

Perception et régulation du mouvement humain : plaidoyer pour une biologie physique

par Benoît G. Bardy

Institut Universitaire de France, Université Montpellier 1

Correspondance : Benoît G. Bardy, *Efficiences & Déficiences Motrices*, Université Montpellier 1. Tél. : 04 67 415 767.

Fax : 04 67 415 704. E-mail : benoit.bardy@univ-montp1.fr

Reçu le 5 décembre 2005

RÉSUMÉ

Cet article analyse quelques aspects essentiels de la causalité circulaire qui existe entre le mouvement humain et ses conséquences sensorielles. L'interaction entre l'observateur et l'environnement engendre des transformations énergétiques (e.g., optiques, inertielles) qui contiennent de nombreuses informations pertinentes pour son contrôle. A partir d'une analyse

des flux engendrés et des contraintes physiques organisant la motricité, quelques lois de contrôle assurant le guidage en ligne de nos gestes quotidiens sont décrites. L'accent est porté sur la parcimonie et l'efficacité des mécanismes mis en jeu dans la régulation de la locomotion, du geste de saisie, du rebond.

SUMMARY Perception and regulation of human movement: plea for a physical biology

This article analyzes the circular causality existing between movements and their perceptual consequences. The interaction between the observer and the environment gives rise to multiple energy changes (e.g., optical, inertial), which contain a lot of information relevant for its control. Based on a formal ana-

lysis of the energy flows and the physical constraints organizing human motor acts, exemplary control laws are described governing the online guidance of our daily gestures. The efficiency of the sensori-motor mechanisms observed in the regulation of walking, reaching, and bouncing is emphasized.

Les comportements moteurs humains sont complexes. Ils mettent en jeu un nombre imposant de degrés de liberté. Sur le versant moteur, les 10^3 muscles et les 10^2 articulations qui composent approximativement le corps humain forment un système biologique extrêmement complexe. Sur le versant sensoriel, une multitude de récepteurs cutanés, articulaires, musculaires, vestibulaires ou visuels, transmettent au cours du mouvement une multitude de signaux à une multitude de sites nerveux. En dépit de ce grand nombre de degrés de liberté, moteurs et sensoriels (et peut-être grâce à lui), les mouvements humains sont coordonnés et leur régulation efficace. D'une manière ou d'une autre, les nombreux degrés de liberté qui composent le niveau local (i.e., celui des muscles, des articulations, des neurones, des récepteurs sensoriels) sont contraints de s'assembler afin de produire au niveau macroscopique un comportement flexible et efficace.

« ÉQUIVOCITÉ » BIOLOGIQUE

Pour deux raisons majeures, la compréhension du processus d'assemblage des degrés de liberté moteurs et per-

ceptifs en unités fonctionnelles et facilement contrôlables représente un enjeu de taille pour les chercheurs en contrôle moteur. La première tient à l'équivocité des liens structures-fonctions. Le grand physiologiste russe Nicolai Bernstein (e.g., 1967) avait déjà démontré l'ambiguïté des liens entre la commande motrice, les forces engendrées et le mouvement résultant. Une même commande peut produire des mouvements différents; et des commandes différentes peuvent produire un mouvement identique. De la même façon, à une même force peut correspondre des mouvements différents; et à des forces différentes peuvent correspondre le même mouvement. Les causes de cette équivocité sont nombreuses et concernent par exemple l'anatomie (les propriétés des muscles considérés, la position initiale des segments, les limites articulaires), les influences inertielles mutuelles qu'exercent chacun des segments sur ses voisins, ou encore les forces externes en vigueur (Turvey *et al.*, 1978). La seconde raison est l'impossibilité pour un organisme biologique de maîtriser individuellement la myriade des composants neurologiques ou musculaires mis en jeu dans la production et la régulation motrice. C'est le problème classique du nombre de degrés de liberté à contrôler. Formellement, le nombre

de degrés de liberté (*ddl*) d'un système peut être donné par $ddl = ND - C$, où N est le nombre d'éléments dans le système considéré, D est la dimension du système et C le nombre d'équations de contrainte. D fait référence au nombre de dimensions nécessaires pour décrire la position d'un élément dans l'espace (par exemple, une droite est un espace unidimensionnel, un plan un espace bi-dimensionnel...) et C indique le degré de dépendance des éléments les uns par rapport aux autres (par exemple, $C = 1$ lorsque la position ou le déplacement d'un élément dans l'espace contraint la position ou le déplacement d'un autre élément dans ce même espace). Il est bien connu par exemple que l'asservissement des roues d'une voiture (Turvey *et al.*, 1982) ou des ailerons d'un avion (Turvey *et al.*, 1978) réduit le nombre de degrés de liberté à contrôler par le pilote car il augmente le nombre des équations de contraintes. Le problème est de taille pour les systèmes biologiques dont la complexité proscrit sans aucun doute un contrôle individualisé de l'ensemble des muscles ou des articulations. La leçon tirée par Bernstein est simple. C n'est pas égal à zéro et l'organisme ne contrôle pas la totalité des degrés de liberté articulaires ou musculaires. Bien sûr, certains degrés de liberté sont naturellement contraints, par la physique (la gravité, la deuxième loi de Newton), l'anatomie (musculaire et articulaire) ou la physiologie (la circuiterie réflexe). Néanmoins, le nombre de degrés de liberté pouvant encore varier librement reste sans aucun doute considérable. La *coordination*, selon Bernstein, est «le processus de maîtrise des degrés de liberté redondants de l'organisme, pour en faire un système contrôlable» (p. 127). C'est donc le processus par lequel les différents éléments du système sensori-moteur, descriptibles dans un espace à haute dimension, sont assemblés en unités plus facilement maîtrisables par le sujet, dans un espace de contrôle à faible dimension.

