

**LES POSTEFFETS MOTEURS POSTURAUX : MÉCANISMES SOUS-JACENTS
ET EXPLOITATION THÉRAPEUTIQUE CHEZ LES PERSONNES AMPUTÉES**

par
Cyril Duclos

Thèse de doctorat effectuée en cotutelle
à
L'école de réadaptation
Faculté de Médecine
Programme de sciences biomédicales, option réadaptation
Université de Montréal

Et
à
L'UFR Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement
Université de Provence, Aix-Marseille I
Ecole Doctorale (ED62) des Sciences de la Vie et de la Santé
des Universités Aix-Marseille I, II et III

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures de l'Université de Montréal
en vue de l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)
en Sciences Biomédicales, option réadaptation

Et
à l'Université de Provence, Aix-Marseille I,
en vue de l'obtention du grade de docteur
en Neurosciences

Juin 2006
© Cyril Duclos, 2006

Université de Montréal
Faculté des études supérieures
et
Université de Provence, Aix-Marseille I
Ecole Doctorale (ED62) des Sciences de la Vie et de la Santé

Cette thèse intitulée :

**LES POSTEFFETS MOTEURS POSTURAUX : MÉCANISMES SOUS-JACENTS
ET EXPLOITATION THÉRAPEUTIQUE CHEZ LES PERSONNES AMPUTÉES**

présentée et soutenue à l'Université de Provence par :
Cyril Duclos

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Président, directeur de recherche (Université de Provence)	Jean-Pierre Roll, Professeur, Université de Provence
Directeur de recherche (Université de Montréal)	Robert Forget, Professeur, Université de Montréal
Membre du jury	Régine Roll, Ingénieur de Recherche, Université de Provence/CNRS
Membre du jury	Francis Lestienne, Professeur, Université de Caen
Examineur externe	Julien Doyon, Professeur, Université de Montréal
Examineur externe	Marco Schieppati, Professeur, Université de Pavie

Résumé

Le "**posteffet moteur**" est un **mouvement involontaire et durable**, qui se manifeste après la contraction isométrique volontaire et prolongée d'un muscle. Bien que décrit il y a près d'un siècle par Kohnstamm (1915), ses bases neurobiologiques restent mal comprises. Dans une double perspective fondamentale et clinique, nous avons conduit quatre expérimentations destinées à élucider les mécanismes de ce phénomène et à en exploiter les caractéristiques singulières.

Les résultats, obtenus grâce aux méthodes posturographique et d'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle, nous ont permis :

- de mettre en évidence l'existence de **posteffets posturaux** après 30 secondes de contraction isométrique volontaire de différents groupes musculaires cervicaux chez des sujets sains. Ils se manifestaient par des inclinaisons du corps qui **duraient** plus d'une dizaine de minutes et étaient **orientées** selon le groupe musculaire concerné.
- d'identifier des aires cérébrales impliquées dans des **posteffets segmentaires** induits par contraction volontaire isométrique et vibration des muscles du poignet. Il s'agit d'un réseau cérébral proche de celui activé lors d'une contraction volontaire, incluant les aires pré-motrice, motrice primaire et motrice supplémentaire, le cortex sensoriel primaire ainsi que les cortex cingulaire antérieur et pariétal postérieur. Toutefois, l'activation de l'aire motrice supplémentaire cessait avec les stimulations inductrices alors que celle du cervelet coïncidait avec le posteffet.
- de montrer que ces posteffets, induits par contraction ou vibration musculaire, étaient susceptibles de corriger partiellement l'asymétrie posturale de patients amputés d'un membre inférieur en augmentant, **sans action volontaire**, la prise d'appui sur la prothèse. Comme chez les sujets contrôles, les posteffets modifiaient leur posture de façon **orientée** et **durable**.

Notre interprétation est que les posteffets seraient l'expression d'un mécanisme d'adaptation de la référence posturale au message proprioceptif asymétrique et prolongé qui accompagne la contraction et la vibration. Ils refléteraient la composante posturale de l'organisation motrice, normalement intégrée à la commande volontaire. En outre, leurs caractéristiques en font un outil potentiellement efficace en réadaptation, notamment chez les patients amputés ou hémipariés.

Mots-clés : Posteffets, Contraction isométrique volontaire, Vibration tendineuse, Posture érigée, Proprioception, Amputés, Réadaptation, IRMf, Référence posturale.

Abstract

The "**motor posteffect**" is an **involuntary** and **long-lasting** movement, that appears after the prolonged isometric voluntary contraction of a muscle. Although it was described almost one century ago by Kohnstamm (1915), the neurobiological bases of posteffects are still poorly understood. From both a fundamental and a clinical perspective, we conducted four experiments to further understand the mechanisms and to eventually exploit the singular characteristics of this phenomenon.

The results obtained by means of posturographic and functional Magnetic Resonance Imaging methods allowed us to:

- Show that **postural posteffects** can be induced after a 30 second isometric voluntary contraction of several neck muscle groups in healthy subjects. These manifested as body leanings **lasting** more than 10 minutes and with an **orientation** relative to the muscle group previously contracted.
- Identify areas of brain activation during **segmental posteffects** induced after isometric voluntary contraction or vibration of wrist muscles. This implicated cerebral network was very similar to the one involved during voluntary contraction, consisting of the premotor, motor and supplementary motor areas, the primary sensory cortex, and the anterior cingulate and posterior parietal cortex. However, while activation in the supplementary motor area stopped when the stimulations ended, the cerebellum was activated specifically during the posteffects.
- Demonstrate that the posteffects, induced after muscle contraction or vibration, partially corrected the postural asymmetry of persons with a lower leg amputation through an increased, **involuntary**, weight bearing on the prosthesis. **Oriented** and **long-lasting** posteffects were induced in amputees in the same way as in control subjects.

Our interpretation is that these posteffects are the expression of an adaptation mechanism of the postural reference frame to the asymmetric and prolonged proprioceptive

message associated with isometric voluntary contraction and vibration. The posteffects may correspond to the postural component of the motor organization which is normally linked to voluntary command. Therefore, due to their characteristics, posteffects could potentially be an efficient rehabilitation tool, particularly in amputee or stroke patients.

Keywords: Posteffect, Isometric voluntary contraction, Tendon vibration, Proprioception, Standing posture, Amputees, Rehabilitation, fMRI, Postural reference.

Table des matières

RÉSUMÉ	III
ABSTRACT	V
TABLE DES MATIÈRES	VII
LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES	IX
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS	X
DÉDICACE	XI
REMERCIEMENTS	XIII
PUBLICATIONS ASSOCIÉES À CE TRAVAIL	XIV
PRÉSENTATION DU SUJET	1
REVUE DE LA LITTÉRATURE	2
1 LE PHÉNOMÈNE DES POSTEFFETS	2
1.1 <i>Posteffets tactilo-kinesthésiques</i>	2
1.2 <i>Posteffets visuels et vestibulaires</i>	3
1.3 <i>Posteffets visuo-moteurs</i>	3
1.4 <i>Posteffets d'origine multimodale</i>	5
2 LES POSTEFFETS MOTEURS INDUITS APRÈS CONTRACTION ISOMÉTRIQUE VOLONTAIRE ET VIBRATION MUSCULAIRE	5
2.1 <i>Manifestations électromyographiques</i>	6
2.2 <i>Manifestations perceptives</i>	9
2.3 <i>Manifestations posturales</i>	10
3 ORIGINE DES POSTEFFETS : LES HYPOTHÈSES EN PRÉSENCE	13
3.1 <i>Deux stimulations proprioceptives musculaires pour un même posteffet</i> ..	13
3.2 <i>L'hypothèse "périphérique"</i>	15
3.3 <i>L'hypothèse "centrale"</i>	17
4 LE MODÈLE POSTURAL DU CORPS	19
4.1 <i>Quelques rappels biomécaniques</i>	19
4.2 <i>Organisation centrale de la posture : un niveau de référence et un niveau de contrôle</i>	21
4.3 <i>Activités cérébrales et posture</i>	23
4.4 <i>Contributions sensorielles au contrôle postural</i>	25
4.4.1 Proprioception et posture	25
4.4.2 Contrôle multimodal de la posture érigée	30
5 AMPUTATION ET CONTRÔLE POSTURAL	37
5.1 <i>Déficits posturaux liés à l'amputation d'un membre inférieur</i>	37
5.2 <i>Modification des représentations cérébrales après amputation</i>	38
5.3 <i>Réadaptation physique</i>	39
5.3.1 Phase post-opératoire pré-prothétique	40
5.3.2 Phase prothétique	40
5.3.3 Phase de retour aux activités professionnelles et récréatives	41
5.3.4 Evaluation fonctionnelle des patients amputés d'un membre inférieur	42
HYPOTHÈSES	43
OBJECTIFS	44
MÉTHODOLOGIE	45
1 LES SUJETS	45
2 LES INTERVENTIONS EXPÉRIMENTALES	47
2.1 <i>La contraction volontaire isométrique</i>	47
2.2 <i>La vibration tendineuse</i>	48
2.3 <i>La contraction isométrique involontaire par stimulation électrique</i>	49
3 L'ACQUISITION, LE TRAITEMENT ET L'ANALYSE DE DONNÉES	50
3.1 <i>Posturographie statique et dynamique</i>	50
3.2 <i>Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle</i>	55
3.3 <i>Electromyographie</i>	58

RÉSULTATS	60
1 CONSÉQUENCES POSTURALES DURABLES ET ORIENTÉES DE LA CONTRACTION VOLONTAIRE DE LA MUSCULATURE CERVICALE : LES POSTEFFETS MOTEURS POSTURAUX.	60
<u>Article 1</u> : Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions. Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll, J-P. 2004, <i>Experimental Brain Research</i> , 158(1) : 58-66.	
2 EXISTE-T-IL UN SUBSTRAT CÉRÉBRAL SUSCEPTIBLE DE RENDRE COMPTE ET D'INTERPRÉTER LES POSTEFFETS MOTEURS ?	72
<u>Article 2</u> : Cerebral correlates of the "Kohnstamm phenomenon": an fMRI study. Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, accepté pour publication dans <i>NeuroImage</i> .	
3 EXPLOITATION DES POSTEFFETS POUR LUTTER CONTRE LES DÉFICITS POSTURAUX DES PERSONNES AMPUTÉES D'UN MEMBRE INFÉRIEUR.....	93
<u>Article 3</u> : Static and dynamic postural changes after sustained neck muscle contraction in persons with a lower leg amputation Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R, soumis pour publication dans <i>Physical Therapy</i> .	
<u>Article 4</u> : Vibration-induced posteffects: a means to improve postural asymmetry in lower leg amputees ? Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R, en révision pour publication dans <i>Gait & Posture</i> .	
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	123
1 SUR L'ORIGINE DES POSTEFFETS	123
1.1 <i>L'expression des posteffets moteurs est contexte-dépendante</i>	124
1.2 <i>Les posteffets, manifestation d'un mécanisme fondamental de l'organisation motrice</i>	126
1.3 <i>Posteffets, mémoire motrice et apprentissage</i>	129
2 SUR LA POSSIBLE UTILISATION DES POSTEFFETS A DES FINS REEDUCATIVES	130
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	135
CRÉDITS ICONOGRAPHIQUES	150

Liste des tableaux et figures

TABLEAU 1 : CARACTÉRISTIQUES CLINIQUES DES SUJETS AMPUTÉS	46
FIGURE 1 : ADAPTATION PRISMATIQUE LORS DU LANCER DE FLÉCHETTES CHEZ DES SUJETS SAINS ET CÉRÉBELLO-LÉSÉS.....	4
FIGURE 2 : POSTEFFET SEGMENTAIRE APRÈS CONTRACTION ISOMÉTRIQUE VOLONTAIRE.....	7
FIGURE 3 : POSTEFFET SEGMENTAIRE APRÈS VIBRATION.....	7
FIGURE 4 : POSTEFFETS POSTURAUX INDUITS APRÈS VIBRATION.....	11
FIGURE 5 : POSTEFFETS LOCOMOTEURS INDUITS APRÈS CONTRACTION ISOMÉTRIQUE VOLONTAIRE ...	12
FIGURE 6 : REPRÉSENTATION DU MODÈLE HIÉRARCHIQUE D'ORGANISATION DU SYSTÈME POSTURAL..	22
FIGURE 7 : RÉPONSES POSTURALES INDUITES PAR CO-VIBRATION DE MUSCLES CERVICAUX ADJACENTS.....	27
FIGURE 8 : MODULATION DES RÉACTIONS POSTURALES INDUITES PAR VIBRATION DES MUSCLES <i>SPLÉNIUS</i>	27
FIGURE 9 : RÉPONSES POSTURALES PERCEPTIVES ET MOTRICES INDUITES PAR STIMULATION VIBRATOIRE DE LA SOLE PLANTAIRE	32
FIGURE 10 : PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL UTILISÉ POUR METTRE EN ÉVIDENCE L'EXISTENCE DES POSTEFFETS POSTURAUX.....	51
FIGURE 11 : CALCUL DES INDICES EXPÉRIMENTAUX UTILISÉS LORS DES TESTS DE POSTURE DYNAMIQUE.....	54
FIGURE 12 : POSTEFFETS SEGMENTAIRES INDUITS APRÈS 30 SECONDES DE CONTRACTION ISOMÉTRIQUE VOLONTAIRE ET DE VIBRATION DES MUSCLES <i>EXTENSOR CARPI RADIALIS</i> DU POIGNET DROIT.....	56
FIGURE 13 : DESCRIPTION GRAPHIQUE DU MODÈLE SPÉCIFIÉ POUR NOTRE PROTOCOLE IRMF.....	57
FIGURE 14 : POSTEFFETS POSTURAUX CONSÉCUTIFS À LA CONTRACTION DE GROUPES MUSCULAIRES CERVICAUX.....	61
FIGURE 15 : POSTEFFETS SEGMENTAIRES INDUITS APRÈS 30 SECONDES DE CONTRACTION ISOMÉTRIQUE VOLONTAIRE ET DE VIBRATION DES MUSCLES <i>EXTENSOR CARPI RADIALIS</i> DU POIGNET DROIT.....	73
FIGURE 16 : ACTIVATIONS CÉRÉBRALES OBTENUES AU COURS DES POSTEFFETS SEGMENTAIRES	73
FIGURE 17 : POSTEFFETS POSTURAUX INDUITS PAR VIBRATION CHEZ UN SUJET CONTRÔLE ET CHEZ UN PATIENT AMPUTÉ.....	95

Liste des sigles et abréviations

ANOVA : ANalysis Of VAriance

BA : Brodman Area

CHU : Centre Hospitalier Universitaire

CM : Centre de Masse

CP : Centre de Pression

EEG : Electro-EncéphaloGraphie

EPI : Echo Planar Imaging

EMG : Electromyographie

FDR : False Discovery Rate

FWHM : Full-Width-at-Half-Maximum

hrf : haemodynamic response function

IRMf : Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle

MEG : Magnéto-EncéphaloGraphie

MVC : Maximal Voluntary Contraction

PCSD : Post-Contraction Sensory Discharge

RMS : Root Mean Square

RTV : Réponse Tonique Vibratoire

RVA : Réponse Vibratoire Antagoniste

SMA : Supplementary Motor Area

TEP : Tomographie par Emission de Positron

TMS : Transcranial Magnetic Stimulation

A Christina, que cette thèse a fait entrer dans ma vie...

