bas » dans une capsule spatiale n'a aucun sens en microgravité, mais elle est rendue possible pour les activités quotidiennes des spationautes grâce à deux stratégies différentes : soit en utilisant la vision (référentiel allocentré) donnant la vision du bas (le sol) et du haut (le plafond), soit les yeux fermés par les afférences somesthésiques plantaires (référentiel égocentré) obtenues lorsque les spationautes ont un support stable.

Des observations réalisées chez des animaux élevés depuis leur naissance en hypergravité montrent aussi des adaptations sensorimotrices et comportementales. La réaction de retournement à l'air d'un raton né et maintenu en milieu hypergravitaire à 2 G (deux fois la gravité terrestre, produite dans une centrifugeuse) n'est possible que si la hauteur de chute est doublée comparativement à un animal élevé en normogravité. Cette adaptation comportementale est due à une modification de la sensibilité des récepteurs vestibulaires otolithiques qui se sont adaptés au doublement de la force du vecteur gravitaire [9, 10].

Des asymétries posturales de la tête et du tronc, des déséquilibres et chutes du côté lésé ont été décrits après lésion vestibulaire unilatérale, tant chez l'animal qu'en pathologie vestibulaire [1]. Ces désordres posturocinétiques résultent des asymétries du tonus postural consécutivement au déficit vestibulaire [11, 12].

## Des chaînes de réflexes au service de l'équilibration

Les réflexes d'origine labyrinthique ou musculaire, à courte latence, permettent des ajustements automatiques rapides (éviter la chute, se protéger, etc.). Par exemple, lorsque l'on monte des marches d'escalier et que le pied bute sur une marche, la chute est évitée grâce à l'intervention du réflexe myotatique direct en provenance des fuseaux neuromusculaires des muscles de la jambe, qui boucle au niveau spinal et produit par voie réflexe la correction indispensable. De même, la décélération brutale d'une voiture produit chez le passager une réaction réflexe d'extension des membres supérieurs à visée protectrice. Des chaînes de réflexes plus complexes sont mises en jeu lors de mouvements et déplacements de segments corporels ou du corps dans son entier. L'antagonisme des réflexes du cou et des réflexes labyrinthiques, observé tant chez l'animal que chez le jeune enfant, illustre cette notion de chaînes de réflexes coordonnés au service du maintien de l'équilibre. De même, des synergies axiales assurent la stabilité du centre de gravité lors de mouvements du tronc. Enfin, la réaction de redressement d'un animal lâché d'une certaine hauteur en position de supination, dos vers le sol et pattes en l'air,

232	
233	
234	
235	
236	
237	
238	
239	
240	
241	
242	
243	
244	
245	
246	
247	
248	
249	
250	
251	
252	
253	
254	
255	
256	
257	
258	
259	
260	
261	
262	
263	
264	
265	
266	
267	
268	
269	
270	
271	
272	
273	
274	
275	
276	
277	
278	
279	
280	
281	
282	
283	
284	
285	
286	
287	
288	
289	
290	
291	
292	
293	
294	
295	
296	
297	
298	
299	

témoigne de la réalité et de la fonctionnalité de ces modèles génétiques. La détection de la variation d'accélération par le système labyrinthique périphérique induit le repositionnement de la tête sur l'horizon ; la rotation du cou qui s'ensuit est à l'origine du retournement du train antérieur par des réflexes d'origine proprioceptrice musculoarticulaire ; le retournement du train antérieur entraîne la rotation du train postérieur ; puis la vision intervient en dernier lieu pour préparer l'atterrissement, par une évaluation visuelle de la distance au sol. Les changements du seuil de détection de l'accélération gravitaire observés chez des rats nés et élevés en hypergravité (cf. ci-dessus) et le retard induit dans la production de cette chaîne réflexe témoignent du rôle déterminant de l'invariant gravitaire terrestre dans ces modèles génétiques.

## Des effets perceptifs et posturaux

L'information visuelle de mouvement captée par la rétine périphérique est à l'origine de sensation de déplacement propre du sujet et de réajustements posturaux compensatoires. Un sujet placé devant un pattern visuel en rotation horaire à 40°/s (stimulation optocinétique) ressent une vection circulaire de sens opposé (illusion de déplacement du corps en direction anti-horaire), qui induit un réajustement postural compensatoire du corps de même direction que la stimulation visuelle, dans le but de garder constante l'orientation du corps dans l'espace. L'effet perceptif (vection) et l'effet moteur (posture) sont de sens opposé, phénomène que l'on retrouve avec la stimulation d'autres modalités sensorielles intervenant dans le contrôle postural.

L'analyse du rôle de la proprioception musculaire dans le contrôle de la posture érigée a bien été mise en évidence avec la méthode de la vibration mécanique des muscles de la cheville chez le sujet debout. Appliquée aux muscles tibialis, elle entraîne une chute du sujet vers l'avant, alors qu'appliquée sur les tendons d'Achille elle produit une chute vers l'arrière [13, 14]. La chute vers l'arrière, par exemple, a été interprétée comme une contraction des muscles gastrocnémiens en réponse à une illusion d'allongement des muscles évoquée par la vibration [15]. Cette interprétation neurophysiologique est sous-tendue par des enregistrements microneuronographiques réalisés chez l'homme lors de telles vibrations musculaires. Des observations réalisées en apesanteur ont cependant suggéré une action de modulation des représentations internes impliquées dans le contrôle de la posture [16], hypothèse d'autant plus plausible que la vibration mécanique musculaire change la perception de la verticalité [17].

La contribution des afférences sensorielles plantaires, originaire en particulier des mécanorécepteurs de la sole plantaire et des barorécepteurs podaux, a été analysée récemment [18]. Le sujet debout sur mousse posée au sol devient plus instable que sur sol dur. Des pathologies affectant ces afférences podales ont des répercussions sur la posture [19]. En association avec les afférences musculaires des muscles de la cheville, les afférences de la sole plantaire contribuent à la régulation de la posture érigée [20]. La vibration des récepteurs plantaires induit en effet des modifications posturales orientées en fonction de la localisation (avant/arrière ; gauche/droite) de la vibration [21]. La baropodométrie, qui fournit une cartographie des pressions exercées par tous les points de la sole plantaire, est une technique permettant de mettre en évidence des asymétries de répartition des forces de pression sous chaque pied. Elle est utile dans la pratique podologique en association avec une analyse posturographique intelligemment quantifiée [22]. La recherche des paramètres posturologiques les plus pertinents est essentielle. C'est ainsi que la transformée de Fourier rapide mais surtout l'analyse par décomposition en ondelettes du signal stabilométrique procurent des données intéressantes en comparaison de la surface ou de la longueur du stabilogramme [23].