Une manière conventionnelle de réduire la dimension du système consiste à attribuer une part importante des équations de contraintes au système nerveux central (Keele, 1981 ; Schmidt, 1975). Même si les théories de la planification et de la programmation motrice diffèrent sur de nombreux points, ceux notamment des mécanismes de contrôle et des variables contrôlées, elles partagent le postulat d'une distinction entre un *contrôleur*, le système nerveux central, et un *contrôlé*, le système musculo-squelettique. Le pouvoir explicatif qu'offre cette distinction apparaît aujourd'hui limité, précisément à cause de l'équivocité biologique évoquée plus haut (voir Bardy, 2003 pour plus de détails). En revanche, le couplage naturel existant entre le mouvement et ses conséquences sensorielles offre de nombreuses possibilités de réduire la complexité des mécanismes sensorimoteurs mis en jeu. Les paragraphes qui suivent détaillent quelques unes de ces possibilités.

LES CONSÉQUENCES SENSORIELLES DU MOUVEMENT

Le mouvement engendre de nombreuses transformations optiques au point d'observation. Ces transforma-

tions sont des changements dans la structure de la lumière ambiante et constituent le flux optique. Le psychologue américain James Gibson avait déjà pris le parti dans les années 1950 de décrire les changements spatio-temporels des patrons optiques induits par le mouvement de l'observateur par un champ vectoriel, une description largement reprise et développée depuis (*e.g.*, Koenderink, 1986 ; Longuet-Higgins & Prazdny, 1980). Dans le cas d'un déplacement rectilinéaire, le flux est en expansion radiale depuis le foyer d'expansion (Gibson, 1950) et ne contient qu'une composante de translation. Le foyer correspond au lieu vers lequel se dirige l'observateur, et peut par conséquent informer ce dernier sur sa direction courante de déplacement. Les déplacements curvilignes sont plus complexes. En effet, le flux qui en résulte contient à la fois une composante de translation et une composante de rotation. Dans les deux cas néanmoins, le flux optique est caractérisé par des changements optiques produits par le déplacement relatif de l'observateur dans l'environnement. Il est affecté par les caractéristiques rectilignes ou curvilignes du déplacement du corps ou de la tête, mais non par le mouvement des yeux. Ceci est illustré sur la figure 1, qui montre le champ de vision (*i.e.*, la direction du regard), représenté par un cercle grisé, superposé au flux optique produit par le déplacement du corps (ici rectiligne suivant l'axe OO'). Sur la figure 1a, l'observateur regarde dans la direction du déplacement alors que sur la figure 1b, le regard est fixé, par une poursuite lente de l'œil (mais non de la tête), sur un élément de l'environnement. Dans les deux cas, le flux optique reste inchangé. Le flux rétinien, à l'inverse, est affecté par la direction du regard et la rotation de l'œil dans l'orbite. Ce flux correspond simplement à la projection, en coordonnées rétinienne, du flux optique sur la surface réceptrice, la rétine. Formellement, il représente la somme du flux optique et du flux produit par le mouvement des yeux (le flux rotatoire). Les figures 1c et 1d illustrent ce phénomène. Pour un observateur regardant dans la direction de son déplacement (le point A sur la figure 1c), la structure du flux rétinien est similaire à la structure du flux optique illustré au dessus. Si un point plus proche que l'horizon est suivi du regard par une poursuite lente de l'œil (le point B sur la figure 1d), le flux rétinien devient plus complexe, et de nouvelles singularités apparaissent. En particulier, l'objet poursuivi du regard remplace le foyer d'expansion comme invariant dans le flux rétinien.

Ces quelques règles de géométrie optique, formalisées par Gibson au milieu du siècle dernier, ont des conséquences importantes pour la compréhension des liens entre perception et mouvement. Si le mouvement de l'observateur engendre des transformations significatives dans la structure de l'énergie lumineuse, alors celles-ci jouent certainement un rôle important dans le guidage de ce mouvement. Notons que le même raisonnement peut être conduit avec les autres sources de stimulation sensorielle. Ainsi, le flux acoustique qui accompagne le mouvement contient des informations qui peuvent s'avérer fondamentales pour certaines espèces animales, la chauve-souris par exemple, ainsi que pour l'Homme dans