"Tu réfléchiras aux conséquences de tes actes !"

Injonction parentale

"...Eh bien messieurs, il arrive que je l'ai remarquée seulement il y a deux ans, pour la première fois, et je ne sache pas qu'avant moi elle ait été indiquée explicitement par d'autres. Singulière faiblesse de nos facultés d'observation qui fait que nous ne voyons pas les choses cependant parfaitement visibles sans le concours d'une adaptation particulière de notre esprit. Une fois la chose vue et bien vue, il est facile d'apprendre aux autres à la voir à leur tour. Mais le tout est de la voir une première fois..."

Jean-Martin Charcot. *Deuxième leçon, polyclinique du mardi 30 octobre 1888*

"...Maintenant, j'en suis sûr, chers malheureux tontons,
 Vous, l'ami des Tommi's, vous, l'ami des Teutons,
 Si vous aviez vécu, si vous étiez ici,
 C'est vous qui chanteriez la chanson que voici,
 Chanteriez, en trinquant ensemble à vos santés,
 Qu'il est fou de perdre la vi' pour des idé's,
 Des idé's comme ça, qui viennent et qui font
 Trois petits tours, trois petits morts, et puis s'en vont,
 Qu'aucune idée sur terre est digne d'un trépas,
 Qu'il faut laisser ce rôle à ceux qui n'en ont pas..."

Georges Brassens. *Les deux Oncles, 1965*

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier les membres du jury qui ont accepté d'évaluer et de critiquer ce travail, Messieurs les Prs Marco Schieppati et Julien Doyon, rapporteurs externes, et Monsieur le Pr Francis Lestienne, examinateur.

Je voudrais remercier Jean-Pierre Roll, directeur du Laboratoire de Neurobiologie Humaine (UMR CNRS 6149) et de ce travail, qui m'a accueilli et encadré depuis septembre 2001, alors qu'il commençait à me connaître un peu.

Je voudrais remercier Robert Forget, co-directeur de ce travail, qui m'a accueilli et encadré dans son laboratoire, à l'Institut de Réadaptation de Montréal, alors qu'il ne me connaissait pas encore.

Même si elle occupe une position moins officielle, je tiens à remercier très profondément Régine Roll, codirectrice exécutive de cette thèse. Son implication, son souci du détail de l'écriture et de la présentation orale et sa disponibilité sont largement responsables de la réalisation et de l'aboutissement de ce travail.

Encore une fois, je remercie tous les participants, qui, en se prêtant à ce jeu de cour d'école que sont les posteffets, ont permis la réalisation de cette thèse, avec une mention spéciale pour les patients de l'Institut de Réadaptation de Montréal et de l'Hôpital Lindsay de Réadaptation à Montréal.

Je voudrais également remercier Anne Kavounoudias, pour ses conseils, son aide pour le traitement des données, en particulier de Neuro-Imagerie.

Je remercie aussi Loïc Bonnier, Jean-Louis Demaria et Nadia Tir de l'UMR 6149, Jean-Luc Anton, Bruno Nazarian et Muriel Roth du Centre IRMf du CHU La Timone à Marseille, Michel Goyette, Aline Loiseau, Daniel Marineau, Monia Michaux, Jean-Philippe Mongeau à l'Institut de Réadaptation de Montréal, et Denise D'Anjou à l'École de Réadaptation de l'Université de Montréal.

Enfin, ma famille, Monique, Joseph, Gaëlle, Christophe, mes amis, Emmanuelle, Olivier, Elodie, Josette, Nathaly, Guillaume, Omer, Sibèle, Jean-François, Jean-Marc et Claire, Lucie, Louise et Elin, Georges, Thelonious, Glenn, Ludwig et Frederic et tous les autres, qui ont été là au cours de ces années de travail, de découragement, de découverte et de plaisir.

Pour ce travail, j'ai été financé par une allocation de recherche du Ministère délégué à la Recherche Français, ainsi que le Consulat Général de France au Québec et le Ministère des Relations Internationales du Québec dans le cadre de ma cotutelle. Le Laboratoire de Neurobiologie Humaine a assuré le financement des derniers mois consacrés à la rédaction de ma thèse.

Merci à tous.

Publications associées à ce travail

Articles de rang A

Article 1 : Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. 2004, *Experimental Brain Research*, 158(1) : 58-66.

Article 2 : Cerebral correlates of the "Kohnstamm phenomenon": an fMRI study.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, accepté pour publication dans *NeuroImage*.

Article 3 : Static and dynamic postural changes after sustained neck muscle contraction in persons with a lower leg amputation

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R, soumis pour publication dans *Physical Therapy*.

Article 4 : Vibration-induced posteffects: a means to improve postural asymmetry in lower leg amputees ?

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R, en révision pour publication dans *Gait & Posture*.

Articles de rang B

Posteffets posturaux après contraction volontaire isométrique de la musculature cervicale.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. Dans : Weber B, Lacour M. *Bipédie, contrôle postural et représentation centrale de la verticalité: données fondamentales et cliniques*. Solal ed. Marseille: 2005.

Communications orales et affichées

Post-effets posturaux de longue durée après contraction volontaire de la musculature cervicale.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. 6^{ième} colloque de la Société française des Neurosciences, Rouen, 14-16 mai 2003 ; *Communication affichée*.

Post-effets posturaux de longue durée après contraction volontaire de la musculature cervicale.

Roll R, **Duclos C**, Kavounoudias A, Roll J-P. APE, 11^{ème} Congrès de Posturologie et Posturologie, Paris, 25-26 Janvier 2004. *Communication orale*.

Change in standing posture of lower limb amputees after muscle vibration: a potential tool for rehabilitation.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R. *Communication orale et résumé* dans *Gait and Posture, Abstracts of the XVIIth Conference of Posture and Gait Research 2005* ; 21 (Suppl. 1) : S129.

Des sensorialités multiples au service de la posture orientée. Quelles applications cliniques ?

Roll R, Kavounoudias A, **Duclos C**; Roll J-P Journées d'Etudes sur l'Infirmité Motrice Cérébrale (CDI), Paris, 15-16 Décembre 2005. *Communication orale*.

Correction de l'asymétrie posturale des amputés d'un membre inférieur après vibration et contraction de muscles posturaux.

Duclos C, Institut de réadaptation de Montréal, 16 mai 2005. *Communication orale*.

Change in standing posture of lower limb amputees after muscle vibration: A potential tool for rehabilitation.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R. Colloque de l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé, Marseille, 3 juin 2005. *Communications orale et affichée*.

Présentation du sujet

Le travail exposé ici concerne les conséquences d'activités sensori-motrices prolongées sur l'organisation de la posture érigée et du mouvement. Il s'agit du "posteffet" moteur qui se manifeste par l'occurrence d'un mouvement involontaire consécutif à une contraction musculaire prolongée. Les enfants s'amusent du posteffet lorsqu'ils jouent au "jeu de l'ange" : les bras et le corps enserrés par un complice, l'enfant pousse de toutes ses forces pour écarter les bras pendant plusieurs dizaines de secondes. Lorsque l'étreinte est relâchée, les bras s'élèvent involontairement : l'enfant "fait l'ange".

Défini comme "réflexe tonodynamique" ou encore comme "contraction posthume" par Pierron (1957), cette postcontraction, ou "posteffet", a été décrite pour la première fois dans une revue scientifique par Kohnstamm en 1915, après qu'elle ait été mentionnée par Salmon en 1914. Depuis, le posteffet a été relativement peu étudié et est encore mal compris.

Pourquoi une action volontaire se prolonge-t-elle alors que la commande a cessé et que l'intention d'agir n'existe plus ? Cette question à elle seule ouvre la voie à deux types d'investigations : l'une plus fondamentale concerne la compréhension des mécanismes nerveux centraux et/ou périphériques susceptibles d'alimenter le phénomène ; l'autre, à visée clinique, laisse entrevoir l'exploitation thérapeutique possible du phénomène pour renforcer l'arsenal des méthodes de réadaptation des déficits perceptifs et moteurs.

Dans ce cadre, nous avons cherché à mieux comprendre les posteffets moteurs chez des sujets sains et à les utiliser comme moyen d'entrée dans le système postural déficitaire de sujets amputés à travers plusieurs travaux expérimentaux consistant à :

- Etudier les conséquences posturales d'une contraction volontaire isométrique prolongée de la musculature cervicale chez des sujets contrôles,
- Rechercher les éventuels corrélats cérébraux des posteffets moteurs induits par contraction volontaire isométrique ou vibration musculaire prolongée de muscles du poignet chez des sujets sains, au moyen de la technique d'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf).
- Evaluer la possibilité d'évoquer des posteffets moteurs posturaux à partir d'une contraction volontaire isométrique ou d'une vibration musculaire prolongée de certains groupes musculaires, en vue d'une utilisation thérapeutique ultérieure chez des personnes amputées d'un membre inférieur, qui présentent des déficits posturaux affectant leur qualité de vie à long terme.

Revue de la littérature

1 *LE PHÉNOMÈNE DES POSTEFFETS*

L'exemple de posteffets qui est sans doute le plus connu est la "post-image". Après une stimulation visuelle de forte intensité, comme un flash lumineux, la perception d'une trace ressemblant au stimulus persiste sur la rétine (Coltheart 1980, Gilroy et Blake 2005). Le même phénomène existe dans le système auditif, où, par exemple, un son de fréquence fixe est perçu avec une fréquence décroissante après l'écoute d'un son de fréquence ascendante (Shu et al 1993, Dong et al 1999) ou encore un son est perçu dans une bande de fréquence absente de la stimulation sonore préalable (Hoke et al 1996). La persistance du posteffets dépend de la durée de la stimulation initiale.

Ce rappel rapide de quelques posteffets pouvant être évoqués dans différents canaux sensoriels montre que ces effets consécutifs à une stimulation sensorielle sont largement répandus dans l'organisation nerveuse. Puisque l'objet de notre étude concerne plus particulièrement les posteffets moteurs consécutifs aux contractions et aux vibrations musculaires, il nous a paru intéressant de regrouper un certain nombre de posteffets qui se manifestent dans les différents canaux sensoriels participant à la perception du mouvement.

1.1 **Posteffets tactilo-kinesthésiques**

A la suite du maintien de la main sur la surface d'un cylindre en rotation pendant deux minutes, la perception de mouvement reste présente après l'arrêt du cylindre, même si la main s'en écarte, qu'elle soit placée sur une autre surface ou qu'elle reste en l'air (Hollins et Favorov 1994). Ce mouvement illusoire est d'autant plus prégnant que la durée de stimulation préalable est plus longue et sa direction est généralement perçue comme opposée à celle de la rotation du cylindre.

Un posteffets peut aussi apparaître après une période d'adaptation statique à une stimulation tactile quand la main est posée sur une surface concave ou convexe. L'appréciation consécutive de la courbure d'une autre surface par les informations cutanée et proprioceptive de la paume de la main est biaisée en direction opposée à celle de la première surface. Par exemple, la seconde surface est perçue comme étant plus concave si la surface conditionnante était convexe. La durée du conditionnement et de la transition entre les deux surfaces détermine l'intensité et la durée du posteffets (Vogels et al 1996).

1.2 Posteffets visuels et vestibulaires

En dehors de la "post-image", purement visuelle, déjà évoquée plus haut, un posteffets peut également être déclenché après l'observation d'une large scène visuelle en mouvement. Il se manifeste par exemple lorsque, après avoir observé une chute d'eau de façon prolongée, une scène fixe est perçue en mouvement vers le haut (Chaudhuri 1990, Anstis et al 1998, Culham et al 1999, Harris et O'Carroll 2002). En parallèle, une inclinaison posturale du corps peut apparaître dans la direction du mouvement visuellement observé pendant la chute d'eau, et être suivie d'un posteffets postural de quelques secondes et en direction opposée, lorsque la scène visuelle est désormais fixe (Reason et al 1981).