## Une question non résolue : préférence ou dépendance visuelle ?

Le rôle de la vision dans le contrôle postural est connu depuis fort longtemps, et il y a un consensus pour considérer que sa plage de fonctionnement est limitée aux basses fréquences/basses

vitesse de déplacement du sujet ou de son environnement visuel. L'estimation du poids de la vision reste cependant encore sujette à caution. Il peut s'agir d'une préférence visuelle, c'est-à-dire de la sélection de cette modalité comme source informationnelle la plus fiable (danseurs professionnels, par exemple), ou d'une dépendance visuelle, c'est-à-dire d'un poids accru de la vision qui crée un handicap dans la réalisation des activités quotidiennes. Cette question a son importance, notamment pour la rééducation de patients sujets à des vertiges et/ou instabilités en présence d'environnements visuels mobiles (rues animées, grandes surfaces).

Les études en posturographie statique (plate-forme stable) utilisent la comparaison yeux ouverts (YO) contre yeux fermés (YF) pour mesurer la contribution visuelle. C'est le quotient de Romberg (QR), évalué par la formule :

$$QR = \frac{YF}{YO} \times 100.$$

Ce mode de calcul n'est pas le meilleur, car il s'établit sur une échelle totalement asymétrique allant de 0 à + infini, avec la valeur 100 représentant une absence de différence entre YF et YO, les valeurs supérieures à 100 une dépendance visuelle, et inversement pour les valeurs inférieures à 100. Une évaluation plus correcte consiste à symétriser l'échelle de mesure avec un QR ainsi calculé :

$$QR = \frac{YF - YO}{YF + YO} \times 100,$$

dans lequel la valeur zéro représente l'absence de différences entre YF et YO, de 0 à + infini une préférence/dépendance visuelle, et de 0 à - l'infiniti une indépendance visuelle au champ visuel.

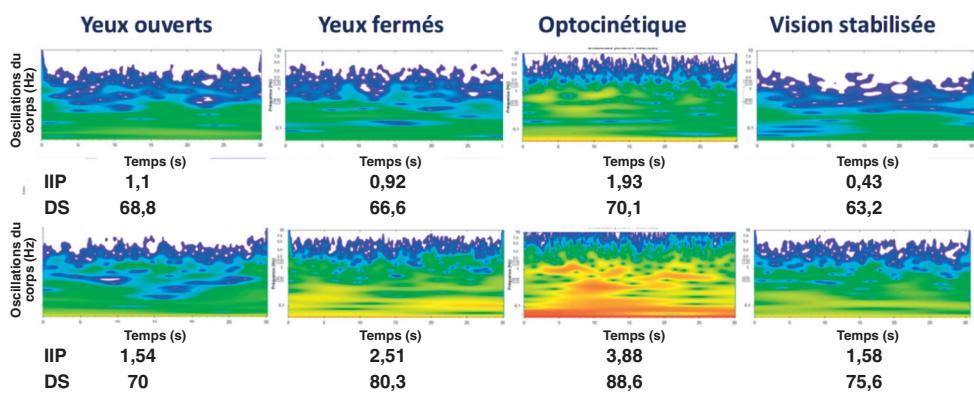
Les études en posturographie dynamique utilisent un mode de calcul complètement différent fondé sur la comparaison YO sur support stable et YF sur support instable, alors que le QR de la posturographie statique est utilisé, cette fois, comme mesure d'évaluation du poids de l'entrée somesthésique. La méthode d'évaluation du poids de l'entrée visuelle est également différente : soit on augmente le flux visuel (stimulation optocinétique) ou on le supprime (vision stabilisée sous masque), solution proposée sur plate-forme statique, soit on asservit la vision par un défilement du champ visuel de même amplitude, de même direction et de même vitesse que le déplacement du centre des pressions (conflit intersensoriel) comme cela est proposé sur plate-forme dynamique.

Les paramètres posturographiques utilisés pour évaluer le poids visuel sont également différents selon les protocoles et les plates-formes : longueur et surface du stabilogramme sont moins sensibles que les analyses non linéaires du signal fondées sur la décomposition en ondelettes, l'analyse fractale ou l'analyse de diffusion. La Figure 2 illustre les enregistrements posturographiques réalisés sur support stable dans différents contextes visuels (yeux ouverts, yeux fermés, stimulation optocinétique et vision stabilisée) chez deux sujets sains, l'un dont la posture n'est pas affectée par les conditions visuelles (Fig. 1A), l'autre présentant des modifications plus importantes en fonction du contexte visuel (Fig. 1B).

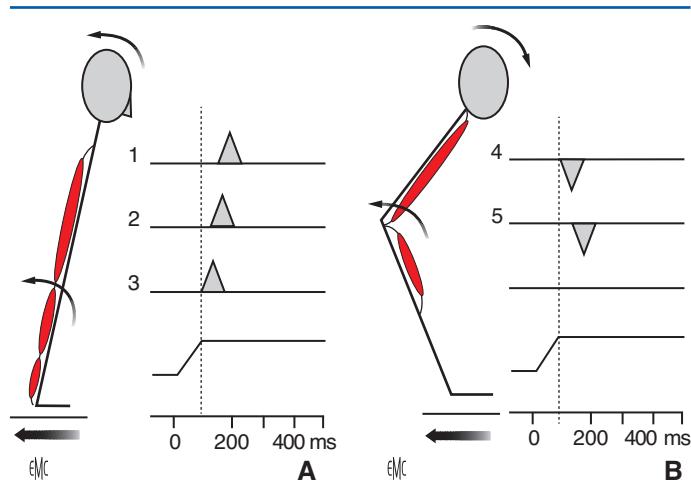
La modélisation mathématique fondée sur la logique floue et utilisant les différents paramètres posturographiques recueillis dans différents contextes visuels devrait fournir les éléments de réponse pour trancher cette notion de préférence/dépendance visuelle.