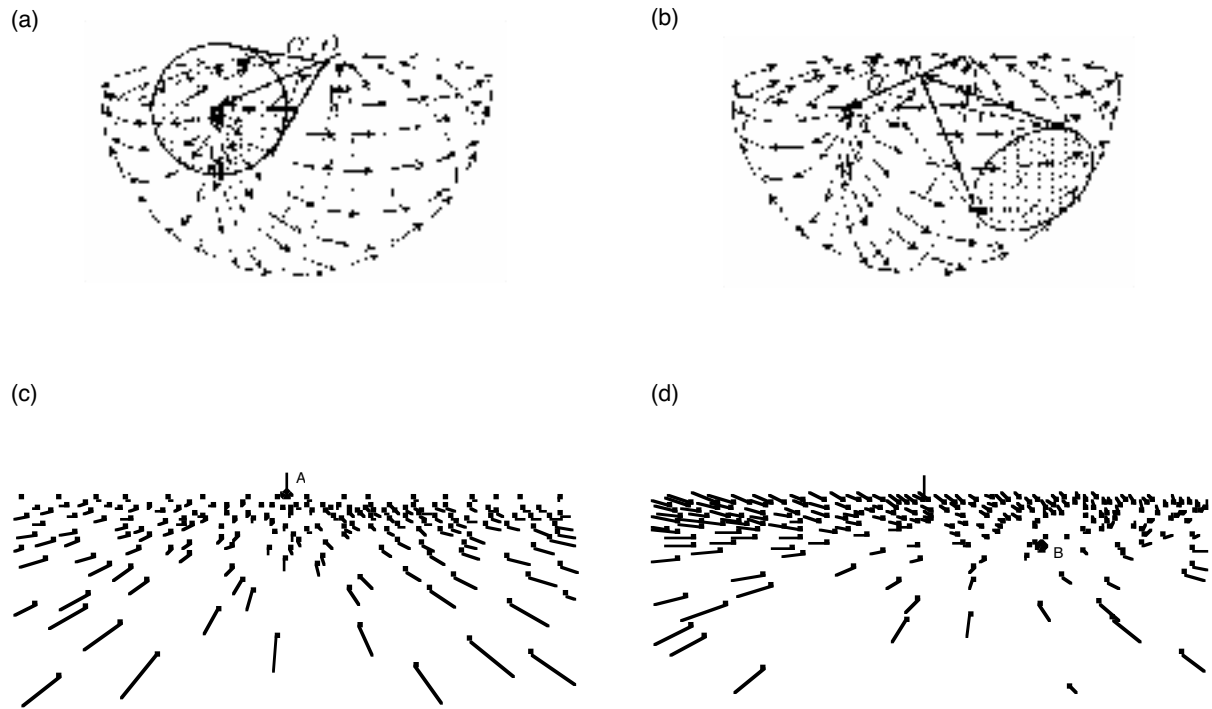


FIG. 1. – Flux optique et flux rétinien. Les deux figures supérieures indiquent le flux optique résultant d'un déplacement de l'observateur O dans la direction indiquée par la flèche. Le champ de vision (*i.e.*, la direction du regard) est représenté par le cercle grisé. (1a) : l'observateur regarde dans la direction du déplacement. (1b) : le regard est fixé, par une poursuite lente de l'œil (mais non de la tête), sur un élément de l'environnement. Dans les deux cas, le flux optique reste inchangé (figure adaptée d'après Kim *et al.*, 1996). Les figures inférieures illustrent le flux rétinien qui résulte de ces deux situations. (1c) : le regard est fixé sur le point A situé dans la direction du déplacement. (1d) : le regard poursuit un élément placé sur le sol en B. La barre verticale indique la direction du déplacement. Une même singularité dans le flux rétinien peut donc spécifier des directions différentes (la direction du déplacement, la direction de l'objet fovéalisé), selon la présence d'un mouvement des yeux. Figure adaptée d'après Bardy *et al.*, 1999.

de nombreuses situations. De manière similaire, la structure du flux inertiel qui vient stimuler notre système vestibulaire est riche d'informations relatives à notre orientation dans l'environnement gravito-inertiel (Gibson, 1966; Stoffregen & Riccio, 1988). D'autre part, il est important de souligner que le mouvement structure de façon *concomitante* ces différentes énergies ambiantes. Ainsi, la stimulation est habituellement pluri-modale, et les co-variations énergétiques qui en résultent contiennent également des informations qui contribuent à la régulation de l'action (voir Stoffregen & Bardy, 2001, pour une revue).

LES LOIS DE CONTRÔLE DU MOUVEMENT

Selon les lois de Newton, les forces générées par l'observateur produisent un mouvement unique du corps dans l'environnement. En contrepartie, selon les lois de l'optique, le mouvement relatif du corps produit une transformation unique de la configuration optique (Gibson *et al.*, 1955), que l'on peut exprimer (Tableau I) par la relation : Flux = f (Force). L'inverse de cette fonction exprime en retour que les forces agissant sur l'observateur sont une fonction directe de ce flux optique (Force =

f (Flux)). Dans ce contexte, la perception et l'action semblent se déterminer mutuellement selon un principe de causalité circulaire et correspondent à deux modes complémentaires de couplage : un couplage à basse énergie entre l'action et la perception – les masses mises en jeu dans les flux cinématiques sont négligeables – et un couplage à haute énergie entre la perception et l'action – les masses mises en jeu dans les flux cinétiques sont importantes.

Un aspect essentiel de couplage est que la perception prend sa source dans la *structure* des configurations ambiantes (optique, inertielle, acoustique, etc.) qui viennent stimuler nos récepteurs. L'information pertinente est ainsi contenue dans la structure spatio-temporelle de l'énergie, non dans la stimulation des récepteurs, visuels, vestibulaires ou auditifs. Ce point est capital. Les persistances et les changements contenus dans les structures ambiantes induites par l'état de l'observateur sont spécifiques de cet état. Ils constituent de ce fait des informations sur cet état. La *spécification* est ici le processus qui lie de manière univoque que ces patrons ambiants d'énergie et la réalité physique que ces patrons révèlent (*e.g.*, Shaw *et al.*, 1982). Il est important de noter que la manière dont la réalité est spécifiée dans les flux énergétiques qui viennent stimuler nos récepteurs ne relève pas à pro-

TABLEAU I. – Les lois de contrôle du mouvement (voir commentaire dans le texte). Adapté d'après Warren, 1988.