L'interprétation proposée par Anstis et al (1998) et Culham et al (1999) est celle d'une adaptation des cellules du cortex visuel spécialisées dans la perception du mouvement. Cette adaptation serait à l'origine d'une recalibration des relations entre la vision et les autres sens, en particulier vestibulaire, afin de résoudre le conflit créé par la stimulation en mettant en correspondance les perceptions et les signaux sensoriels effectivement délivrés (Harris et al 1981, Reason et al 1981, Anstis et al 1998). La vision "perçoit" un mouvement alors que le système vestibulaire ou la proprioception n'en détecte pas. L'effet postural induit atténuerait au moins partiellement ce conflit. Pour le posteffets, le phénomène serait opposé. Le système visuel est "adapté" à la vision d'un mouvement. De ce fait, le sujet perçoit la scène visuelle, pourtant statique, en mouvement et répond par une oscillation posturale jusqu'à ce que le système visuel se soit "désadapté" et revienne aux conditions "normales" (Harris et al 1981).

De la même façon, un posteffets d'origine vestibulaire est observé après une stimulation par accélération de la tête d'une dizaine de secondes. Ce posteffets est décrit comme un "after-nystagmus", de direction opposée à celle du nystagmus physiologique présent au cours de la stimulation, qui consiste à ramener l'œil dans sa position centrale pour maintenir la fixation visuelle. Cet "after-nystagmus" est très comparable à celui induit après le défilement d'une scène visuelle et peut être renforcé par le déplacement préalable de la tête (Koenig et Dichgans 1981).

1.3 Posteffets visuo-moteurs

Conséquence perceptivo-motrice d'une distorsion prolongée et monotone de l'environnement visuel à l'aide de prismes optiques, les posteffets consécutifs à l'adaptation

prismatique ont fait l'objet d'un très grand nombre de travaux (Paillard et al 1981, Redding et al 2005). Utilisée principalement pour mettre en évidence les mécanismes de plasticité du système nerveux central, cette méthodologie consiste pour le sujet à corriger l'erreur de pointage directionnel vers une cible, induite initialement par le port de prismes en effectuant des mouvements dirigés sous contrôle visuel. Après adaptation à cette recalibration oculo-manuelle, le retrait des prismes entraîne un posteffet, ou effet consécutif, qui conduit le sujet à commettre une erreur de repérage de direction opposée. Bien que les conditions d'occurrence de l'adaptation et de l'effet consécutif varient en fonction de nombreux facteurs comme la durée de l'exposition aux prismes ou la nature active ou passive du mouvement, ce posteffet est robuste et peut durer plusieurs minutes, voire plusieurs jours (Redding et Wallace, 1994, Hatada et al 2006). Diverses interprétations reposant sur une modification proprioceptive, oculomotrice ou plus simplement visuelle ont été évoquées pour expliquer le phénomène (Harris 1963). L'implication du cervelet dans ces mécanismes adaptatifs semble admise, comme l'attestent un certain nombre d'études réalisées chez des patients présentant une lésion cérébelleuse (Figure 1, Thach et al 1992, Redding et al 2005).

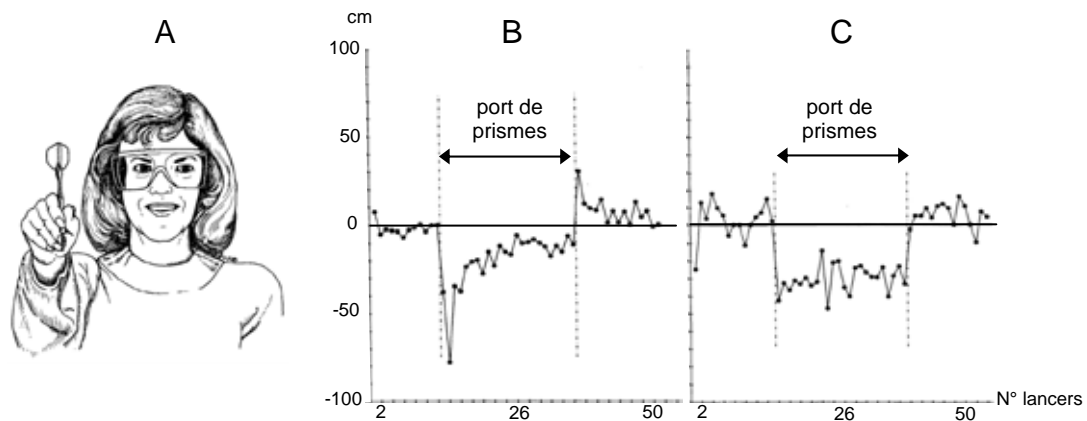


Figure 1 : Adaptation prismatique lors du lancer de fléchettes (A) chez des sujets sains (B) et cérébello-lésés (C). Au cours des premiers essais, les lancers sont décalés du côté de la déviation visuelle induite par les prismes portés par le sujet. La correction intervient progressivement avec la répétition des lancers. Au retrait des prismes, un posteffet apparaît sous la forme d'un décalage en sens opposé, démontrant l'adaptation de la coordination œil-main à la perturbation visuelle préalable (B). La lésion cérébelleuse, tout comme celle de l'olive inférieure, noyau de projection cérébelleuse, empêche cette adaptation (C). D'après Thach et al (1992). © 1992 by Annual Reviews

1.4 Posteffets d'origine multimodale

Les posteffets peuvent aussi résulter de la stimulation combinée de différentes modalités sensorielles. Ceci est particulièrement vrai de la posture érigée à laquelle contribuent toutes les sensibilités impliquées dans la perception du mouvement, comme lors du "mal de terre" décrit par les marins, au retour d'une campagne en mer. Ce posteffets se manifeste particulièrement lorsqu'ils se trouvent dans un endroit exigu dont les parois semblent alors osciller de façon aussi régulière que le pont du bateau sur lequel ils se trouvaient auparavant.

Des posteffets analogues ont été décrits après des vols paraboliques durant lesquels des périodes d'hyper- et d'hypo-gravité se succèdent pendant plusieurs heures (Lackner et Graybiel 1980). Après leur retour au sol, les sujets décrivent des perceptions d'oscillations portant sur le corps propre ou sur l'environnement. Dans ce cas, comme dans celui des marins, la proprioception, le tact plantaire, le système vestibulaire et la vision ont été stimulés par les mouvements réguliers du pont ou par les efforts alternés imposés par les changements de gravité. Les posteffets qui en résultent sont probablement la manifestation de l'adaptation aux variations répétées de l'environnement, adaptation qui persisterait jusqu'à ce que la ré-adaptation aux conditions "normales" se produise.

2 LES POSTEFFETS MOTEURS INDUITS APRÈS CONTRACTION

ISOMÉTRIQUE VOLONTAIRE ET VIBRATION MUSCULAIRE

Dans la première description du phénomène de posteffets que Kohnstamm fait en 1915, l'exemple qu'il donne est le suivant : après avoir exercé un effort pour écarter le bras, contre une résistance pendant plusieurs dizaines de secondes, il apparaît un mouvement involontaire de ce bras, qui s'écarte du corps, avec une impression de légèreté, lorsque l'on relâche cet effort. Cet effet peut perdurer plusieurs minutes.

Peu d'études ont analysé précisément les paramètres influençant cette post-contraction. La plus complète est sans doute celle de Sapirstein et al en 1937 dans laquelle ces auteurs ont étudié les posteffets qui suivent un effort en flexion de la hanche contre résistance. Lorsque la résistance est levée et après le relâchement, un mouvement de flexion involontaire de la hanche apparaît. Son amplitude est maximale après 25 secondes de contraction et d'autant plus grande que la contraction préalable était intense. Le posteffets

peut aussi intervenir après une répétition de la même contraction et son intensité dépend de contractions concernant d'autres segments corporels, comme c'est le cas avec la manoeuvre de Jendrassik, qui consiste à mobiliser une musculature éloignée en serrant fortement les poings. Par contre, la réalisation d'une contraction opposée, en extension de hanche au moment du relâchement par exemple, ou plus simplement la fatigue musculaire, peuvent inhiber l'effet. D'une manière générale, le posteffets est variable selon les sujets, en termes d'amplitude et de durée, mais constant chez un sujet testé à différents jours.

D'autres types de contractions ou certaines consignes sont également susceptibles d'induire ces posteffets (Craske et Craske 1986). Par exemple, si une contraction est exercée au niveau des deux bras, mais dans des directions différentes, le posteffets se manifestera sur les deux bras et sa direction sera intermédiaire à celle de chacun des bras lors de la contraction volontaire. D'autre part, après avoir exercé un effort avec l'un de ses bras contre une butée pendant plusieurs dizaines de secondes, le fait de porter une attention soutenue sur l'autre bras peut provoquer un "transfert" du posteffets vers celui-ci. Enfin, le seul fait d'imaginer l'effort d'écartier un bras contre résistance pendant la même durée peut donner naissance à un posteffets moteur.

En dernier lieu, il est à noter que l'application prolongée (30 secondes) d'une vibration sur un groupe musculaire peut également induire un posteffets. Gilhodes et al (1992) ont montré que cette stimulation appliquée au niveau des muscles de l'articulation du coude provoque des posteffets dont les caractéristiques sont tout à fait semblables à celles observées après la contraction volontaire isométrique de même durée (Figures 2 et 3).

En dehors de l'aspect "insolite" de cette manifestation motrice durable et involontaire, il convient de s'interroger sur les mécanismes sous-jacents et tout spécialement sur l'activité neuromusculaire qui l'accompagne.

2.1 Manifestations électromyographiques

La manifestation la plus évidente des posteffets est une augmentation involontaire de l'activité musculaire qui s'accompagne ou non d'un mouvement comme dans les exemples déjà cités (Kohnstamm 1915, Sapirstein et al 1937, Gilhodes et al 1992) ou d'autres décrits dans la littérature (Gurfinkel et al 1989, 1998, Ghafouri et al 1998, Adamson et McDonagh 2004).

Cette activité électromyographique spontanée a été étudiée par Gilhodes et al (1992) au niveau du biceps et du triceps brachial dans le cas d'une contraction isométrique de

trente secondes contre une force de 4-5 kg : sa durée allait de quelques secondes à quelques minutes, et diminuait graduellement avec le temps (Figure 2).

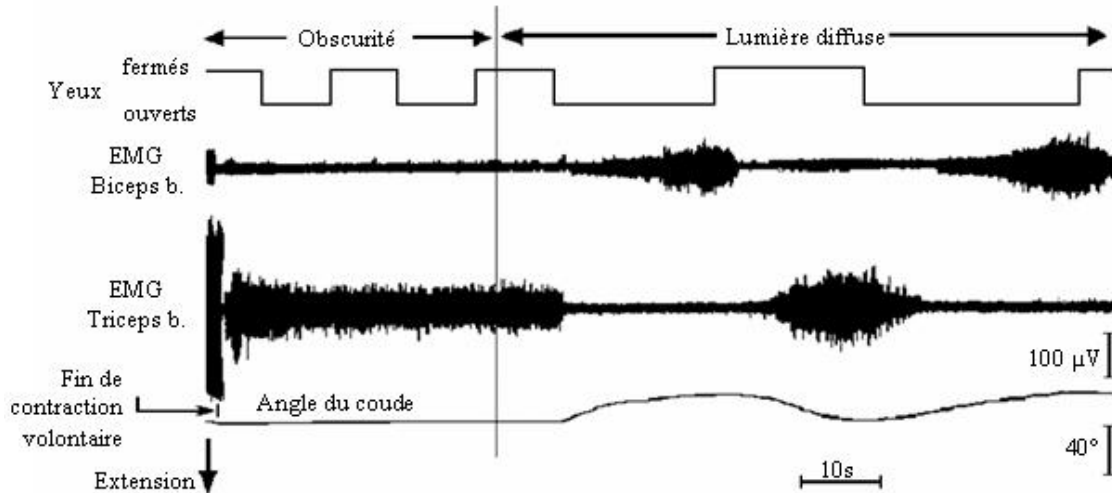


Figure 2 : Posteffet segmentaire après contraction isométrique volontaire de 30 secondes du triceps brachii. Une activité électromyographique involontaire apparaît dans ce muscle, puis se transfère alternativement à l'antagoniste en fonction de l'ouverture des yeux en lumière diffuse. De haut en bas : conditions visuelles, activité EMG du biceps brachii, activité EMG du triceps brachii, angle articulaire du coude (extension vers le bas). D'après Gilhodes et al (1992). © 1992, with permission from Elsevier

Comme nous l'avons déjà mentionné, ces auteurs ont aussi mis en évidence des posteffets aux caractéristiques très similaires dans ces mêmes muscles en conditions de repos, après une vibration de 30 secondes (Figure 3). En revanche, la co-contraction ou la co-vibration à la même fréquence des muscles antagonistes du bras ne donnait naissance à aucun posteffet. Enfin, la simple ouverture ou fermeture des yeux dans une ambiance de lumière diffuse suffisait à transférer l'activité électromyographique du muscle stimulé à son antagoniste (Gilhodes et al 1992) (Figures 2, 3).