## Des modèles génétiques plastiques

En dépit du caractère précâblé de l'organisation anatomo physiologique de la posture et de l'équilibre, les modèles génétiques qui en sont à la base ne sont pas rigides. Des degrés de liberté sont permis par une certaine redondance informationnelle des référentiels spatiaux du contrôle postural. Cette redondance est à l'origine d'une assez bonne stabilité de la performance posturale et d'équilibration, même à un âge avancé. En effet, un système sensoriel défaillant peut être suppléé par une autre catégorie d'informations, et une synergie musculaire de rattrapage de l'équilibre (stratégie de cheville chez un sujet jeune) peut être remplacée par une synergie spatiotemporelle différente d'activation d'autres groupes musculaires (stratégie de hanche chez la personne âgée) (Fig. 3). Ce dernier exemple démontre que la



**Figure 2.** Poids différent de l'information visuelle dans le contrôle postural chez deux sujets jeunes. L'analyse en ondelettes (PosturoPro<sup>®</sup>, Framiral, Cannes) fournit une image tridimensionnelle des déplacements du centre de pression, avec le temps en abscisse, la fréquence des oscillations du corps en ordonnée, et un code couleur représentant l'énergie dépensée pour le contrôle de la posture (couleurs froides : faible dépense énergétique ; couleurs chaudes : forte dépense énergétique). Le logiciel calcule un indice d'instabilité posturale (IIP) et la dépense énergétique (densité spectrale : DS). Les tests effectués dans les quatre conditions visuelles (yeux ouverts, yeux fermés, stimulation optokinétique et vision stabilisée) ne montrent pas de changements significatifs chez le sujet A (jeune femme de 35 ans : non dépendante visuelle ?) et des modifications significatives des paramètres posturographiques chez le sujet B (jeune femme de 34 ans : dépendante visuelle ?).



**Figure 3.** Les deux types de stratégie de maintien de l'équilibre en fonction de l'âge. Le sujet doit maintenir son équilibre sur une plate-forme de forces qui se déplace soudainement vers l'arrière (d'après [21]). 1. Gastrocnémiens ; 2. hamstrings ; 3. paraspinaux ; 4. abdominaux ; 5. quadriceps.

**A.** Stratégie de la cheville. Chez un sujet jeune, la stratégie d'équilibrage observée est celle de la cheville, avec une activation *bottom-up* (de bas en haut) de divers groupes musculaires (1 à 3).

**B.** Stratégie de hanche. Chez un sujet âgé, la stratégie est totalement différente. Il s'agit d'une stratégie de hanche activant d'autres groupes musculaires (4, 5) dans un processus *top-down* (de haut en bas).

visuels de verticalité, d'autres sur des afférences somesthésiques émanant de l'axe longitudinal du corps ou axe Z [25]. En normogravité, sur Terre, les afférences sensorielles disponibles pour le contrôle de la posture sont largement redondantes et peuvent donc être toutes utilisées efficacement. Certains auteurs ont même établi l'existence d'interactions complexes entre la contribution des afférences sensorielles au contrôle postural et la typologie perceptive des sujets. Utilisant une approche différentielle, il a été montré que des sujets visuodépendants sur le plan perceptif (*road and frame test* ou épreuve du cadre et de la baguette) étaient également visuodépendants sur le plan postural, puisqu'ils adoptent une posture inclinée face à un environnement visuel incliné [26, 27]. En revanche, des sujets non dépendants de la vision restent parfaitement droits, c'est-à-dire alignés sur le vecteur gravitaire, face à un environnement visuel incliné. Le style cognitif des sujets indique que la performance posturale peut être réalisée par des séquences d'opérations différentes, en fonction de la variabilité interindividuelle. Toutes ces opérations font partie du répertoire opérationnel des sujets, mais le contexte, la préférence sensorielle et la représentation centrale de la tâche vont orienter différemment la stratégie utilisée par chaque sujet. Des effets liés au genre sont également rapportés : les femmes sont, en moyenne, plus visuodépendantes que les hommes. De même, des effets en rapport avec la pratique sportive ont été notés : les danseurs de ballet sont très visuels en comparaison des judokas [28], qui s'appuient plus sur des informations somesthésiques et proprioceptives.

L'ensemble de ces dernières observations indique que la régulation de l'équilibre suppose l'existence d'autres modèles explicatifs que ceux fondés sur une conception génétique stricto sensu reposant sur des circuits nerveux rigides précâblés.

## ■ Modèles cognitivistes

### Précurseurs

La conception sherringtonienne de la régulation de la posture et de l'équilibre, toujours valide, reste donc insuffisante. Elle peut difficilement rendre compte du choix de différentes stratégies d'équilibrage en fonction du contexte environnemental et encore moins d'effets anticipateurs rencontrés dans la planification de nos actions quotidiennes, dans lesquelles un couplage étroit entre posture et mouvement est requis. Anticipations et stratégies vicariantes dépendantes du contexte supposent une représentation centrale de la performance posturale à réaliser, ainsi que la prise en compte des conséquences posturales attendues de la réalisation d'une action [29, 30].

L'exemple du garçon de café illustre parfaitement l'existence d'ajustements posturaux anticipés. Le plateau du garçon de café reste stable et horizontal en dépit du délestage qu'il effectue en

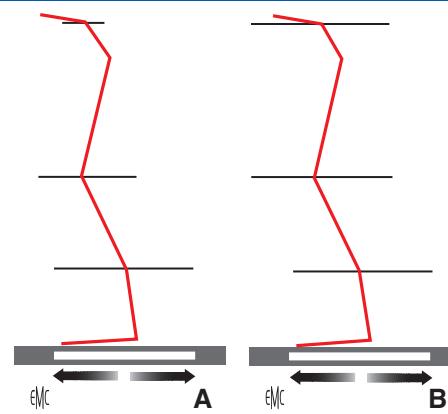
prise en compte des conséquences d'une chute chez une personne âgée est susceptible de modifier drastiquement les réactions posturales d'équilibration, de même qu'un changement du contexte environnemental chez un sujet jeune placé dans des conditions d'équilibration facile (plate-forme placée au sol) ou plus difficile en apparence (plate-forme disposée en hauteur) modifie la stratégie d'équilibration.