Les lois de contrôle du mouvement

Par les lois de la mécanique newtonienne, les forces générées par l'observateur produisent un mouvement unique du corps dans l'environnement. En contrepartie, par les lois de l'optique, ce mouvement relatif du corps produit une transformation unique de la configuration optique, que l'on peut exprimer par l'équation :

$$\text{Flux} = f(\text{Force}) \quad \text{Équation 1}$$

L'inverse de cette fonction exprime en retour que les forces agissant sur l'observateur sont une fonction de ce flux optique :

$$\text{Force} = g(\text{Flux}) \quad \text{Équation 2}$$

Le problème posé par l'équation 2 pour la régulation motrice est que les forces en présence concernent à la fois les forces internes (produites par l'observateur) et les forces externes (qui lui sont imposées) :

$$\text{Force}_{\text{int}} + \text{Force}_{\text{ext}} = g(\text{Flux}) \quad \text{Équation 3}$$

L'équation 3 ne permet donc pas de désambiguïser la contribution au flux optique total des forces internes et des forces imposées. Cette désambiguïser est néanmoins possible car un changement dans l'état de la relation entre l'observateur et l'environnement, quelle qu'en soit l'origine, est spécifié par un changement dans le flux optique, qui peut être utilisé pour réguler le mouvement en cours, en accord avec l'équation :

$$\Delta \text{Force}_{\text{int}} = g(\Delta \text{Flux}) \quad \text{Équation 4}$$

Cette dernière équation formalise les lois de contrôle du mouvement (Warren, 1988).

prement parler de la biologie, ni même de la psychologie. Ces flux dépendent des lois physiques de propagation, d'absorption, ou de réflexion de l'énergie, non des caractéristiques de nos récepteurs sensoriels ou de nos mécanismes cognitifs. En ce sens, cette théorie du couplage entre la perception et l'action s'affranchit du problème évoqué plus haut par la séparation entre le contrôleur et le contrôlé. Si les propriétés de l'interaction entre l'observateur et l'environnement sont spécifiées dans la structure des énergies ambiantes, une thèse que la physique ne peut réfuter, alors ces propriétés n'ont pas à être représentées par l'observateur dans la mesure où elles sont directement disponibles. Elles constituent dès lors des informations potentielles pour la perception.

Ce principe de causalité circulaire, s'il est pris au sérieux, conduit à identifier les lois par lesquelles les variables optiques, inertielles, ou acoustiques, générées par le mouvement, participent à la régulation de ce mouvement. La façon dont ces variables perceptives contrôlent les variables motrices de l'action en cours est la problématique générale des *lois de contrôle* (Warren, 1988, voir Tableau I). Ce sont des lois car elles impliquent des relations déterminées entre la structure optique, mécanique ou acoustique du milieu et le mouvement de l'observateur. Ces lois ne sont pas en revanche déterministes car elles peuvent être modulées, notamment par l'intention de l'acteur. Les équations 1 et 2 sont à la base de la théorie de la perception visuelle de Gibson. Néan-

moins, elles sont insuffisantes pour caractériser le contrôle de l'action car les forces qui les composent et qui spécifient le flux optique sont les forces totales qui agissent sur le corps, c'est-à-dire les forces internes – celles qui sont appliquées par l'observateur – ajoutées aux forces externes – celles qui lui sont imposées, tels le vent ou la gravité par exemple (équation 3). Comment dans ce cas l'observateur peut-il choisir, dans le flux, les forces appliquées qu'il doit réguler, par rapport aux forces imposées? La réponse classique à cette question consiste à suggérer l'existence d'une copie de la commande motrice, ou *copie d'efférence* (Von Holst, 1954), préparant le système nerveux aux conséquences perceptives du mouvement en cours de réalisation. La suggestion est séduisante car cette copie des ordres moteurs offre à l'observateur la possibilité d'anticiper les conséquences optiques de son déplacement, à partir des commandes motrices connues. Pour des systèmes sensori-moteurs à faible nombre de degrés de liberté (comme l'œil par exemple), la copie d'efférence joue certainement un rôle important dans l'anticipation des conséquences perceptives du mouvement. Pour des systèmes sensori-moteurs plus complexes, tels que le système postural ou locomoteur, ou encore le système de capture ou de saisie manuelle, les chances que cette copie de la commande motrice joue effectivement ce rôle restent faibles, et ce encore pour les raisons d'équivocité évoquées plus haut. Une même commande motrice peut avoir pour conséquence un grand nombre de comportements moteurs. Cette équivocité est d'autant plus importante que les mouvements sont complexes et mettent en jeu un nombre important de degrés de liberté. La proposition de Gibson pour éviter cet écueil consiste à mettre l'accent une fois de plus sur la réciprocité entre percevoir et agir : puisque la structure optique spécifie la relation courante entre l'organisme et l'environnement, alors un *changement* dans cette relation, qu'elle qu'en soit l'origine, intentionnelle ou extérieure, est spécifié par un *changement* dans le flux optique. Ce dernier peut ainsi être compensé par une modulation des forces internes de l'organisme, conformément à l'équation 4. Ainsi, la production et la régulation du mouvement ne sont pas ici assurées par un mécanisme de réduction d'écart entre la commande motrice et l'anticipation des conséquences optiques du mouvement, mais par une modulation des forces internes sur la base d'une intention motrice perceptivement (*e.g.*, optiquement) spécifiée.

Les trois paragraphes qui suivent mettent au jour quelques éléments sensori-moteurs permettant la mise en place de ces lois de contrôle du mouvement au cours d'activités humaines quotidiennes (le maintien de la station droite, la locomotion, la saisie manuelle) ou ludiques (le rebond d'une balle sur une raquette). Les exemples choisis, parmi tant d'autres facettes de l'activité motrice humaine, illustrent les solutions découvertes par le système nerveux central au cours de la phylogenèse, de l'ontogenèse et des apprentissages pour minimiser les coûts de traitement et simplifier les problèmes sensori-moteurs.