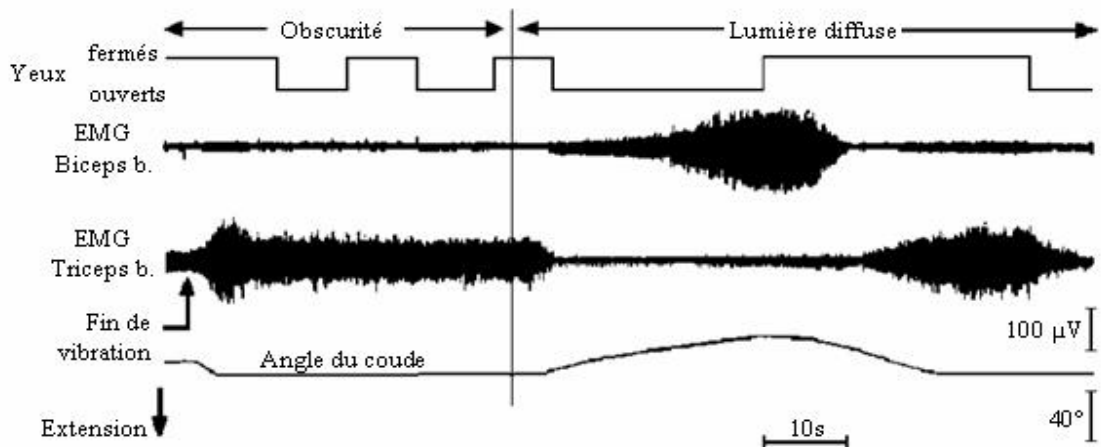


Figure 3 : Posteffet segmentaire après **vibration** de 30 secondes à 70Hz du triceps brachii. Une activité électromyographique involontaire apparaît dans ce muscle, puis se transfère alternativement à l'antagoniste en fonction de l'ouverture des yeux en lumière diffuse. De haut en bas : conditions visuelles, activité EMG du biceps brachii, activité EMG du triceps brachii, angle articulaire du coude. D'après Gilhodes et al (1992). © 1992, with permission from Elsevier

L'influence de la vision sur l'orientation d'un posteffet moteur a été retrouvée récemment par Ghafouri et al (1998) qui induisaient un posteffet en demandant au sujet de maintenir un poids sur l'épaule pendant six minutes. Le mouvement involontaire du bras, consécutif au retrait de la charge, changeait de direction avec l'ouverture des yeux. Dans cette même étude, la modification de la position du sujet, assis ou debout, était également susceptible d'inverser la direction du posteffet.

La position du membre en cause influence également l'intensité de l'activité motrice associée au posteffet. Si le membre est immobilisé, l'intensité du posteffet est diminuée par rapport à une situation où ce mouvement est autorisé (Gilhodes et al 1992, Adamson et McDonagh 2004). De même, si au cours du posteffet, une butée extérieure est atteinte, l'intensité de la contraction involontaire se stabilise. Toutefois, le posteffet retrouve son niveau antérieur si l'opposition est levée. Il est intéressant de noter que cette inhibition transitoire n'est pas imputable aux informations tactiles liées à la butée, puisque les résultats sont identiques après l'anesthésie de la zone cutanée en contact avec la butée (Adamson et McDonagh 2004). Enfin, si un mouvement passif allonge le muscle dans lequel le posteffet se manifeste, celui-ci diminue (Adamson et McDonagh 2004) voire cesse immédiatement (Sapirstein et al 1937, Roll et al 1980).

Des posteffets plus globaux, impliquant l'ensemble d'un membre inférieur, peuvent être évoqués par l'application continue de vibrations, de vingt secondes à cinq minutes, sur l'un des muscles qu'il abrite. Une activation musculaire rythmique, proche de celle de la marche se manifeste ainsi chez des sujets soutenus par un support élevé, jambes pendantes. Dans certains cas, cette activation rythmique se maintenait pendant quelques cycles après l'arrêt de la vibration, mais la "direction" de ce patron électromyographique de marche n'est pas directement associée à la stimulation d'un muscle particulier (Gurfinkel et al 1998, 1999). On notera que si la manoeuvre inductrice du posteffet obéit à un patron complexe, comme par exemple des contractions isométriques alternées des muscles fléchisseurs et extenseurs d'une articulation, le posteffet se manifestera alternativement dans les deux groupes musculaires antagonistes (Craske et Craske 1986).

2.2 Manifestations perceptives

Si les posteffets se caractérisent comme une activité motrice singulière, puisque non-volontaire et susceptible de varier en fonction des conditions posturales ou environnementales, ils peuvent aussi engendrer des modifications perceptives et en particulier en ce qui concerne la perception de son propre corps par le sujet.

Par exemple, le maintien des deux bras devant soi à des amplitudes de flexion différentes pendant trente secondes réduit la précision de l'appariement de la position des deux bras exécuté ultérieurement (Cratty et Duffy 1969). Ces auteurs rapportent des erreurs similaires au niveau d'autres articulations comme celles des doigts ou du poignet.

Le même type d'erreur d'appréciation positionnelle intervient après une vibration musculaire prolongée. Par la mise en jeu des mécanorécepteurs intramusculaires, simulant un étirement réel du muscle, la vibration tendineuse provoque une modification de la perception de la position des membres. Par exemple, lors de la vibration du triceps, qui crée l'illusion d'un mouvement de flexion du bras, le sujet perçoit sa position comme beaucoup plus fléchie qu'elle ne l'est en réalité (Eklund 1972; Goodwin et al 1972; Roll et Vedel 1982, Lackner 1988). Dès l'arrêt de la vibration, un posteffet perceptif illusoire survient, qui ramène le segment de membre dans sa position initiale (Eklund 1972, Roll et al 1980). Si la stimulation vibratoire est de longue durée, cette perception illusoire peut également se maintenir comme une manifestation sensorielle du posteffet. C'est ce qu'ont démontré Rogers et al (1985) en testant des sujets dans une tâche de "matching" de la position des deux avant-bras au cours de mouvements de flexion-extension du coude. Lorsque le mouvement étirait le muscle préalablement vibré, les sujets ne percevaient plus leur avant-bras dans sa position réelle et n'appariaient pas correctement la position de leurs deux bras. Cette illusion durait jusqu'à quatre minutes et était de sens opposé à celle perçue durant la vibration.

A un niveau corporel plus général, le maintien de la tête en position inclinée de 30° pendant deux minutes yeux fermés provoque une modification de la perception de l'axe du corps après que la tête soit ramenée en position droite (Day et Wade 1968). L'axe est perçu incliné de deux degrés par rapport à l'axe réel. Le même résultat ayant été obtenu chez des sujets testés en position debout et allongée permet de penser que ce posteffet est lié au message proprioceptif cervical plutôt qu'au message vestibulaire. La perception de

l'orientation du corps est également modifiée par l'application de vibrations sur les muscles latéraux du cou. Elle entraîne une modification de l'appréciation du "droit devant subjectif" (Karnath 1994, Karnath et al 1994) qui peut persister après l'arrêt de la vibration (Karnath et al 2002). Cette estimation est déviée de 6° environ vers la gauche pendant la vibration des muscles splénii gauches et persiste de 15 à 115 secondes après une vibration d'une à trente minutes.

De façon intéressante, ce posteffets a montré un effet bénéfique sur la négligence spatiale unilatérale présentée par des sujets à la suite d'une lésion corticale droite. Ces patients, qui ne prennent pas en compte les stimulus venant du côté gauche, peuvent montrer une déviation de leur perception du "droit-devant subjectif" d'environ 15° vers la droite (Karnath 1994). L'application de la vibration sur la musculature gauche du cou peut partiellement compenser ce déficit (Karnath et al 1993, Karnath 1994) ; une utilisation quotidienne à raison de 20 minutes pendant dix à quinze jours maintient la compensation jusqu'à 1,4 an après le traitement (Schindler et al 2002, Johannsen et al 2003).

La posture pathologique de la tête liée au torticolis spasmodique peut également être corrigée et se maintenir pendant 7 minutes après une seule vibration de 15 minutes (Karnath et al 2000c).

Enfin, réalisée dans des conditions particulières, la locomotion est, elle aussi, susceptible de modifier consécutivement la perception du corps par rapport à l'environnement. Après trente à soixante secondes de marche sur un tapis roulant incliné de 6° vers le haut, les sujets commettent une erreur d'environ 2° vers le haut dans l'estimation de l'horizontalité du tapis lors du retour très lent de celui-ci sur le sol (Cratty et Duffy 1969).

2.3 Manifestations posturales

La posture érigée, qui nécessite un contrôle permanent du tonus musculaire tout en faisant appel à une représentation corporelle peut également être modifiée de façon durable à la suite d'une stimulation musculaire prolongée.

La première démonstration en a été faite par Wierzbicka et al en 1998. Ceux-ci montraient des oscillations posturales **involontaires**, **orientées** et **durables** lorsque les sujets se tenaient debout sur une plateforme de force, après l'application de vibrations au niveau des muscles des chevilles ou du cou pendant 30 secondes en position assise (Figure 4). Chez la plupart des sujets, cette stimulation provoquait, lors des posteffets, des

inclinaisons dans le sens de l'étirement du muscle stimulé, soit en arrière pour les muscles fléchisseurs du cou. Celles-ci duraient en moyenne une dizaine de minutes, et pouvaient même persister jusqu'à trois heures chez certains sujets. L'aspect oscillant des réponses posturales est expliqué comme une suite de déséquilibres liés au posteffets, suivis chacun d'une réaction de rééquilibration volontaire pour s'opposer à la chute éventuelle.

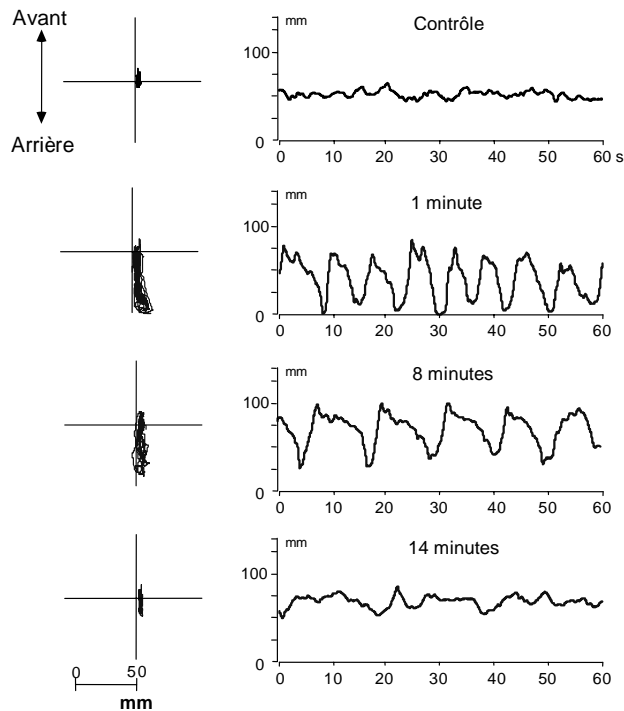


Figure 4 : Posteffets posturaux induits après vibration de 30 secondes à 80Hz des muscles fléchisseurs du cou. Déplacements antéro-postérieurs du centre de pression d'un sujet au cours d'un enregistrement contrôle et 1, 8 et 14 minutes après la vibration. Le posteffets se manifeste dans le plan d'action du muscle stimulé dès la première minute et se prolonge au moins 8 minutes. D'après Wierzbicka et al (1998). © 1998, used with permission from the American Psychological Society

Un effet semblable a été décrit par Kluzik et al (2005) après que des sujets soient restés debout sur une plateforme inclinée pendant deux minutes et demie. D'après ces auteurs, certains sujets présentaient une déviation posturale après que la plateforme ait été ramenée à l'horizontale comme pour maintenir constant l'angle de cheville préalablement imposé par la plateforme. Ce posteffets pouvait aller jusqu'à 80% de l'excursion maximale volontaire du centre de pression et durer plus de 4 minutes. Il était en outre **reproductible** puisque ni son intensité ni sa durée ne variaient lorsque les sujets étaient testés à plusieurs reprises.

D'une manière générale, les auteurs interprètent cette réponse motrice à long terme comme la conséquence d'une interaction proprio-vestibulaire susceptible de varier selon les individus. Toutefois, l'intervention d'une autre entrée sensorielle pendant la manoeuvre inductrice des posteffets aurait une influence inhibitrice puisqu'un léger contact tactile de l'index du sujet avec une surface fixe au cours de 60s de vibration des muscles latéraux du cou en position érigée suffit à interdire le développement des posteffets habituellement

observés après ce type de vibration (Bove et al 2005). Ces derniers auteurs ont d'ailleurs aussi rapporté des posteffets induits dans des conditions posturales dynamiques comme lors de la marche (2001) et du piétinement sur place (2002) après la vibration des muscles latéraux du cou pendant 60 secondes en position debout. Néanmoins, l'analyse cinématique des déplacements démontre l'existence d'une forte variabilité de l'orientation d'un essai à l'autre chez le même sujet. Bien que la déviation intervienne dans la direction opposée au site musculaire recevant la vibration, son orientation peut varier au cours du temps. Par contre, la contraction prolongée de muscles directement impliqués dans la marche, comme au cours d'un effort de trente secondes en rotation horizontale du bassin, induit un posteffet clairement orienté dans le sens de l'effort, pendant plusieurs dizaines de secondes (Ivanenko et al 2006, Figure 5).

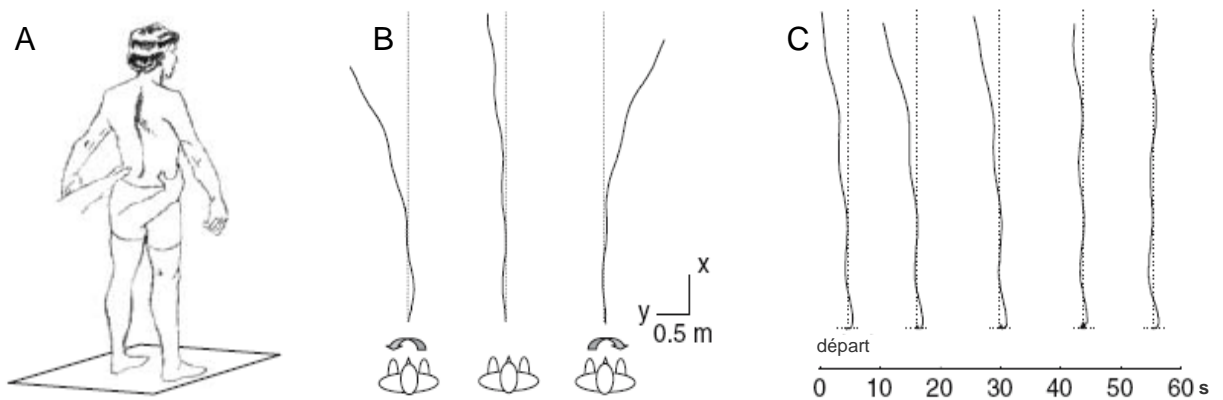


Figure 5 : Posteffets locomoteurs induits après contraction isométrique volontaire en rotation du bassin de 30s (A). L'orientation du posteffet varie avec le sens de la rotation (B) et sa durée est d'environ 1 minute après la fin de la contraction (C). D'après Ivanenko et al (2006). © Springer-Verlag 2005. With kind permission of Springer Science and Business Media.