Cette vicariance des référentiels spatiaux impliqués dans la régulation posturale permet de comprendre que le contrôle de l'orientation posturale chez un sujet donné peut se faire avec la même précision, avec ou sans vision. Des résultats obtenus en microgravité indiquent même que le contact entre les pieds du sujet et la cabine de l'avion est suffisant pour fournir des informations sur l'orientation du corps par rapport au référentiel de l'avion [24]. Mais une forte variabilité interindividuelle est notée, suggérant que le poids des informations sensorielles utilisées pour contrôler l'orientation du corps dans l'espace peut varier d'un sujet à l'autre. Certains s'appuient sur des indices

455  
456  
457  
458  
459  
460  
461  
462  
463  
464  
465  
466  
467  
468  
469  
470  
471  
472  
473  
474  
475  
476  
477  
478  
479  
480  
481  
482  
483  
484

## “ Point important

Le contrôle de la posture et de l'équilibre repose sur l'intégration centrale d'informations hétéromodalitaires issues des trois grands référentiels spatiaux allocentrique (vision), égocentrique (somesthésie) et géocentrique (vestibule). Ces données sensorielles sont à l'origine de boucles de rétroaction rapides (proprioception musculoarticulaire, afférences cutanées plantaires) ou plus lentes (vision) qui permettent de contrôler continuellement l'équilibre postural statique (station debout érigée) et dynamique (au cours de la locomotion, par exemple). Le contrôle postural d'un individu jeune, dans des situations de la vie courante, s'effectue de façon quasi automatique au moyen de circuits nerveux précablés. Cependant, cette base génétique commune de la fonction d'équilibration ne conduit pas qu'à des comportements posturaux stéréotypés et figés. Le contrôle postural est sujet à de grandes variations inter-individuelles se traduisant par la présence de préférences sensorielles (individus visuodépendants ou non) et de stratégies d'équilibration différentes.



**Figure 4.** Deux stratégies d'équilibration en fonction du contexte environnemental. La tâche posturale consiste à maintenir l'équilibre sur une plate-forme animée de déplacements sinusoïdaux à 0,5 Hz dans la direction antéropostérieure. La plate-forme est soit disposée au sol, soit placée en hauteur, à 80 cm du sol. Des marqueurs placés sur la tête et les segments corporels des sujets permettent de mesurer leurs déplacements dans un espace tridimensionnel (système d'analyse du mouvement Coda-motion) (d'après [24]).

**A.** Tâche posturale au sol (yeux ouverts), stabilisation de la tête dans l'espace. Les sujets maintiennent leur équilibre en stabilisant la tête dans l'espace : la grandeur des traits noirs montre une amplitude de déplacement des genoux égale à celle du support, tandis que la tête se déplace beaucoup moins.

**B.** Tâche posturale en hauteur (yeux fermés), stabilisation de la tête sur le tronc. La tête se déplace avec la même amplitude que les genoux et les hanches, ce qui traduit un comportement de rigidification de l'ensemble du corps.

servant ses clients ; mais il perd cette stabilité, et le plateau se déplace inéluctablement vers le haut si un individu extérieur le déleste d'une charge, sans qu'il le sache. De même, la réaction d'équilibration d'un sujet sur une plate-forme mobile se déplaçant soudainement d'avant en arrière est totalement différente selon que la plate-forme est disposée au sol ou en hauteur. La peur de tomber, suscitée par une tâche d'équilibration en hauteur, modifie la représentation interne de la tâche (risque de chute) et induit un changement de stratégie d'équilibration [31]. C'est ainsi que l'on passe d'une stratégie de stabilisation de la tête dans l'espace, si l'expérience est réalisée au sol, à une stratégie de stabilisation de la tête sur le tronc lorsque le sujet accomplit la même tâche posturale en hauteur (Fig. 4).

Les modèles cognitivistes sont représentés dans la littérature moderne par les conceptions de l'école soviétique de Gurfinkel, de l'école française de Massion et de l'école allemande aujourd'hui conduite par Mergner. Le modèle de Gurfinkel [32] repose sur l'existence d'un schéma corporel, construction ontogénétique reposant sur des processus d'apprentissage. La conception de Massion [16] est celle d'un modèle interne incorporant la géométrie des segments corporels, le contrôle du centre de masse et fonctionnant en modes rétro- et proactif dans le cadre d'un couplage étroit posture-mouvement. Une conception également fondée sur des processus exploratoires, en boucle ouverte, et exécutifs, en boucle fermée, mais de type modélisation statistique, a été fournie par Collins et De Luca [33]. Selon Ohlmann et Luyat [34], un répertoire de stratégies vicariantes idiosyncrasiques sous-tendrait cette représentation interne de la posture défendue par Massion [4], et par Mergner et Rosemeier [5]. Cette conception aujourd'hui universellement admise autoriserait une grande flexibilité comportementale, nécessaire pour répondre de façon optimale aux exigences des diverses situations écologiques rencontrées [2, 35]. Et elle place l'activité posturale au cœur de la cognition spatiale.

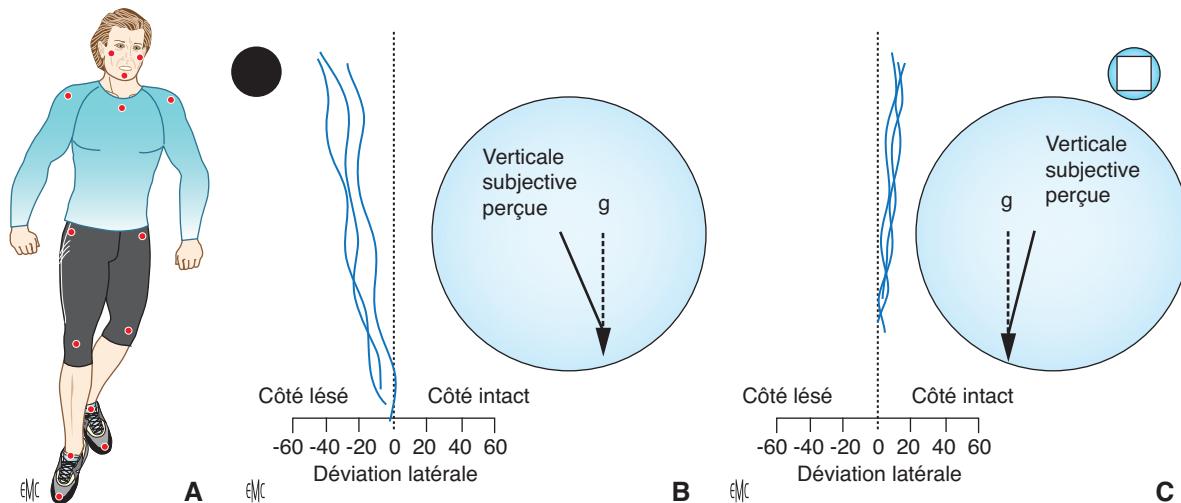
## Représentation interne du corps dans l'espace