LE CONTRÔLE DE L'ÉQUILIBRE AU COURS DE LA MARCHÉ

Les conséquences optiques des oscillations du corps au cours de la marche sont différentes de celles produites lors du maintien de la station érigée. La raison est mécanique (*e.g.*, Yang *et al.*, 1990). Se tenir debout nécessite de maintenir le centre de masse au-dessus des appuis, ce qui limite en amplitude et en direction les oscillations. A l'inverse, marcher implique un équilibre dynamique et un déplacement continu du centre de masse. Au niveau de la tête, ce déplacement se traduit par trois ondulations globalement orthogonales (Capozzo, 1981) : une ondulation verticale, conséquence de l'élévation puis de l'abaissement du centre de masse au-dessus du pied d'appui ; une ondulation latérale résultant de l'alternance gauche et droite du pied d'appui ; une ondulation sagittale produite par l'alternance avant et arrière de ce même pied d'appui. Ces ondulations sont en phase avec la foulée (*i.e.*, deux pas). Les conséquences optiques au point d'observation sont doubles. D'une part, la locomotion humaine engendre un flux en translation similaire à celui illustré sur la figure 1, dont la structure contient des informations sur la vitesse et la direction du déplacement. En même temps, l'oscillation de la tête dans les trois plans de l'espace engendre un flux optique sinusoïdal dans ces trois directions, dont les caractéristiques sont voisines de celles présentes au cours de la station droite.

Chez le pigeon, la marche est accompagnée d'un mouvement périodique de la tête (*head-bobbing*) très prononcé, longtemps considéré comme la simple conséquence biomécanique de la morphologie de l'oiseau et de son mode de locomotion. Cette oscillation de la tête constitue néanmoins un avantage perceptif : durant la moitié du cycle locomoteur, la tête est fixe et permet de mieux fovéaliser les prédateurs potentiels ; durant l'autre

moitié du cycle, elle se déplace à une vitesse double de celle des pattes, produisant un flux optique important duquel certains invariants pertinents (une graine sur le sol par exemple) peuvent être perçus. Lorsque le déplacement est accompagné d'un flux optique plus important que le flux naturel (lorsque par exemple l'oiseau se déplace sur un tapis roulant), ce mouvement rythmique de la tête est considérablement diminué (Friedman, 1975 ; Frost, 1978).

Chez l'Homme, le rôle joué par le flux optique créé par les mouvements de la tête au cours de la locomotion a également été étudié (Bardy *et al.*, 1996 ; Warren *et al.*, 1996). Dans ces expériences, les sujets avaient pour consigne de marcher sur un tapis roulant en regardant droit devant eux le centre d'un écran sur lequel était projeté un environnement simulant leur déplacement dans un nuage de points peu structuré. La composante optique de translation était maintenue constante ou supprimée. La composante optique oscillatoire, simulant les ondulations de la tête, était manipulée, et différentes conditions de direction (translation ou rotation), d'amplitude et de fréquence ont été testées. Le résultat majeur qui ressort de ces études est l'existence de réactions posturales adaptées aux perturbations visuelles, en fréquence, en direction et en amplitude. Le flux optique imposé *guide* véritablement les oscillations du sujet, et ce de façon parfaitement non consciente. Ainsi, une oscillation de l'environnement dans les directions antéro-postérieure (flux radial), latérale (flux lamellaire), ou intermédiaire (flux mixte) produit des réactions posturales importantes, isotropes et directionnelles (voir Fig. 2).

Ces travaux montrent donc les vertus perceptives de l'oscillation de la tête au cours de la marche normale. Par le flux optique que ces oscillations engendrent, l'équilibre peut être régulé de façon parcimonieuse et flexible, *i)* indépendamment de la distance qui sépare l'observateur des surfaces environnantes, *ii)* sans la nécessité

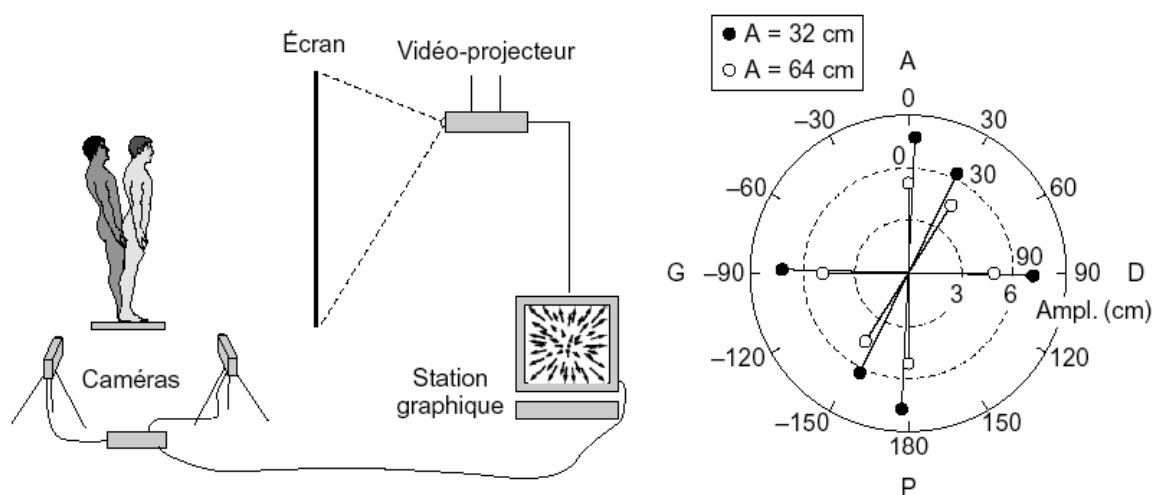


FIG. 2. – Réponses posturales au cours de la marche lors de l'oscillation (0°, 30°, 90°) d'un environnement visuel non structuré (un nuage de point). Les points noirs et blancs correspondent à deux amplitudes différentes (32 cm et 64 cm) du flux optique. Les réponses, directionnelles et isotropes, montrent l'influence importante de la structure du flux optique dans la régulation de l'équilibre. Figure adaptée d'après Bardy *et al.*, 1996.