Une contraction volontaire isométrique ou une vibration musculaire prolongée appliquée à différents niveaux corporels peuvent donc donner naissance à des posteffets posturaux de longue durée chez un sujet testé dans des conditions posturales statiques ou dynamiques. Leur durée et leur direction varient en fonction des sujets et de la tâche. La durée ou le site de contraction/stimulation et la position du sujet lors de celles-ci représentent les principaux facteurs susceptibles d'expliquer ces variations. Quelles que soient les manifestations des posteffets et leurs différences en fonction du contexte, leurs mécanismes restent encore mal connus.

3 ORIGINE DES POSTEFFETS : LES HYPOTHÈSES EN PRÉSENCE

3.1 Deux stimulations proprioceptives musculaires pour un même postefffet

On a vu que deux types de stimulations sensorimotrices prolongées, la contraction isométrique volontaire et la vibration tendineuse, peuvent provoquer un postefffet moteur. Ces stimulations sont toutes deux génératrices d'un message proprioceptif et s'accompagnent d'activités cérébrales comparables.

Au niveau périphérique, la contraction isométrique volontaire aussi bien que la vibration musculaire provoquent une activité afférente intense, de nature proprioceptive. Plusieurs études basées sur des enregistrements microneurographiques montrent que l'activité des afférences fusoriales primaires (fibres Ia) augmente avec la contraction volontaire isométrique (Vedel et Roll 1983; Edin et Vallbo 1990) et la vibration tendineuse (Burke et al 1976; Roll et Vedel 1982; Roll et al 1989a).

Dans le cas de la contraction isométrique, l'accroissement de la décharge des afférences Ia, pourtant essentiellement sensibles aux allongements du muscle, serait dû à la coactivation "alpha-gamma" (Vallbo 1974). Lors de la commande volontaire, les motoneurones alpha et gamma, qui innervent respectivement les fibres musculaires extrafusales, responsables de la force de contraction, et les fibres intrafusales des fuseaux neuro-musculaires, seraient co-activés par la voie cortico-spinale. Du fait des conditions isométriques, les fibres musculaires extra-fusales ne changent pas de longueur et, en se contractant, les fibres intrafusales étirent la partie centrale du fuseau neuromusculaire et stimulent ainsi les terminaisons primaires.

En ce qui concerne la vibration, la répétition de micro-étirements musculaires excite les terminaisons primaires à chaque cycle, ce qui provoque une activité Ia à la fréquence de stimulation, jusqu'à environ 100Hz (Roll et al 1989a). On sait par ailleurs que la vibration appliquée sur les tendons musculaires d'un membre immobilisé peut induire chez le sujet la perception illusoire d'un mouvement correspondant à l'étirement du muscle vibré (Goodwin et al 1972, Roll et Vedel 1982). En fonction du contexte postural ou environnemental dans lequel se trouve le sujet, ces illusions peuvent modifier la perception qu'il a de son propre corps et de son orientation dans l'espace (Lackner 1988, Roll et al 1998).

En plus du message sensoriel et de la sensation kinesthésique, la vibration peut également induire une activité motrice locale, proche de celle obtenue par la commande volontaire. Cette activité peut apparaître dans le muscle qui reçoit la stimulation vibratoire (Goodwin et al 1972, Roll et Roll 1988, Calvin-Figuère et al 1999, 2000). On parle alors de réponse tonique vibratoire (RTV). Mais une réponse vibratoire dite antagoniste (RVA, ou réponse tonique vibratoire inversée) peut quant à elle être observée dans le muscle antagoniste au muscle vibré. Elle correspond à l'activité musculaire qui provoquerait, s'il avait réellement lieu, le mouvement illusoirement perçu par le sujet lors de l'application de vibrations. La distribution de l'activité électromyographique à l'agoniste ou à l'antagoniste au cours de la vibration dépend principalement des conditions perceptives, en particulier de la vision du segment corporel qui reçoit la stimulation (Roll et al 1980, Feldman et Latash, 1982, Calvin-Figuère et al 1999, 2000). La RTV est en général présente lorsque le sujet voit le segment en cause, alors que la RVA apparaît lorsque le sujet perçoit le mouvement illusoire en l'absence de vision.

Alors que la RTV serait principalement due à une activation à haute fréquence de la boucle myotatique, et donc d'origine spinale, la RVA, qui est généralement associée à une illusion de mouvement, résulterait de la transformation d'une sensation de mouvement en une activité motrice, impliquant de ce fait le cortex cérébral (Calvin-Figuère et al 1999, 2000, Romaguere et al 2005). Cette entrée dans le système moteur est suffisamment puissante pour provoquer une activité motrice plus complexe qu'une simple activité musculaire locale. Par exemple, Gurfinkel et al (1998, 1999) ont montré que l'application de vibrations aux muscles des membres inférieurs entraînait une activité musculaire coordonnée très proche du patron électromyographique de la marche.

Outre qu'elles donnent toutes deux naissance à un même message proprioceptif de forte intensité et à une activité motrice, la contraction musculaire et la vibration s'accompagnent d'activations cérébrales comparables. Au cours de la contraction volontaire, les principales aires actives sont les aires motrice (BA4) et somato-sensorielle primaires (BA1, 2 et 3), l'aire motrice supplémentaire (SMA) et le cortex pariétal postérieur (Roland 1985, Mattay et Weinberger 1999, Mima et al 1999, Jeannerod 2001, Nair et al 2003). D'autres régions cérébrales comme l'aire prémotrice, le cortex cingulaire antérieur ou le cervelet seraient aussi activées pendant ces contractions (voir Jeannerod 2001 pour une revue). Il est intéressant de souligner que l'ensemble de ces aires cérébrales est également actif lorsque l'application de vibrations musculaires est accompagnée d'une sensation

illusoire de mouvement (Naito et al 1999, 2002, 2004, Naito et Ehrsson 2001, Radovanovic et al 2002, Romaguere et al 2003).

L'aire prémotrice et l'aire motrice supplémentaire ainsi que l'aire motrice primaire sont classiquement à l'origine de la programmation et de l'exécution de la commande motrice volontaire. Chacune de ces aires, tout comme le cortex cingulaire et certaines aires pariétales, participe à la voie cortico-spinale à des degrés divers (Geyer et al 2000).

Le patron d'activité cérébrale semble d'abord intéresser la SMA, l'aire prémotrice et le cortex pariétal postérieur qui sont actifs avant le mouvement, puis le cortex moteur primaire au cours du mouvement et enfin le cortex somatosensoriel (Ball et al 1999, Mattay et Weinberger 1999, Hülsmann et al 2003). Le cortex pariétal postérieur, actif avant et après le mouvement (Ball et al 1999), serait par ailleurs responsable de l'attention sensorielle et motrice, en étant impliqué dans les actions qui nécessitent une référence égocentrique (Vallar et al 1999) comme les tâches de représentation spatiale nécessaires pour organiser le mouvement (Mattingley et al 1998, Penhune et Doyon 2002).

Enfin, le cervelet, dont l'activité précède et suit le mouvement elle aussi, serait impliqué à la fois dans l'intention et la planification du mouvement et dans son contrôle par le retour sensoriel, particulièrement pour les mouvements complexes (Thach et al 1992, Jueptner et Weiller 1998, Wolpert et al 1998b, Hülsmann et al 2003, Turner et al 2003). Impliqué dans l'apprentissage, son activité serait primordiale lorsqu'une adaptation du mouvement est acquise, comme au cours de pointages répétés contre une perturbation de la dynamique du mouvement par un champ de force. Par contre, la maîtrise d'une séquence de mouvements impliquerait principalement l'activité des noyaux gris centraux (Ungerleider et al 2002, Doyon et al 2003, Doyon et Benali 2005).

L'ensemble de ces aires cérébrales, activées au cours de la contraction isométrique volontaire et par la vibration prolongée, est donc susceptible de donner naissance aux posteffets, en restant actif après la stimulation ou bien en provoquant une activité soutenue d'autres structures nerveuses centrales.

3.2 L'hypothèse "périphérique"

Le maintien d'une activité proprioceptive périphérique alors que la stimulation est terminée pourrait *a priori* expliquer le posteffet. Appelée "décharge sensorielle post-contraction" ("PCSD"), cette activité persistante a été enregistrée dans les racines nerveuses dorsales du chat jusqu'à quinze minutes après stimulation des racines ventrales chez

l'animal (Hutton et al 1973). Cette décharge fusoriale primaire accrue dépend de l'état de longueur du muscle lors de la stimulation et lors de la post-décharge (Hutton et al 1973). La décharge fusoriale primaire est ramenée au niveau de repos par un étirement musculaire (Gregory et al 1987, 1988, 1990). Cette dépendance à la longueur musculaire est expliquée par le mécanisme de thixotropie qui serait responsable de cette décharge post-contraction. La thixotropie est définie comme la capacité, de liquides en général, à changer de niveau de viscosité. Dans le cas des fibres musculaires, il s'agit d'une variation du niveau de raideur en fonction du nombre de ponts d'actine-myosine formés dans les fibres intrafusales. Ce nombre dépend de la longueur du muscle lors de la contraction. Ainsi, si la longueur du muscle au cours du postefffet est plus grande que lors de la contraction, les fibres d'actine et de myosine étant plus imbriquées lors de la contraction, il s'est alors formé beaucoup de ponts, créant plus de rigidité. Lorsque le muscle est étiré après la contraction, pendant le postefffet, l'étirement de l'ensemble de ces ponts provoque une stimulation et donc une augmentation de la fréquence de décharge des afférences fusoriales primaires plus forte que pour des fibres intrafusales moins rigidifiées par un nombre de ponts plus faible (Gregory et al 1987, Hagbarth et Nordin 1998).

Bien que cet effet de la longueur du muscle sur le postefffet ait été observé chez l'homme (Gregory et al 1987, Hagbarth et Nordin 1998, Adamson et McDonagh, 2004), la présence et la durée de la décharge post-contraction ne sont pas compatibles avec la durée des postefffets rapportés chez l'homme. Wilson et al (1995) ont en effet observé cette augmentation de l'activité fusoriale Ia dans 35% des fibres enregistrées pour une durée comprise entre 8 et 240s (52s en moyenne) et ce, après 5 secondes de contraction des muscles fléchisseurs du pied. Après 15 secondes de contraction isométrique des fléchisseurs dorsaux du pied, Ribot-Ciscar et al (1991) n'ont pas décelé de changement d'activité pour 10 des 14 fibres Ia enregistrées. De même, après 30s de vibration de ces muscles, ces auteurs n'ont pas constaté d'augmentation pour 38% des 37 fibres dont l'activité était recueillie, ni de changement d'une durée supérieure à 40s pour les fibres restantes (Ribot-Ciscar et al 1998).

Ainsi, quand bien même la décharge post-contraction existe chez l'homme, elle ne peut à elle seule, expliquer la totalité du phénomène de postefffet, dont la durée est au moins d'une dizaine de minutes après la fin de la stimulation.

3.3 L'hypothèse "centrale"

Contrairement à la décharge sensorielle post-contraction ou post-vibration, la modification de l'excitabilité corticale qui l'accompagne pourrait rendre compte de la persistance du posteffet moteur (Stuart et al 2002). Cette modification correspondrait à une rémanence de l'activité cérébrale présente au cours des stimulations prolongées qui induisent le posteffet.

Dès 1937 et sans preuve expérimentale, Sapirstein et al ont évoqué la possibilité d'un état d'excitation persistant des neurones moteurs corticaux en ces termes : "In aftercontraction, [...] the central link in the chain of events is a persistent excitatory state in the cortical motor neurons". Plus récemment, plusieurs études ont démontré l'existence d'une modification de l'excitabilité du cortex cérébral en étudiant les potentiels moteurs évoqués par stimulation magnétique trans-crânienne. Pour certains de ces travaux, l'amplitude des potentiels évoqués enregistrés au cours de la période qui suit une contraction musculaire de 30 secondes entre 10 et 50% de la contraction maximale volontaire (MVC) est supérieure à sa valeur de repos initiale pendant plus de 4 minutes (Samii et al 1996, 1997). Toutefois, une période d'inhibition d'environ 2 minutes a également été décrite immédiatement après une contraction volontaire d'intensité maximale allant de 1 seconde à 2 minutes, suivie d'une période de facilitation d'une dizaine de minutes (Gandevia et al 1999) ; l'inhibition initiale était attribuée par ces auteurs au phénomène de thixotropie décrit précédemment (Stuart et al 2002). Il faut cependant noter que l'activité musculaire liée au posteffet n'était que rarement décrite dans ces travaux ou alors absente.

De façon plus intéressante, d'autres résultats laissent penser que des mécanismes centraux similaires pourraient être mis en œuvre lors d'une contraction musculaire volontaire et dans le cas de celle, involontaire, correspondant au posteffet. Par exemple, Mathis et al (1996) ont pu montrer que les potentiels moteurs évoqués étaient facilités non seulement pendant l'activité produite par la commande volontaire mais aussi pendant que l'activité musculaire involontaire liée au posteffet se développait. De même, par investigation microélectromyographique, Ribot-Ciscar et al (1996) trouvaient que le type d'unités motrices actives, l'ordre et le seuil de recrutement mesurés lors d'un posteffet étaient comparables à ceux observés lorsqu'ils demandaient au sujet de reproduire le posteffet visualisé sur un écran, par une contraction volontaire.