Les méthodes d'investigation modernes fondées sur l'électroencéphalographie [36], la magnétoencéphalographie [37] et l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique [38], ainsi que le recours à la pathologie humaine, en particulier les patients cérébraux lésés [39] ont permis de préciser les structures nerveuses impliquées dans la production des ajustements posturaux

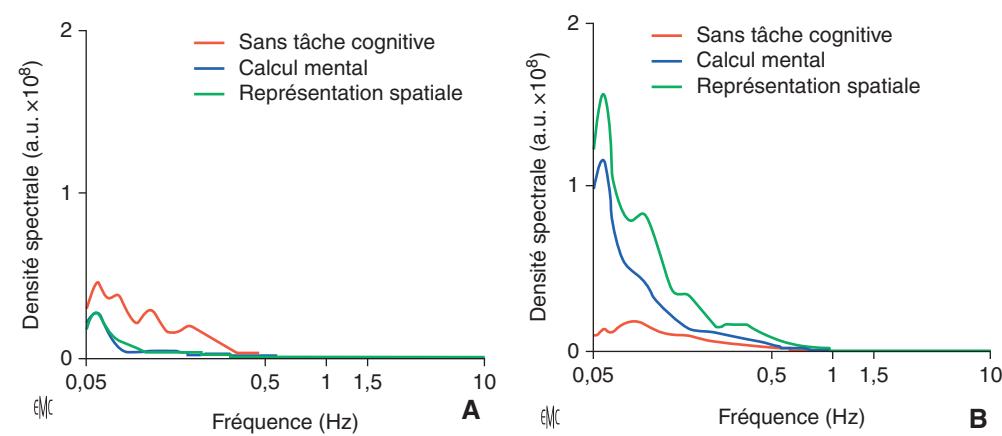
anticipés. Le rôle du cortex sensorimoteur, de l'aire motrice supplémentaire et des ganglions de la base a été mis clairement en évidence. Ainsi, la modification d'amplitude du rythme mu dans l'aire sensorimotrice controlatérale à la préparation et à l'exécution d'un mouvement constituerait la signature électrophysiologique d'une aire corticale impliquée dans la planification de ce mouvement [40].

La véracité des modèles cognitivistes est aussi attestée par des données recueillies en clinique humaine. Dans le domaine de la pathologie vestibulaire, par exemple, nous avons démontré que les cadres de référence spatiaux sont sélectionnés différemment en fonction du statut du système vestibulaire périphérique (hyporéflexie unilatérale ou bilatérale), des contraintes environnementales (informations sensorielles disponibles) et/ou posturales (tâche d'équilibration facile ou difficile). Des changements des cadres de référence spatiaux chez le patient vestibulodéficients peuvent modifier les déficits posturaux et locomoteurs résultant de la perte vestibulaire [2]. Nos observations comportementales et cognitivo-perceptives attestent des effets de changements de la représentation interne de l'espace sur le syndrome vestibulaire lui-même. Ainsi, la déviation posturale d'un sujet présentant un syndrome vestibulaire unilatéral au stade aigu de la lésion s'effectue du côté lésé à l'obscurité ou en environnement visuel non structuré, tandis qu'elle se produit du côté intact en environnement visuel structuré contenant la présence d'horizontales et de verticales. De même, les déviations de la trajectoire de locomotion chez ce même patient s'effectuent du côté lésé en absence de vision ou de décor structuré, alors qu'elles ont lieu du côté sain dans un espace visuel structuré (Fig. 5) [35].

Ces données attestent donc d'un changement de représentation interne de l'espace en pathologie vestibulaire. Cette hypothèse est valable pour d'autres pathologies ayant des répercussions sur le contrôle postural, dont l'ensemble des maladies neurodégénératives. Elle repose sur l'existence de processus intégratifs de haut niveau, susceptibles d'adapter rapidement le comportement postural aux schémas perceptifs résultant de l'intégration corticale des modalités sensorielles disponibles. Ces modifications du contrôle postural reflètent plus des changements de référentiels spatiaux que l'expression d'altérations de simples réflexes de base.



**Figure 5.** Direction des déficits locomoteurs chez un patient vestibulodéficient unilatéral en fonction du contexte visuel. Le sujet est équipé de marqueurs pour une analyse cinématique de sa locomotion (A). Les déviations de la trajectoire de locomotion du sujet (en centimètres), dont la consigne est de se déplacer en ligne droite sur une distance de 4 m, en absence de vision (B, cercle noir), sont dirigées du côté lésé. Elles se font du côté intact en présence d'un environnement visuel structuré (C, cercle avec carré). L'inversion des déviations est attribuable à des modifications opposées de la verticale perçue par rapport au vecteur gravitaire ( $\vec{g}$ ), selon le contexte visuel (d'après [35]).



**Figure 6.** Effets d'une double tâche sur le contrôle postural en fonction de l'âge. Comparaison des courbes moyennes de densité spectrale (unités arbitraires [a.u.]/fréquence en Hz), lors d'une tâche d'équilibration statique chez un groupe de sujets jeunes (A) et une population de sujets âgés (B), examinés sans tâche cognitive et avec tâche cognitive facile (calcul mental) ou difficile (représentation spatiale). Le contrôle postural s'améliore en double tâche chez le jeune, tandis qu'il se détériore chez la personne âgée (d'après [41]).