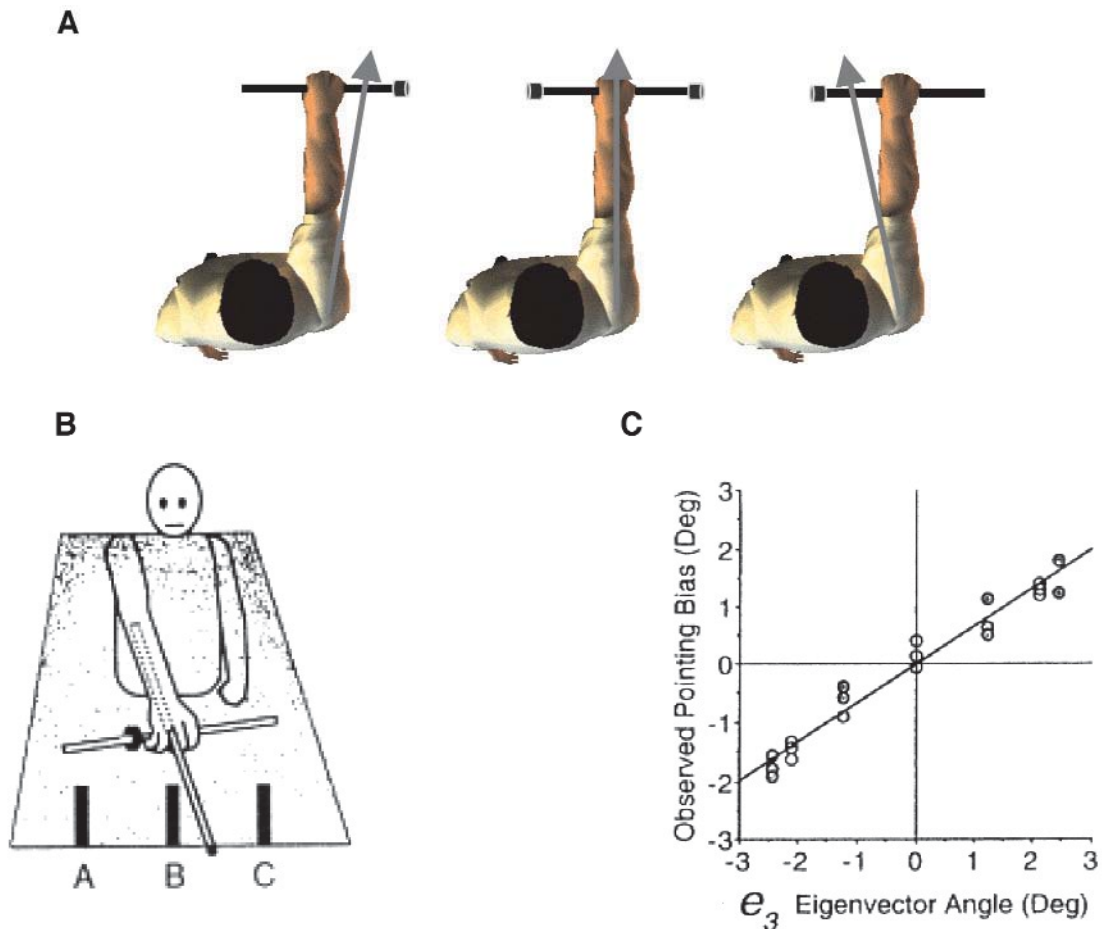


FIG. 3. – [A] Méthode utilisée pour décorrélérer la direction du vecteur propre du tenseur d'inertie (e_3 , flèche grise) de l'axe longitudinal du bras. Les directions du bras et du vecteur e_3 sont alignées lorsque les masses additionnelles sont distribuées symétriquement, et non alignées dans le cas contraire (figure extraite de Bernadin, 2005); [B-C] Résultats obtenus, montrant la relation entre l'angle résultant de la déviation du vecteur propre e_3 (performance prédite) et l'angle observé entre (performance observée). Figure d'après Pagano & Turvey, 1995.

tion grandissante dans la communauté des roboticiens depuis la première machine à jongler du mathématicien Claude Shannon dans les années 1970 (Bühler & Koditschek, 1994). Jongler avec une balle, c'est-à-dire dans ce cas la faire rebondir sur une raquette de façon régulière pendant plusieurs cycles, exige en effet de détecter les informations pertinentes pendant la phase aérienne, afin de contrôler les mouvements verticaux de la raquette pour frapper la balle au bon endroit, au bon moment, et avec la vitesse appropriée. Ces mécanismes sont en fait assez simples, et exploitent la physique du rebond.