Enfin, en utilisant la TMS répétitive (5Hz) comme moyen de stimulation directe du cortex moteur pendant 6 minutes, Peinemann et al (2004) ont montré une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués à l'arrêt de la stimulation. De plus, en utilisant les propriétés de la TMS qui active directement les corps cellulaires des neurones corticaux, et celles de la stimulation électrique trans-crânienne qui active seulement les axones cortico-spinaux, Samii et al (1996) renforcent l'hypothèse de l'origine intracorticale de ces mécanismes. Ils ont en effet montré que seuls les potentiels évoqués par TMS sont modifiés après 30s de contraction volontaire à 50% de la force maximale volontaire des muscles extenseurs du poignet.

En ce qui concerne la vibration, aucune facilitation de potentiels évoqués par la TMS n'a été trouvée après 30s de stimulation des fléchisseurs du poignet et ce quelle que soit la fréquence employée à 20, 75 ou 120Hz (Steyvers et al 2003). Cependant, ce résultat a été obtenu alors qu'apparemment aucune illusion de mouvement n'accompagnait la stimulation vibratoire dans les conditions expérimentales de l'étude.

Ainsi, pourvu qu'elle soit suffisamment intense ou prolongée, une contraction isométrique peut provoquer des modifications de l'excitabilité du cortex moteur primaire après son extinction. Pour autant, les conditions expérimentales de la plupart des études rapportées diffèrent en termes de présence d'une activité musculaire involontaire induite par la stimulation, d'intensité et de durée de la stimulation ou de fatigue musculaire. Enfin les méthodologies utilisées se limitent à l'étude de l'aire motrice primaire, interdisant ainsi la mise en évidence de l'ensemble des aires susceptibles de rester ou devenir actives après la fin de la contraction, et donc d'être impliquées dans le posteffets.

En prenant en compte les différentes manifestations des posteffets et la possibilité qu'une activité cérébrale leur soit associée, plusieurs auteurs s'accordent sur l'idée que ceux-ci aient pour origine une modification de la référence posturale consécutive à une stimulation proprioceptive prolongée (Bove et al 2005, Kluzik et al 2005). Etant donné que l'activité cérébrale présente au cours de la contraction volontaire isométrique comme de la vibration musculaire se situe dans les aires liées à la commande motrice (cortex sensorimoteur primaire) et à la perception de l'organisation posturale du corps (lobe pariétal postérieur et cervelet), le message proprioceptif durable et asymétrique associé aux deux types de stimulation pourrait modifier durablement l'activité de ces zones cérébrales. L'altération de la référence posturale se manifesterait, après l'arrêt de la stimulation, par un

posteffets au niveau d'un segment de membre (Gilhodes et al 1992, Ghafouri et al 1998) ou du corps entier (Wierzbicka et al 1998, Bove et al 2005, Kluzik et al 2005).

Les posteffets moteurs seraient donc un phénomène singulier provenant du traitement, par les structures responsables de l'organisation posturale, d'une information proprioceptive musculaire prolongée comme celle associée à la contraction volontaire isométrique ou à la vibration tendineuse. Ils ne seraient alors qu'une manifestation différée et durable de la participation de la proprioception aux différents niveaux du contrôle postural. Une telle possibilité nous amène à rappeler l'organisation générale de la posture humaine depuis ses contraintes biomécaniques jusqu'à ses aspects les plus fonctionnels.

4 LE MODÈLE POSTURAL DU CORPS

4.1 Quelques rappels biomécaniques

Une des caractéristiques principales de l'Homme par rapport à l'ensemble du règne animal est la bipédie. Qu'elle soit originelle ou qu'elle corresponde à un avantage évolutif qui a permis de voir au dessus de la savane et de se servir de ses mains pour manipuler des objets (Deloison 1999, Bradshaw 2003), la bipédie a deux conséquences majeures : la réduction significative de la surface de la base de sustentation (aire comprise entre les différents points d'appui au sol), due au passage de l'appui sur quatre pattes à l'appui sur deux pieds, et l'élévation du centre de masse (CM), par la nouvelle répartition, vers le haut, d'une partie importante du poids du corps (tronc, tête et membres supérieurs).

Ces deux paramètres sont des aspects mécaniques primordiaux de l'équilibre. L'équilibre d'un sujet est en effet défini par le maintien du centre de pression (CP) à l'intérieur de sa base de sustentation. Dans des conditions dynamiques, la position du centre de pression dépend à la fois de la position et de l'accélération du centre de masse (Winter 1995). Lors des oscillations posturales autour de la cheville, les déplacements du centre de pression dans la base de sustentation augmentent donc du fait de l'élévation du centre de masse, qui maximise les risques de déséquilibre.

Ce qu'on entend classiquement par contrôle postural consiste en deux fonctions : une fonction antigravitaire, pour résister à la gravité et maintenir l'équilibre du corps, au sens mécanique, et une fonction d'interaction avec l'environnement pour ajuster la position

et l'orientation du corps en fonction des contraintes qu'il impose (Massion 1998, Massion et al 2004). Trois grands ensembles anatomiques sont au service de ces fonctions :

- le système ostéo-articulaire qui définit la forme du corps et transmet les forces internes et externes qui lui sont appliquées,
- les groupes musculaires qui assurent l'immobilité et les déplacements des différents segments corporels ou du corps entier,
- les récepteurs sensoriels qui informent le système nerveux central sur la configuration et les changements de configuration de l'ensemble des segments corporels.

Les systèmes ostéo-articulaire et musculaire déterminent mécaniquement les mouvements possibles de l'ensemble du corps en fonction des degrés de liberté des différentes articulations, et en particulier ceux des membres inférieurs dans le cas de la posture debout. Il contraint à l'utilisation de stratégies dite de hanche ou de cheville selon des directions dans lesquelles les adaptations posturales sont nécessaires (Horak et Nashner 1986, Winter et al 1996). Le choix de ces différentes stratégies est étroitement dépendant des conditions dans lesquelles la tâche posturale a lieu. La stratégie de hanche est, par exemple, prépondérante sur un support de petite taille (Horak et Nashner 1986). Il faut ajouter que la plupart des autres muscles du tronc et du cou participent également au contrôle postural.

L'ensemble ossature-musculature constitue donc une chaîne de segments, articulés en équilibre instable du fait de la position élevée du centre de gravité au dessus d'une base de sustentation de petite surface. La forme de ces segments et la répartition fonctionnelle des muscles qui les mobilisent conditionnent leurs déplacements et le maintien de leur position. Les différents canaux sensoriels fournissent les informations dont le système nerveux central a besoin pour assurer l'équilibre de ce corps multiarticulé. Ce contrôle central de la posture serait organisé hiérarchiquement autour d'une représentation posturale et d'une assistance multisensorielles.

4.2 Organisation centrale de la posture : un niveau de référence et un niveau de contrôle

La conception actuelle de l'organisation posturale humaine s'écarterait de la conception de Sherrington (1906) basée sur un système régi par des réflexes courts comme le réflexe d'étirement, des muscles des chevilles par exemple, pour s'opposer à leur propre étirement provoqué par une inclinaison du corps. Ainsi, Loram et al (2004, 2005a,b) montrent, par la méthode d'imagerie par ultrasons in vivo, que les muscles des chevilles présentent un mouvement paradoxal en posture statique et lors d'oscillations volontairement exagérées. Par exemple, le triceps sural se raccourcit lorsque le corps se penche vers l'avant. Cela produit un étirement du tendon d'Achille jusqu'à ce que la tension musculaire soit suffisante pour que le moment d'extension de cheville contrecarre l'action de la pesanteur. Les auteurs suggèrent que le contrôle postural soit régi principalement selon un mode proactif ("feedforward"), rejoignant en partie les propositions de Collins et De Luca (1993, 1995) faites sur la base de l'analyse des composantes aléatoires du signal stabilométrique. Pour Loram et al (2004, 2005a,b), le contrôle postural serait ainsi organisé sans prise en compte directe des informations sensorielles, par opposition au contrôle en rétroaction ("feedback"), dans lequel la régulation posturale dépend directement de celles-ci. Les déplacements du centre de masse du sujet seraient contrôlés par une série de commandes motrices sous forme "d'impulsion", à l'origine de mouvements brefs qui engendrent un mouvement balistique du centre de masse. Mais l'instabilité globale du système impliquerait obligatoirement des erreurs correspondant aux oscillations posturales observées en posture "statique". Les oscillations seraient en fait largement programmées sur la base d'un modèle interne construit et mis à jour à partir de l'ensemble des sources sensorielles permettant la détection des mouvements du centre de pression.

La possibilité que les oscillations posturales soient aussi un moyen d'exploration de "l'espace postural" apporte un complément intéressant à cette hypothèse. Cela permettrait au système nerveux de tester les conséquences sensorielles des mouvements posturaux et de définir les limites de stabilité du corps, c'est-à-dire un cadre de référence postural dans lequel le contrôle postural est précisément organisé, comme Riley et al (1997) ou Gatev et al (1999) en évoquent l'hypothèse.

L'organisation posturale peut ainsi être représentée comme un modèle hiérarchique, à deux niveaux (Clement et al 1984, Gurfinkel et al 1995, Horak et MacPherson 1996,

Massion 1998, Massion et al 2004, Figure 6). Le premier niveau est une représentation interne de la posture du corps. Le deuxième niveau est un niveau de contrôle qui organiserait "pratiquement" les réactions posturales proprement dites, en se basant sur la représentation du niveau supérieur. Cette représentation interne intègre la cinématique du corps, la masse et l'inertie des différents segments et la relation des segments par rapport à l'environnement (Massion et al 2004). Elle repose principalement sur les informations tactiles, vestibulaires, visuelles et proprioceptives, ces dernières étant particulièrement appropriées pour déterminer les caractéristiques physiques des segments corporels et leurs mouvements relatifs (Roll et Roll 1988, Gurfinkel et al 1995, Massion et al 2004). Le traitement de ces différentes entrées sensorielles pour le contrôle postural et la construction de la référence pourrait être largement réalisé au niveau central par des aires cérébrales qui commencent à être identifiées.

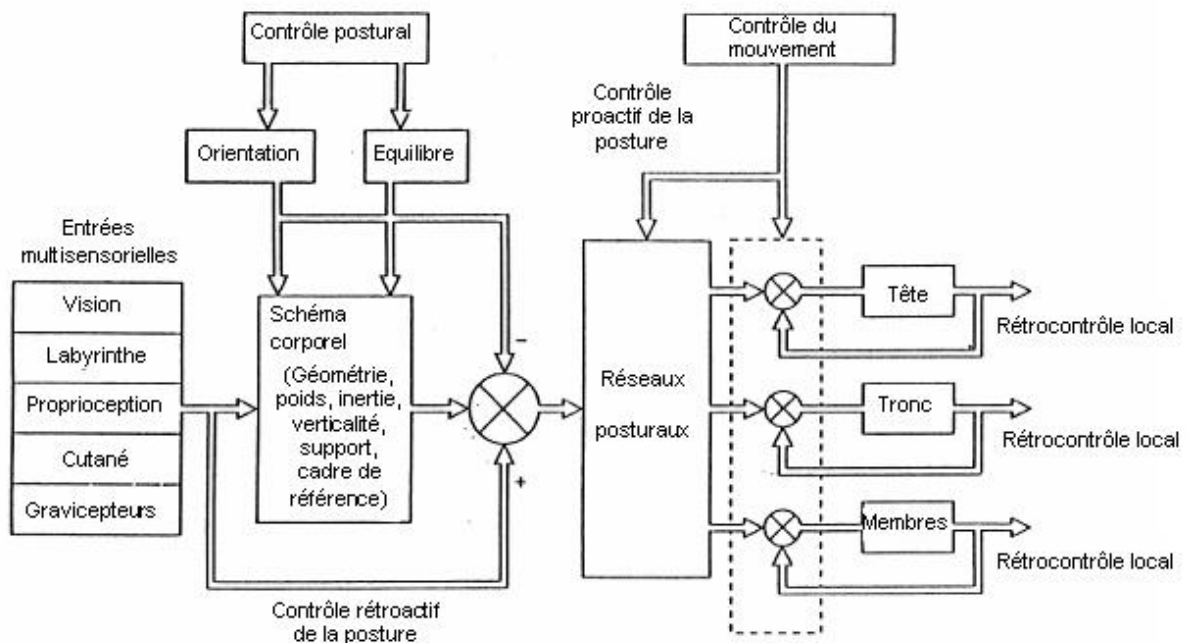


Figure 6 : Représentation du modèle hiérarchique d'organisation du système postural, à deux niveaux : le niveau de Référence posturale (schéma corporel) et le niveau de Contrôle (réseaux posturaux), prenant en compte les différents canaux sensoriels. D'après Massion (1998). © 1998, with permission from Elsevier

4.3 Activités cérébrales et posture

Pour des raisons techniques évidentes, il n'existe que peu de résultats concernant les activités cérébrales liées au contrôle postural. La tomographie par émission de positon (TEP) n'a été adaptée que récemment à l'étude de la posture, et la topographie par spectroscopie proche de l'infra-rouge ("near infrared spectroscopy"), de conception plus nouvelle, est encore rarement utilisée au plan expérimental. Compte tenu des diverses contraintes que ces techniques imposent - port de la caméra, immobilisation de la tête - l'utilisation de tâches posturales "imaginées" semble de plus en plus privilégiée. On sait en effet que la simple imagination d'une tâche motrice provoque l'activation d'aires proches de celles impliquées dans l'exécution de la tâche elle-même (voir Jeannerod 2001 pour une revue).