## Rôle des processus attentionnels et de la tâche cognitive

La régulation de la posture et de l'équilibre dépend aussi de processus attentionnels. Longtemps ignorés, ils sont considérés aujourd'hui comme cause de chute chez la personne âgée, au même titre que les déficits sensorimoteurs liés au vieillissement. La mise en évidence du rôle de la charge attentionnelle dans la régulation posturale fait l'objet de nombreuses investigations, au moyen du paradigme expérimental dit « de double tâche ». L'objectif est d'analyser la qualité de la performance posturale en simple tâche d'équilibration, statique ou dynamique, et de la comparer à celle obtenue lorsque l'on demande au sujet d'effectuer la même tâche posturale, alors qu'il accomplit simultanément une seconde tâche concurrente. La seconde tâche peut être de nature cognitive. Le sujet doit, par exemple, effectuer un compte à rebours de 7 en 7 à partir de 100 (100, 93, 86, 79, etc.), ou un calcul mental simple ( $15 + 9 - 4 - 7 + 6$ ), auquel il donne le résultat final en fin d'enregistrement de la performance posturale. Ce peut être aussi une épreuve de dénomination de couleurs de mots projetés sur un écran, dont la couleur d'écriture est différente de la couleur évoquée par le mot lui-même (par exemple, dire « rouge » pour le mot « bleu » écrit en rouge : effet Stroop). La seconde tâche peut également consister en une autre tâche motrice ou sensorimotrice, paradigme qui trouve toute sa place dans des programmes de réadaptation chez la personne âgée ou pathologique.

Les tracés de la Figure 6 montrent les modifications du contrôle postural enregistrées chez un groupe de sujets jeunes et chez un groupe de sujets âgés indemnes de toute pathologie posturale. Les sujets avaient à se tenir immobiles sur une plate-forme de posturographie statique et à effectuer ou non des tâches cognitives de difficulté différente (tâche facile de calcul mental ou tâche cognitive plus difficile de représentation de déplacements du corps dans l'espace). L'analyse de la densité spectrale obtenue par analyse en ondelettes [2, 41] montre que les sujets jeunes améliorent leur performance posturale en double tâche, tandis que les sujets âgés présentent une performance d'autant plus dégradée que la tâche cognitive est difficile. L'hypothèse explicative avancée est que le sujet jeune priviliege la tâche cognitive, laissant les systèmes de contrôle de la posture opérer en boucle ouverte, en pilotage automatique. D'où un meilleur contrôle postural. Inversement, la personne âgée priviliege la tâche posturale, vitale pour elle, et y affecte toutes ses ressources attentionnelles. D'où une détérioration du contrôle postural, surréglé et une détérioration concomitante de la tâche cognitive.

Ce modèle de *posture first* décrit par de nombreux auteurs chez le sujet âgé rend compte de la mise en jeu d'une stratégie de rigidification de l'ensemble du corps, rencontrée avec l'avancée en âge dans des contextes environnementaux évocateurs de la peur de chuter (Fig. 4). Cette stratégie représente une option à la stratégie de cheville, trop risquée chez la personne âgée en raison des déplacements d'avant en arrière du centre de masse. Elle est, cependant, inadaptée car la moindre perturbation extérieure sur

634

une attitude posturale figée et rigide entraîne inéluctablement la chute du sujet.

## “ Point important

**La représentation interne de l'orientation du corps dans l'espace et de ses déplacements constitue une donnée moderne nouvelle dans la physiologie de l'équilibre. Les modèles cognitivistes mettent l'accent sur les aspects d'anticipation, c'est-à-dire sur les capacités du système nerveux central à prévoir les conséquences de l'effet mécanique d'un mouvement sur la posture, à corriger en avance les perturbations posturales que ce mouvement produirait en absence de contrôle proactif. Ils prennent également en compte le contexte environnemental afin d'adapter en permanence le comportement postural et l'équilibre aux contraintes extérieures. La modélisation bayésienne du contrôle postural consiste à comparer les afférences sensorielles émanant du contexte postural particulier du sujet aux prédictions sensorielles établies à partir du modèle interne. Enfin, les modèles cognitivistes font appel à la notion de charge attentionnelle, qui croît dans des activités d'équilibration difficile et de partage des ressources attentionnelles, lorsque l'activité posturale est associée à une tâche cognitive (parler en marchant, par exemple). La double tâche est cause de chute chez la personne âgée, au même titre que le vieillissement des systèmes sensorimoteurs de régulation de l'équilibre.**

635

636

## ■ Implications pratiques en rééducation

638

Un bon équilibre dépend donc de l'efficacité des systèmes sensorimoteurs de contrôle de la posture, de l'intégration centrale des modalités sensorielles sous-tendant les cadres de référence spatiaux, d'un modèle interne prenant en compte les changements environnementaux et anticipant les conséquences d'une action, ainsi que de processus attentionnels permettant l'accomplissement simultané d'une tâche d'équilibration et d'une autre tâche, cognitive ou non [41].

Le vieillissement de la fonction d'équilibration se traduit par une instabilité posturale statique et/ou dynamique qui est responsable, en grande partie, de l'augmentation de la fréquence des chutes avec l'âge. La prise en charge de l'instabilité des sujets âgés et la prévention de la chute chez les seniors constituent donc des enjeux de santé publique, en raison des conséquences de la chute. On estime qu'après 65 ans une personne sur trois chute au moins une fois dans l'année, et que l'on est à une chute par an pour une personne sur deux après 80 ans. Ces chutes nécessitent le recours aux services d'urgence dans plus de 25 % des cas, et la survenue de fractures, dont celle du col du fémur, est observée dans presque 10 % des cas. Au total, on estime que les coûts induits par les chutes graves représentent plus d'un milliard d'euros chaque année [42]. Ces coûts pour la société ne peuvent que croître, en raison du vieillissement démographique, en France comme dans la plupart des nations européennes.

Les sujets âgés dépensent plus d'énergie pour garder leur équilibre, en raison d'une augmentation de la charge attentionnelle. Ils sont gênés à l'obscurité ou dans la pénombre, les situations de conflit sensoriel comme les changements brusques du contexte environnemental les perturbent beaucoup, et ils sont déstabilisés par des informations sensorielles erronées. Ces données soulignent la baisse de leurs capacités d'intégration sensorielle et le fléchissement de leurs capacités cognitives.