Tous les corps qui chutent le font avec la même accélération, quelle que soit leur taille ou leur forme. Entre deux impacts, la balle n'est soumise qu'à deux forces : son poids et les frottements provoqués par son déplacement dans l'air. Si l'on considère que ces frottements sont négligeables – ce qui est loin d'être le cas dans une situation réelle de tennis de table, mais qui est raisonnable dans notre tâche de jonglage car la masse de la balle, la vitesse, et la distance parcourue sont faibles –

elle n'est alors soumise qu'à l'action de la gravité. Stéphane Schaal a mis en évidence un phénomène physique étonnant (Schaal *et al.*, 1996). A partir des équations de mouvement gouvernant la trajectoire de la balle à la suite de l'impact, Schaal a montré à l'aide de simulations numériques l'importance capitale de l'accélération de la raquette au moment de l'impact avec la balle (Acc_R) pour stabiliser le rebond au cours du temps. Plus précisément, si Acc_R est positive à chaque rebond, alors une petite variation dans les conditions initiales (par exemple de la vitesse à l'impact) se transmet et s'amplifie au cours des cycles, à tel point que la balle devient rapidement incontrôlable en l'absence de régulation. Son comportement devient chaotique, le régime de rebond est donc instable. A l'inverse, si Acc_R est négative lors de l'impact, alors le comportement de la balle est stable, car les variations initiales sont amorties et supprimées au cours du temps. Une accélération nulle à l'impact correspond à un régime neutre dans lequel les variations initiales sont reproduites au cours des cycles. Les auteurs ont d'autre part montré,

toujours à partir de simulations numériques, l'existence d'une zone privilégiée dans les valeurs négatives de Acc_R , située entre -4 et -1 m.s^{-2} , conduisant à une stabilité maximale. C'est dans cette zone que les variations de vitesse d'un cycle à l'autre sont le mieux amorties et que le rebond converge le plus vite vers un comportement régulier.

Cette analyse physique du rebond au cours du temps est remarquable. Elle suggère en effet qu'il n'est point besoin de percevoir à chaque cycle les conséquences sur la balle du geste de frappe, ni de moduler l'endroit ou encore le moment de l'impact suivant, ni même la vitesse verticale au moment de cet impact, pour jongler de façon stable et régulière. Il suffit de frapper la balle à chaque rebond avec une accélération négative de la raquette, comprise entre -4 et -1 m.s^{-2} . Plus précisément, il suffit que de Acc_R respecte l'égalité suivante :

$$-2g \frac{(1 + \alpha^2)}{(1 + \alpha)^2} < \ddot{r} < 0 \quad \text{Équation 5}$$

où g est l'accélération due à la gravité, α le coefficient d'élasticité de la balle sur la raquette, et Acc_r l'accélération de la raquette au moment de l'impact.

Les sujets humains en situation de jonglage exploitent-ils spontanément les régularités dynamiques dictées par les lois de Newton? La réponse est oui. Sternad *et al.* (2001) ont les premiers montré dans une tâche de jonglage réel des résultats compatibles avec les simulations numériques, avec des valeurs d'accélération comprise dans l'intervalle $[-4; -1 \text{ m.s}^{-2}]$. Plus récemment, un dispositif de réalité virtuelle, *Virtual Bouncing*, a été développé afin de manipuler simplement les paramètres de l'équation 5, telle la gravité (virtuelle) et l'élasticité de la balle (virtuelle). Ces manipulations permettent de modifier les valeurs d'accélération naturellement stables, de les décaler vers des valeurs plus négatives par exemple, et d'étudier les capacités d'adaptation des sujets humains à ces perturbations (Siegler *et al.*, 2003; Morice *et al.*, 2005).

CONCLUSION

Le mouvement humain tel qu'on peut l'observer (marcher, courir, saisir un objet, etc.), résulte de l'intégration de mécanismes très divers (neuronaux, mécaniques, cognitifs, perceptifs, physiologiques, etc.), opérant à des échelles spatiales (microscopiques, macroscopiques) et temporelles (de la milliseconde à la décennie ou plus) nombreuses et imbriquées. La compréhension des mécanismes assurant sa genèse au sein du système nerveux central, son pilotage, sa stabilité ou son adaptabilité, reste aujourd'hui un défi pour les chercheurs dans de nombreux secteurs de recherche. Le *plaidoyer pour une biologie physique* exprimé dans cet article vise à souligner l'intérêt d'étudier les contraintes physiques organisant la production motrice. D'une part car ces contraintes révèlent l'existence de nombreuses informations (e.g., visuelles, proprioceptives) à même d'assurer la régula-

tion du mouvement, et d'autre part car elles offrent à l'acteur des solutions motrices qui, une fois découvertes, rendent cette régulation parcimonieuse et efficace.

Remerciements. – L'auteur tient à remercier le conseil d'administration de la Société française de Biologie, en particulier Bernard ROSSIGNOL, pour avoir permis l'organisation de la séance du 18 mai 2005 et la rédaction de cet article. Les travaux réalisés ont bénéficié du soutien de l'*Institut Universitaire de France* et du réseau européen *Enactive Interfaces* (contrat IST #002114).