Au moyen d'une caméra TEP mobile, Ouchi et al (1999, 2001) ont pu montrer qu'une activation intervenait principalement dans le vermis cérébelleux au cours de la station debout, et d'autant plus que la situation était instable, sujet en tandem ou sur un pied. L'imagination d'une tâche posturale mobilisait elle aussi le vermis cérébelleux ainsi que le thalamus et les ganglions de la base (Jahn et al 2005). Malouin et al (2003) ont, quant à eux, montré l'activité de régions prémotrices, préfrontales, et pariétales postérieures sans activation cérébelleuse. Les auteurs expliquent cette absence par le fait qu'ils utilisaient une tâche d'imagination plus simple que celle de Ouchi et al, où les sujets étaient réellement testés en position érigée. On peut penser en effet que le vermis cérébelleux soit particulièrement actif pour contrôler la posture debout, comme l'ont déjà montré de nombreux travaux évoquant les troubles posturaux qui interviennent lors de lésions qui l'affectent (Thach et al 1992, Ouchi et al 1999, 2001).

La mise en évidence d'une activité du cervelet au cours de la station debout est très intéressante dans le cadre de la conception hiérarchique de l'organisation posturale décrite plus haut. Cette structure est en effet impliquée dans la détection d'erreurs et leur correction (Thach et al 1992, Jueptner et Weiller 1998) et dans la mise à jour du modèle interne du mouvement (Smith et Shadmehr 2005) sur la base des informations sensorielles et, en particulier, proprioceptives. De plus, Wolpert et al (1998b) ont mis le cervelet au centre de leur modèle computationnel du contrôle du mouvement, en mode proactif ("feedforward") comme rétroactif ("feedback" ou modèle inverse). A partir de l'état actuel du système donné par les informations sensorielles et de la copie de commande motrice (copie d'efférence), le

modèle proactif détermine le prochain état du système. Le modèle inverse définit la commande motrice à partir de l'état désiré du système, c'est-à-dire le but à atteindre. Les deux types de modèles seraient couplés au cours de l'apprentissage et de multiples couplages seraient créés pour différents contextes à partir d'un nombre fini de chacun d'entre eux. Ainsi, lorsqu'un modèle proactif a estimé correctement le prochain état du système, le modèle inverse qui lui est associé donne la bonne commande motrice. Donc sur la base des informations sensorielles et d'une copie de l'efférence, le cervelet pourrait déterminer la commande motrice adaptée au comportement désiré.

L'existence d'une activité du cortex pariétal postérieur lors de tâches d'imagination de maintien de la posture érigée rapportée par Malouin et al (2003) soutient également l'idée d'une référence dans le contrôle postural. L'activité pariétale serait en effet impliquée dans la construction de la représentation posturale du corps. Cette activité a très souvent été retrouvée dans des tâches qui nécessitent une intégration multisensorielle (Decety 1996, Weiller et al 1996, Wexler et al 1997, Deiber et al 1998, Mattingley et al 1998, Ball et al 1999, Vallar et al 1999, Penhune et Doyon 2002, Decety et Chaminade 2003, Grezes et al 2003, Fink et al 2003).

En ce qui concerne les mouvements posturaux eux-mêmes, Slobounov et al (2005) ont mesuré l'activité électro-encéphalographique (EEG) accompagnant leur initiation dans le cas où les sujets doivent s'incliner vers l'avant, ou lors de réactions visant à empêcher la chute lorsqu'ils atteignent leur limite de stabilité. Des activités corticales ont été localisées au niveau de l'aire motrice supplémentaire et de l'aire somatosensorielle des pieds. Ainsi le contrôle postural volontaire, tout comme la détection et la correction du risque de chute, pourrait largement impliquer le niveau cortical.

Si comme on vient de le voir, un certain nombre d'aires cérébrales participent à la régulation de la posture, et notamment en contribuant à la construction d'une référence, le système nerveux central doit nécessairement prendre en compte les diverses informations sensorielles parmi lesquelles la proprioception musculaire occupe une place centrale.

4.4 Contributions sensorielles au contrôle postural

Pour que l'ensemble des actions musculaires qui assurent à chaque instant la posture de ce corps multiarticulé soit efficace, le système nerveux doit connaître la configuration corporelle et les conditions environnementales du moment. Pour cela, il dispose de quatre canaux sensoriels privilégiés : la vision, le système vestibulaire, le tact plantaire et la proprioception musculaire. L'activité de chaque canal sensoriel est susceptible de modifier la posture érigée de façon spécifique et surtout orientée selon la stimulation (Horak et MacPherson 1996, Massion 1998). Nous avons choisi d'analyser leur contribution au contrôle postural à travers leur interaction avec l'entrée proprioceptive, compte tenu du rôle majeur joué par celle-ci dans la genèse des posteffets posturaux.

4.4.1 Proprioception et posture

Que se passe-t-il sans proprioception ?

Appelée neuropathie sensorielle par Schaumburg en 1979 (cité par Cole 1995), une atteinte spécifique des fibres myélinisées de gros diamètre provoque une interruption plus ou moins complète de la transmission des influx sensoriels somesthésiques vers le système nerveux central tout en préservant la commande motrice et donc la force musculaire.

Privés d'informations proprioceptives et tactiles, les patients atteints de cette neuropathie souffrent d'une "perte du corps" susceptible de leur interdire toute action depuis le simple maintien postural jusqu'aux mouvements les plus complexes (Roll et Roll 2004). Le cas du patient Y.W., étudié par J. Cole (1995) pendant plus de 10 ans est exemplaire à cet égard. Incapable de se tenir debout suite à une déafférentation somesthésique de l'ensemble du corps, ce patient s'est progressivement "réapproprié" son corps à l'aide de la vision. Ainsi il a adapté son patron de marche en diminuant les amplitudes de mouvements au niveau des genoux, en élargissant sa base de sustentation et en se penchant vers l'avant (Lajoie et al 1996). Ces adaptations visaient à réduire les degrés de liberté articulaires en verrouillant les genoux, à favoriser les conditions d'équilibre et à ajouter des informations sensorielles par la vision directe des membres inférieurs en se penchant vers l'avant. D'autres patients, également atteints d'une neuropathie sensorielle, ne sont pas parvenus au même résultat. C'est le cas de G.L. qui, ayant gardé des séquelles plus importantes avec une perte des informations somesthésiques allant jusqu'en dessous du nez, est incapable de marcher sans un support important (Lajoie et al 1996).

Un paradigme de double tâche au cours de la marche montre cependant que les adaptations développées par le premier sujet sont réalisées au prix d'une charge attentionnelle accrue (Azar 1998). L'absence d'informations proprioceptives nécessite donc d'adapter le comportement moteur en réduisant sa complexité et sa difficulté. Cela s'accompagne d'une perte de l'automatisme, ce qui nécessite un contrôle cognitif plus important. Cette charge cognitive serait, pour les auteurs, le reflet de stratégies alternatives, en particulier visuelles, pour mettre à jour le cadre de référence égocentrique qui ne peut plus se baser sur la proprioception (Lajoie et al 1996). Cette hypothèse donne donc un rôle majeur à la proprioception, et au tact, dans la représentation générale de la posture et du mouvement.

L'ensemble des afférences proprioceptives participe au contrôle postural

Outre l'analyse des sujets déafférentés, le rôle spécifique de l'information proprioceptive dans l'organisation posturale a été principalement étudié en appliquant des stimulations proprioceptives au cours de deux types de tâches posturales classiquement dissociées comme statique et dynamique. Il faut noter que le qualificatif de "statique" est généralement abusif étant donné que lors d'un enregistrement posturographique où le sujet est debout et "détendu", le corps est continuellement animé d'oscillations.

Appliquées au niveau des muscles fléchisseurs de chevilles d'un sujet testé en condition statique, les vibrations tendineuses induisent des inclinaisons posturales vers l'avant (Eklund 1972, Gregoric et al 1978, Lund 1980, Kavounoudias et al 1999), avec une latence d'activité électrique dans ces muscles comprise entre 100-120 ms (Allum et Honegger, 1998) et 160 ms après le début de la vibration (Kavounoudias et al 2001). L'interprétation de cet effet est en général que le message généré par la vibration est celui d'un étirement musculaire pour lequel la réaction consiste à raccourcir le muscle "étiré" afin de s'opposer au "déséquilibre" virtuel créé par la stimulation. Le même phénomène se retrouve lors d'un mouvement de pointage directionnel impliquant le membre supérieur : lorsque le tendon du muscle mobilisé est vibré au cours du mouvement, les afférences artificielles dues à la vibration augmentent la longueur perçue du muscle. Cela se traduit par un dépassement ou un "undershoot" de la cible (Verschueren et al 1998). Le sens de l'erreur dépend en effet du rôle fonctionnel agoniste ou antagoniste du muscle vibré et de la fréquence de vibration (Cordo et al 1995).

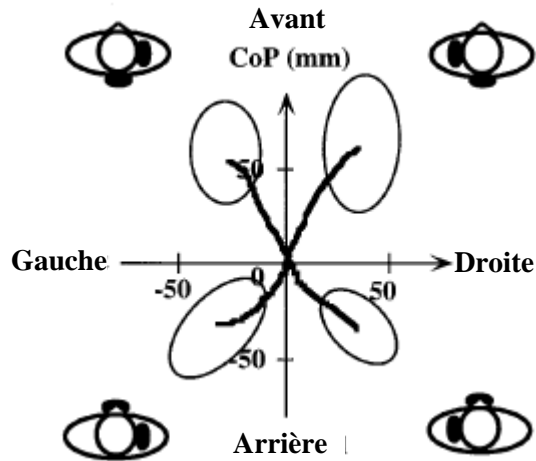


Figure 7 : Réponses posturales moyennes induites par la co-vibration de muscles cervicaux adjacents. L'orientation est intermédiaire à celle des réactions induites par la vibration isolée de chacun des deux groupes musculaires. D'après Kavounoudias et al (1999). © Springer-Verlag 1999. With kind permission of Springer Science and Business Media

La vibration tendineuse de la plupart des groupes musculaires des membres inférieurs, du tronc et même des muscles extraoculaires provoque une réaction posturale (Eklund 1972, Gregoric et al 1978, Lund 1980, Roll et Roll 1987, Roll et al 1989b, Kavounoudias et al 1999, Sakuma et Aihara 1999, Bove et al 2001, 2002, Ledin et al 2003). De façon plus globale, la co-stimulation de muscles situés à différents niveaux corporels provoque des effets posturaux qui s'additionnent (Grasso et al 1999, Ivanenko et al. 1999a, Kavounoudias et al 1999, Figures 7 et 8). Il semble donc que le système nerveux central prenne en compte l'ensemble des informations proprioceptives, des muscles des pieds jusqu'aux muscles extraoculaires dans l'organisation posturale (Roll et Roll 1988; Roll et al 1989b, 1991; Ivanenko et al 1999a, 2000a,b).

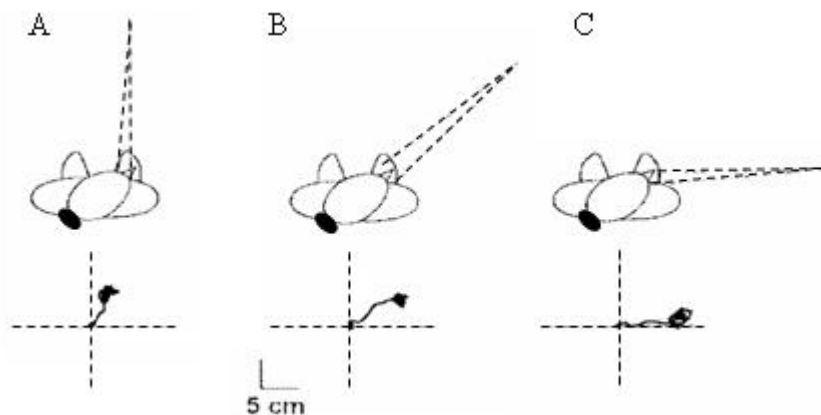


Figure 8 : Réactions posturales induites par la vibration des muscles splénius. L'orientation du déplacement du CP (en bas) est influencée par la direction du regard indiquée par les pointillés (A,C), et par la rotation de la tête (B). D'après Ivanenko et al (1999). © 1999 used with permission from Blackwell Publishing

Une fonction posturale qui dépend de la région d'origine du message proprioceptif

Si la manipulation de l'entrée proprioceptive affecte indiscutablement le maintien postural du corps, il semble que selon le niveau corporel dont ils émanent, les messages proprioceptifs n'aient pas le même statut dans l'organisation posturale. En effet, l'application de vibrations aux muscles des membres inférieurs provoque des réactions correctives de l'ensemble du corps alors qu'au dessus du bassin, la réaction se fait dans le même sens que le mouvement perçu, par exemple vers l'avant pour la vibration des muscles de la nuque (groupe des splénius) (Gregoric et al 1978, Ivanenko et al 1999a, Kavounoudias et al 1999, Sakuma et Aihara 1999, Ledin et al 2003).

Le fait que les réactions posturales à la vibration appliquée sur les muscles splénius et soléaires, pourtant situés sur une même face corporelle, soient de directions opposées serait due au système vestibulaire selon d'autres auteurs (Lekheli et al 1997, Ivanenko et al 1999a). L'information vestibulaire et l'information proprioceptive cervicale sont nécessairement traitées en interaction car l'information vestibulaire n'est "intéressante" selon eux, que si le système connaît la position relative de la tête et du tronc. La réponse posturale à la vibration du cou permettrait de maintenir constante l'orientation de la tête et donc la réponse vestibulaire.

D'autres interprétations évoquent des rôles différents de la proprioception des chevilles et du tronc. Pour Allum et al (1998) et Bloem et al (2002), les muscles du tronc et des hanches seraient à l'origine du déclenchement des réactions posturales, alors que l'information des muscles des chevilles induirait des réactions posturales locales ou détermineraient les caractéristiques de la réponse posturale globale. Cette interprétation est basée sur l'étude des stratégies de réponse à une déstabilisation observées chez des patients déafférentés. La déafférentation du pied jusqu'à la cheville voire au genou n'entraîne qu'un retard de la réponse posturale, tandis que lorsque la déafférentation atteint le bassin, elle induit une rigidification globale du corps. Cependant, il est envisageable que la stratégie adoptée soit due à une perte proprioceptive trop importante, de tout le membre, et non pas seulement celle de la hanche. Seule l'étude de patients souffrant de déafférentation locale du bassin, cas clinique très rare, permettrait d'en apporter la confirmation.