La rééducation d'un déficit postural ou d'équilibration, comme d'ailleurs tout programme de prévention de la chute chez la

personne âgée, devrait donc s'inspirer des connaissances modernes qui réactualisent les bases génétiques de la régulation posturale à la lumière des modèles cognitivistes. Prévenir la chute d'un sujet âgé comme entreprendre la rééducation de l'équilibre chez un patient nécessite de prendre en considération l'ensemble des systèmes ou sous-systèmes intervenant dans la régulation posturale. Sans vouloir être exhaustif, on peut ainsi préconiser :

- de profiter des redondances informationnelles utilisées par le système de contrôle de la posture pour proposer des exercices favorisant les suppléances sensorielles (vision et proprioception peuvent, par exemple, se substituer à une information vestibulaire déficiente) ;
- de varier les exercices, en proposant une progression d'épreuves allant du statique au dynamique, en conditions actives (le système nerveux apprend en agissant) ;
- de varier les environnements dans lesquels ces exercices sont proposés (lumière versus pénombre ou obscurité, parcours sur sol plat versus sur mousse ou terrain accidenté) ;
- de rééduquer dans des contextes environnementaux les plus écologiques possibles ;
- d'associer aux exercices physiques des tâches cognitives (calcul mental, imagination de déplacements virtuels) ou d'autres tâches motrices, plaçant les patients en situation de double tâche, nécessitant un partage des ressources attentionnelles ou un choix stratégique, etc.

Ces mêmes principes peuvent être appliqués aux programmes de prévention de la chute chez la personne âgée. Dans cette population, qui constitue d'ores et déjà un problème sociétal majeur, il est indispensable de procéder à l'entretien des systèmes sensorimoteurs de régulation de la posture par des activités physiques quotidiennes (marche, pratique d'une activité sportive, etc.), de recommander la pratique d'activités intellectuelles (lecture, sudoku, mots croisés, etc.), et d'associer activité physique et intellectuelle dans des situations écologiques (parler en marchant, etc.).

**Déclaration de liens d'intérêts :** l'auteur n'a pas transmis de déclaration de liens d'intérêts en relation avec cet article.

## ■ Références

- [1] Lacour M, Borel L. Vestibular control of posture and gait. *Arch Ital Biol* 1993;131:81–104.
- [2] Borel L, Lopez C, Péreux P, Lacour M. Vestibular syndrome: a change in internal spatial representation. *Clin Neurophysiol* 2008;38:375–89.
- [3] Gurinskaya VS, Lipshts MI, Popov KE. Stabilization of the body position as the main task of postural regulation. *Hum Physiol* 1981;7:400–10.
- [4] Massion J. Postural control system. *Curr Opin Neurobiol* 1994;4: 877–87.
- [5] Mergner T, Rosemeier T. Interaction of vestibular, somatosensory and visual recordings for postural control and motion perception under terrestrial and microgravity conditions: a conceptual model. *Brain Res Rev* 1998;28:118–35.
- [6] Assaiante C, Barlaam F, Cignetti F, Vaugoyeau M. Body scheme building during childhood and adolescence: a neurosensory approach. *Clin Neurophysiol* 2014;4:3–12.
- [7] Paillard T. *Cerveau, Posture et Mouvement*. De Boeck Supérieur (Ed); 2021, 228 pp.
- [8] Pollak P. *La maladie de Parkinson*. Paris: Odile Jacob; 2004.
- [9] Bouët V, Gahéry Y, Lacour M. Postural changes induced by early and long-term gravito-inertial force modification in the rat. *Behav Brain Res* 2003;139:97–104.
- [10] Bouët V, Borel L, Harlay F, Gahéry Y, Lacour M. Kinematics of treadmill locomotion in rats conceived, born, and reared in a hypergravity field (2 g). Adaptation to 1 g. *Behav Brain Res* 2004;150:207–16.
- [11] Borel L, Harlay F, Magnan J, Lacour M. Deficits and recovery of head and trunk orientation and stabilization after unilateral vestibular loss. *Brain* 2002;125:880–94.
- [12] Borel L, Harlay F, Lopez C, Magnan J, Chays A, Lacour M. Walking performance of vestibular-defective patients before and after unilateral vestibular neurectomy. *Behav Brain Res* 2004;150:191–200.
- [13] Eklund G. General features of vibration-induced effects on balance. *Ups J Med Sci* 1972;77:112–24.

672  
673  
674  
675  
676  
677  
678  
679  
680  
681  
682  
683  
684  
685  
686  
687  
688  
689  
690  
691  
692  
693  
694  
695  
696  
697  
698  
699  
700  
701  
702  
703  
704  
705  
706  
707  
708  
709  
710  
711  
712  
713  
714  
715  
716  
717  
718  
719  
720  
721  
722  
723  
724  
725  
726  
727  
728  
729  
730  
731  
732  
733  
734  
735  
736  
737  
738  
739  
740  
741  
742