BIBLIOGRAPHIE

- Bardy B.G., La régulation visuelle des déplacements. In: Delorme A. & Flückiger M. (Eds.), *Perception et réalité. Une introduction à la psychologie des perceptions* (pp. 351-373). 2003. Bruxelles : DeBoeck.
- Bardy B.G., Warren W.H. & Kay B.A., Motion parallax is used to control postural sway during walking. *Experimental Brain Research*, 1996, *111*, 271-282.
- Bardy B.G., Warren W.H. & Kay B.A., The role of central and peripheral vision in postural control during walking. *Perception & Psychophysics*, 1999, *61*, 1356-1368.
- Bell C., On the nervous circle which connects the voluntary muscles with brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1826, *116*, 163-176.
- Bernardin D., Contribution du tenseur d'inertie à la perception et au contrôle d'un geste pluri-articulé de pointage. Thèse de Doctorat en Sciences du Sport, de la Motricité, du Mouvement Humain, 2005, Université Paris-Sud 11.
- Bernardin D., Isableu B., Fourcade P. & Bardy B.G., Differential exploitation of the inertia tensor during multi-joint arm reaching. *Experimental Brain Research*, 2005, *167*, 487-495.
- Bernstein N., *The co-ordination and regulation of movement*. 1967. London: Pergamon.
- Bühler M., Koditschek D.E. & Kindlmann P.J., Planning and control of a juggling robot. *International Journal of Robotics Research*, 1994, *13*, 101-118.
- Cappozzo A., Analysis of the linear displacement of the head and trunk during walking at different speeds. *Journal of Biomechanics*, 1981, *14*, 411-425.
- Friedman M.B., How birds use their eyes. In: Wright P. *et al.* (Eds.), *Neural and endocrine aspects of behaviour in birds*. 1975. Amsterdam : Elsevier.
- Frost B.J., The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon. *Journal of Experimental Biology*, 1978, *74*, 187-195.
- Gibson J.J., *The Perception of the visual world*. 1950. Boston : Houghton Mifflin.
- Gibson J.J., *The senses considered as perceptual systems*. 1996. Boston : Houghton Mifflin.
- Gibson J.J., Olum P. & Rosenblatt F., Parallax and perspective during aircraft landings. *American Journal of Psychology*, 1955, *68*, 372-385.
- Keele S.W., Behavioral analysis of movement. In: Brooks V.B. (Ed.), *Handbook of physiology: Section 1: The nervous system: Vol. 2. Motor Control, Part 2*. 1981. Baltimore, MD : American Physiology Society.
- Kim N.-G., Turvey M.T. & Growney R., Wayfinding and the sampling of optical flow by eye movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1996, *22*, 1314-1319.
- Koenderink J.J., Optic flow. *Vision Research*, 1986, *26*, 161-180.
- Longuet-Higgins H.C. & Prazdny K., The interpretation of a moving retinal image. *Proceedings of The Royal Society of London*, 1980, *B208*, 385-397.
- Morice A., Siegler I., & Bardy B.G., Exploiting new perception-action solutions in ball bouncing. In: Rosenblum L. (Eds.),

- Studies in perception and action VIII*. 2005. Hillsdale, NJ : Erlbaum, in press.
- Pagano C.C. & Turvey M.T., The inertia tensor as a basis for the perception of limb orientation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1995, 21, 1070-1087.
- Pagano C.C. & Turvey M.T., Eigenvectors of the inertia tensor and perceiving the orientations of limbs and objects. *Journal of Applied Biomechanics*, 1998, 14, 331-359.
- Schaal S., Sternad D. & Atkeson C.G., One-handed juggling: a dynamical approach to a rhythmic movement task. *Journal of Motor Behavior*, 1996, 28, 165-183.
- Schmidt R.A., A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, 1975, 82, 225-260.
- Shaw R., Turvey M.T. & Mace W., (Ecological psychology: The consequence of a commitment to realism. In: Weimerd W. & Palermo D. (Eds.), *Cognition and the symbolic process*. 1982. Hillsdale, NJ : Erlbaum.
- Siegler I., Akroun C., Mantel B., Warren W. & Bardy B.G., Do humans use gravity-dependent stability properties in a rhythmic ball-bouncing task? *IVth International Conference "Progress in Motor Control IV"*. Caen (France) : 20-23 août 2003.
- Sternad D., Duarte M., Katsumata H. & Schaal S., Bouncing a ball: tuning into dynamic stability. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2001, 27, 1163-1184.
- Stoffregen T.A. & Bardy B.G., On specification and the senses. *Behavioral and Brain Sciences*, 2001, 24, 195-261.
- Stoffregen T.A. & Riccio G.E., An ecological theory of orientation and the vestibular system. *Psychological Review*, 1988, 95, 3-14.
- Turvey M.T., Dynamic touch. *American Psychologist*, 1996, 51, 1134-1152.
- Turvey M.T., Fitch H.L. & Tuller B., The Bernstein perspectives: I. The problems of degrees of freedom and context – Coordinations variability. In: Kelso J.A.S. (Ed.), *Human motor behavior* (pp. 239-252). 1982. Mahwah, NJ : Erlbaum.
- Turvey M.T., Shaw R.E. & Mace W., Issues in the theory of action: degrees of freedom, coordinative structures and coalitions. In: Requin J. (Ed.), *Attention and performance*, Vol. 7 (pp. 557-595). 1978. Hillsdale, NJ : Erlbaum.
- Von Holst E., Relations between the central nervous system and the peripheral organs *British Journal of Animal Behavior*, 1954, 2, 89-94.
- Warren W.H., Action modes and laws of control for the visual guidance of action. In: Meijer O.G. & Roth K. (Eds.), *Complex movement behaviour: "The" motor-action controversy* (pp. 339-380). 1988. Amsterdam : North Holland.
- Warren W.H., Kay B. & Yilmaz E., Visual control of posture during walking: functional specificity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1996, 22, 818-838.
- Yang J.F., Winter D.A. & Wells R.P., Postural dynamics of walking in humans. *Biological Cybernetics*, 1990b, 62, 321-330.