- 744 [14] Kavounoudias A, Gilhodes JC, Roll R, Roll JP. From balance regulation  
745 to body orientation: two goals for muscle proprioception information  
746 processing? *Exp Brain Res* 1999;124:80–8.
- 747 [15] Roll JP, Vedel JP, Ribot E. Alteration of proprioceptive messages induced  
748 by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 1989;76:213–22.
- 749 [16] Roll R, Gilhodes JC, Roll JP, Popov K, Charade O, Gurfinkel VS.  
750 Proprioceptive information processing in weightlessness. *Exp Brain Res* 1998;122:393–402.
- 751 [17] Barbieri G, Gissot AS, Fouque F, Casillas JM, Pozzo T, Pérennou D.  
752 Does proprioception contribute to the sense of verticality? *Exp Brain Res* 2008;185:545–52.
- 753 [18] Roll R, Kavounoudias A, Roll JP. Cutaneous afferents from human  
754 plantar sole contribute to body posture awareness. *Neuroreport* 2002;13:1957–61.
- 755 [19] Janin M, Dupui P. L'index de posture du pied permet-il d'objectiver  
756 l'épine irritative d'appui, stimulus potentiellement nociceptif ? In:  
757 Thoumie P, Lacour M, eds. *De la recherche à la pratique clinique*.  
758 Marseille: Solal; 2008. p. 175–84.
- 759 [20] Kavounoudias A, Roll R, Roll JP. Foot sole and ankle muscle  
760 inputs contribute jointly to human erect posture regulation. *J Physiol*  
761 2001;532:869–78.
- 762 [21] Kavounoudias A, Roll R, Roll JP. The plantar sole is a dyna-  
763 mometric map for human balance control. *Neuroreport* 1998;9:  
764 3247–52.
- 765 [22] Lacour M, Bernard-Demanze L, Dumitrescu M. Posture control, aging,  
766 and attention resources: models and posture-analysis methods. *Clin  
767 Neurophysiol* 2008;38:411–21.
- 768 [23] Nashner LM. Strategies for organization of human posture. In: Igashiki M, Black FO, eds. *Vestibular and visual control of posture and  
769 locomotor equilibrium*. Basel: Karger; 1985. p. 1–8.
- 770 [24] Vaugoyeau M, Assaiante C. Postural orientation in microgravity  
771 depends on straightening up movement performed. *Acta Astronaut*  
772 2009;65:347–53.
- 773 [25] Clément G, Lestienne F. Adaptive modifications of postural attitude in  
774 conditions of weightlessness. *Exp Brain Res* 1988;72:381–9.
- 775 [26] Isableu B, Ohlmann T, Crémieux J, Amblard B. Selection of spa-  
776 tial frame of reference and postural control variability. *Exp Brain Res*  
777 1997;114:584–9.
- 778 [27] Isableu B, Ohlmann T, Crémieux J, Amblard B. Differential approach  
779 to strategies of segmental stabilization in postural control. *Exp Brain Res*  
780 2003;150:208–21.
- 781 [28] Paillard T. Relation entre les capacités posturo-cinétiques et la tech-  
782 nique de projection favorite pratiquée chez les judokas. In: Lacour  
783 M, editor. *Contrôle postural, pathologies et traitements, innovations  
784 et rééducation*. Collection « Posture et Equilibre ». Marseille: Solal;  
785 2002. p. 35–45.
- 786 [29] Bouisset S. Capacité posturo-cinétique, stabilisation posturale et per-  
787 formance motrice. In: Rougier P, Lacour M, eds. *De Marey à nos jours :  
788 un siècle de recherches sur la posture et le mouvement. Collection  
789 « Posture et Equilibre »*. Marseille: Solal; 2006. p. 37–62.
- 790 [30] Massion J. Marey et l'analyse du mouvement : de la biomécanique au  
791 contrôle nerveux. In: Rougier P, Lacour M, eds. *De Marey à nos jours :  
792 un siècle de recherches sur la posture et le mouvement. Collection  
793 « Posture et Équilibre »*. Marseille: Solal; 2006. p. 17–36.
- 794 [31] Young L, Bernard-Demanze L, Dumitrescu M, Borel L, Lacour M. Pos-  
795 tural performance of vestibular loss patients under increased postural  
796 threat. *J Vest Res* 2012;22:129–38.
- 797 [32] Gurfinkel Vs Lestienne F, Levik YuS, Popov KE. Egocentric references  
798 and human spatial orientation in microgravity. II. Body-centered coor-  
799 dinates in the task of drawing ellipses with prescribed orientation. *Exp  
800 Brain Res* 1993;95:343–8.
- 801 [33] Collins JJ, De Luca CJ. Open-loop and closed-loop control of posture:  
802 a random-walk analysis of center of pressure trajectories. *Exp Brain  
803 Res* 1993;95:308–18.
- 804 [34] Ohlmann T, Luyat M. La posture référence et la posture source de réfé-  
805 rences. In: Lacour M, editor. *Nouveautés conceptuelles, instrumentales  
806 et cliniques. Collection « Posture et Equilibre »*. Marseille: Solal; 2001.  
807 p. 15–37.
- 808 [35] Lacour M. Locomotion and spatial navigation in vestibular pathology.  
809 *Ann Gerontol* 2009;2:38–45.
- 810 [36] Martineau J, Schmitz C, Assaiante C, Blanc R, Bartélémy C. Impair-  
811 ment of a cortical event-related desynchronization during a bimanual  
812 load-lifting task in children with autistic disorders. *Neurosci Lett*  
813 2004;367:298–303.
- 814 [37] Ng T, Sowman PI, Brock J, Johnson B. Premovement brain activity in  
815 a bimanual load-lifting task. *Exp Brain Res* 2011;208:189–201.
- 816 [38] Schmitz C, Jenmalm P, Westling G, Ehrsson H, Forssberg H. Anti-  
817 cipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task: central  
818 aspects. *Gait Posture* 2005;21:S50.
- 819 [39] Massion J, Iofe M, Schmitz C, Viallet F, Gantcheva R. Acquisition  
820 of anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task:  
821 normal and pathological aspects. *Exp Brain Res* 1999;128:229–35.
- 822 [40] Derambure P, Defebvre L, Bourriez JL, Cassim F, Guieu JD.  
823 Event-related desynchronization and synchronization. Reactivity of  
824 electrocortical rythms in relation to the planning and execution of  
825 voluntary movement. *Neurophysiol Clin* 1999;29:53–70.
- 826 [41] Bernard-Demanze L, Dumitrescu M, Jimeno P, Borel L, Lacour M.  
827 Age-related changes in posture control are differentially affected by  
828 postural and cognitive tasks complexity. *Curr Aging Sci* 2009;2:  
829 135–49.
- 830 [42] Auvinet B, Berrut G, Touzard C, Moutel L, Collet N, Chaleil D. Chute  
831 de la personne âgée : de la nécessité d'un travail en réseau. *Rev Med  
832 Assur Mal* 2002;38:161–83.

838 M. Lacour (michel.lacour0802@gmail.com).  
839 Département de neurosciences, Université Aix-Marseille, Marseille, France.

840 Toute référence à cet article doit porter la mention : Lacour M. Physiologie de l'équilibre : des modèles génétiques aux conceptions cognitivistes.  
841 EMC - Podologie 2025;0(0):1-9 [Article 27-025-A-30].