Enfin, Kavounoudias et al (1999) ont attribué un rôle fonctionnel distinct aux messages proprioceptifs provenant du cou ou des chevilles en manipulant séparément ou conjointement la proprioception musculaire à ces deux niveaux corporels. Assurant une fonction de "régulation" destinée à s'opposer à la déstabilisation créée par l'étirement

musculaire virtuel au niveau de la partie inférieure du corps, l'entrée proprioceptive, lorsqu'elle émane de la région cervicale, interviendrait dans l'"orientation" du corps, en cohérence avec le message musculaire induit.

Une utilisation différente selon la tâche

L'examen du rôle des informations proprioceptives dans le maintien postural en condition dynamique comme lors du piétinement sur place ou de la marche est plus complexe. Contrairement à la posture quasi-statique, il s'agit de mouvements nécessitant de larges amplitudes articulaires. De plus, la plupart de ces mouvements sont rythmiques, avec un cycle alterné entre les deux membres inférieurs qui modifie la base de sustentation et donc les conditions d'équilibre. Or, l'application continue de vibrations sur les muscles des membres inférieurs ne modifie que très légèrement le piétinement sur place ou la marche (Ivanenko et al. 2000a, Courtine et al 2001, Verschueren et al. 2002). Seule la vibration des ischio-jambiers amène une accélération de la marche ou un déplacement vers l'avant lors du piétinement (Ivanenko et al 2000a). Pour ces derniers auteurs, les informations proprioceptives en provenance des muscles de la cuisse seraient donc déterminantes pour l'équilibre dynamique, les muscles des chevilles ayant un rôle plus local comme le pense le groupe d'Allum.

Ce résultat est partiellement conforté par les résultats de Mazzaro et al (2005) qui ont montré que l'activité musculaire du soléaire augmentait lorsque l'angle de la cheville est modifié artificiellement pendant la phase d'appui au sol. La proprioception ne serait alors qu'une aide à l'ajustement de l'activité musculaire locale selon la surface du sol. L'absence d'acquisition de données concernant le reste du corps dans cette étude ne permet pas de conclure sur un éventuel effet postural dynamique global de la manipulation proprioceptive au niveau de la cheville.

En revanche, cet effet a été observé par Sorensen et al (2002) lors d'une stimulation vibratoire phasique de muscles de la cheville au moment de la phase d'appui pendant la marche. Cette stimulation changeait les accélérations du centre de masse, particulièrement lorsque la marche était compliquée par la présence d'obstacles au sol. Les auteurs montraient ainsi que l'intervention des informations périphériques proprioceptives dans le contrôle global de la posture et de l'équilibre était d'autant plus décisive que les conditions étaient difficiles.

En plus d'avoir un rôle fonctionnel différent selon le niveau corporel d'où ils proviennent, les messages proprioceptifs seraient diversement pris en compte dans le contrôle postural en fonction de l'aspect continu ou phasique de la stimulation. Alors qu'une stimulation phasique des chevilles affectait la marche dans l'expérience de Sorensen et al (2002), c'est une stimulation continue des muscles du cou (Bove et al 2001, 2002; Ivanenko et al 2000b) ou des hanches (Ivanenko et al 2000a), qui induisait une déviation ou une accélération de la tâche en cours. Dans ces études, la vibration provoque toujours une déviation de la direction de la marche, ou du piétinement du côté opposé au site de stimulation, vers l'avant pour une vibration des muscles de la nuque, ou vers la gauche pour une vibration à droite.

De plus, sachant que lors du piétinement sur place l'effet de la vibration débutait avec une latence d'environ 5 secondes (Bove et al 2002), on peut supposer que ce délai corresponde au temps nécessaire à l'intégration des informations proprioceptives cervicales par les réseaux nerveux en vue de l'élaboration d'une référence corporelle (Gurfinkel et al 1995, Karnath et al 2000a, Bove et al 2002). Pour construire cette référence, le système postural doit également prendre en compte les informations venant des autres systèmes sensoriels impliqués dans le contrôle postural et notamment le système vestibulaire, le tact plantaire et la vision. Comment ces informations provenant d'autres canaux sensoriels interagissent-elles avec les informations proprioceptives dans le contrôle de la posture debout ?

4.4.2 Contrôle multimodal de la posture érigée

Interactions proprio-vestibulaires

Une stimulation galvanique appliquée sur les mastoïdes de sujets testés en position debout modifie leur posture en provoquant des inclinaisons du corps du côté de l'électrode positive de stimulation (Fitzpatrick et al 1994). Selon Wardman et al (2003), cette inclinaison, considérée comme une réponse automatique pour stabiliser la tête dans l'espace, ferait suite à la perception illusoire d'un mouvement de la tête due à la stimulation du système vestibulaire. La stimulation galvanique activerait aussi bien le système des canaux semi-circulaires que le système otolithique mais chacun d'entre eux serait indépendamment à l'origine de réflexes posturaux de latences différentes. Ces derniers résultats ont été obtenus par Cathers et al (2005) en comparant l'effet de la position de la

tête sur les réactions posturales induites par stimulation galvanique vestibulaire. Alors que la stimulation est la même, l'orientation des réactions posturales varie en fonction du positionnement initial, droit ou fléchi, de la tête, ce qui démontre la prise en compte des informations proprioceptives cervicales dans le traitement des signaux vestibulaires. De même, les réactions posturales induites par une stimulation vestibulaire ont toujours lieu dans le plan frontal de la tête, et ce quel que soit son degré de rotation. La réaction n'est donc pas stéréotypée mais modulée selon la position de la tête (Lund et Broberg 1983).

Cette interaction proprio-vestibulaire pourrait expliquer que lorsque le système vestibulaire est lésé, l'amplitude de la réaction posturale à la vibration des extenseurs du cou situés du côté de la lésion est plus faible, ou inversée vers l'arrière, par rapport à celle observée chez des sujets sains (Popov et al 1996). La perte des informations vestibulaires serait donc susceptible d'altérer la perception de l'orientation du corps largement basée sur le traitement des messages proprioceptifs, en particulier cervicaux.

A l'inverse, Blouin et al (1995) ont constaté qu'une patiente souffrant d'une déafférentation proprioceptive et tactile incluant la région cervicale, surestimait l'amplitude de la rotation passivement imposée au corps bien que les réflexes vestibulo-oculaires soient normaux. Cette préservation des réflexes vestibulo-oculaires montre que la perte proprioceptive est bien "responsable" de l'altération de l'évaluation de la position du corps chez cette patiente. Enfin, la modification du "droit devant" subjectif sous l'effet de stimulations proprioceptives cervicales et vestibulaires étudiée par Karnath et al (1994) indique clairement que par leur action conjointe, ces deux entrées sensorielles contribuent aux réactions de rééquilibration posturale et sans doute à la perception de l'orientation du corps.

Interactions proprio-tactiles

Pour tout mouvement du corps ou de ses segments, la sensibilité tactile signale la déformation de l'enveloppe cutanée qui les recouvre et collabore ainsi étroitement à la fonction kinesthésique de la proprioception musculaire. Au niveau de la plante du pied, cette modalité constitue une source d'information directe sur le positionnement du corps dans l'espace par rapport au support sur lequel il se trouve et son altération est susceptible de perturber l'équilibre postural. Par exemple, la prise d'appui est réduite sur le pied dont la sole est anesthésiée (André-Deshays et Revel 1988) et l'instabilité posturale augmente en cas d'anesthésie bilatérale (Thoumie et Do, 1996, Hayashi et al 1988, Stal et al 2003, Meyer

et al 2004). Cependant, l'anesthésie plantaire n'affecte pas seulement le tact, mais aussi la proprioception. Cette méthode ne permet donc pas de conclure sur le rôle précis de ces deux canaux sensoriels dans le contrôle postural.

Par l'application de vibrations, spécialement adaptées à la sensibilité tactile, à différentes zones de la sole plantaire, Kavounoudias et al ont montré qu'une stimulation localisée provoquait une inclinaison directionnalisée de l'ensemble du corps, spécifique à la région stimulée (Figure 9). Le message tactile simulerait l'augmentation de pression sous une ou plusieurs régions plantaires qui accompagne l'inclinaison réelle du corps et provoquerait ainsi une réaction posturale de direction opposée destinée à "corriger" cette inclinaison virtuelle (Kavounoudias et al 1998). Assurant une véritable fonction proprioceptive, le tact plantaire interviendrait aussi bien dans la régulation de l'équilibre postural du corps que dans la perception de son orientation. Les mêmes stimulations plantaires appliquées à des sujets immobilisés donnaient lieu à des perceptions illusoirs d'inclinaison du corps, dont la direction correspondait au pied ou à la région plantaire stimulée (Figure 9) (Roll et al 2002).

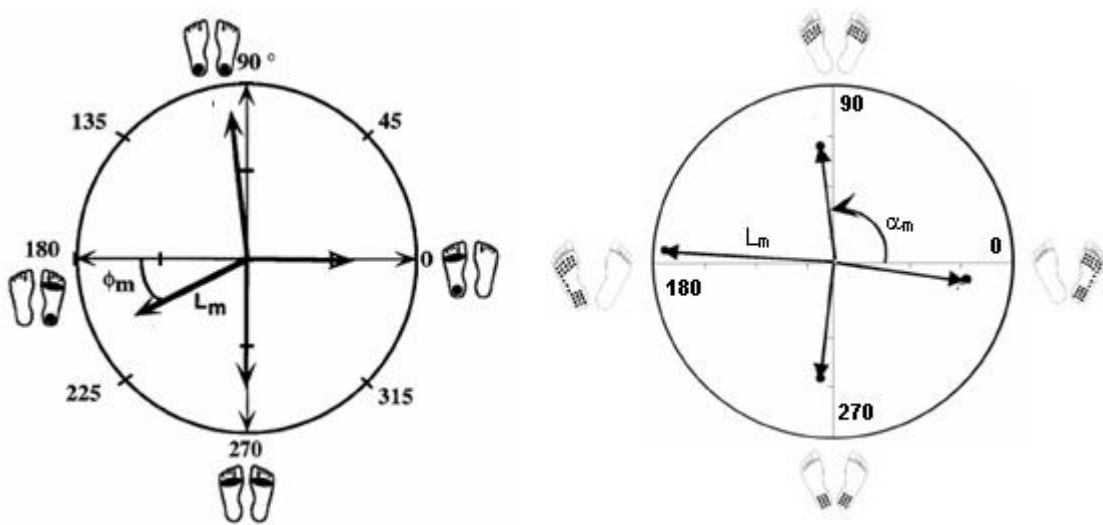


Figure 9 : Réponses posturales motrices (à gauche) et perceptives (à droite) induites par stimulation vibratoire (100Hz) de la sole plantaire. La direction des inclinaisons du corps réelles et perçues varie en fonction des zones cutanées stimulées. Pour la stimulation d'une même zone cutanée plantaire, ces deux réponses sont de sens opposés. D'après Kavounoudias et al (1998) et Roll et al (2002). © 1998, 2002, with kind permission from Lippincott Williams & Wilkins

Comme pour la perception des mouvements en général, la proprioception musculaire et la sensibilité tactile plantaire semblent complémentaires dans le contrôle de la posture érigée, montrant un effet additif entre la direction des réactions posturales induites

par les stimulations proprioceptives des chevilles et cutanées plantaires simultanées. Ainsi, Kavounoudias et al (2001) montrent que ces deux sensibilités contribuent de façon différentielle à la régulation posturale, le tact plantaire étant associé aux oscillations posturales de faibles amplitudes et de fréquence plutôt élevée et aux réponses posturales de latence courte (Hayashi et al 1988) ; la sensibilité proprioceptive étant, quant à elle, associée aux oscillations de plus hautes amplitudes, avec une fréquence plus faible, autour de 1 Hz (Lucy et Hayes, 1985) et à l'origine de réponses posturales de latence plus longues.

Interactions proprio-visuelles

Comme le montre l'accroissement des oscillations du corps en l'absence de vision, le rôle déterminant de cette modalité dans l'organisation posturale n'est plus à démontrer. Longtemps répertoriée comme "extéroceptive" au service du recueil d'informations proches et distantes sur le corps lui-même et l'environnement, la fonction proprioceptive de la vision est aujourd'hui admise. Le phénomène devection qui entraîne une réaction posturale orientée de l'ensemble du corps à partir d'un déplacement de l'environnement visuel en est la meilleure illustration (Lee et Lishman 1975, Jeka et al 2000). Cette double fonction visuelle associée aux caractéristiques cinématiques des mouvements oculaires fait que la "vision" est considérée comme dominante par rapport aux autres modalités sensorielles. Elle représente en outre une sensibilité de substitution, notamment lors d'atteintes somesthésiques comme nous l'avons vu précédemment avec les patients déafférentés.

Cette notion de dominance visuelle explique que la plupart des modifications posturales sous l'effet d'une manipulation proprioceptive par vibration rapportées jusqu'ici ont été obtenues en l'absence de vision. Néanmoins, il est encore possible d'évoquer des réponses posturales à partir de stimulations proprioceptives en présence de vision comme l'ont montré un certain nombre de résultats expérimentaux (Ivanenko et al 1999a, Fransson et al 2004, De Nunzio et al 2005). Van Beers et al (2002) et Snijders et al (2006) ont identifié des situations où l'utilisation des messages proprioceptifs est privilégiée par rapport à celle des messages visuels : par exemple, lorsqu'un mouvement de pointage visuo-manuel est effectué dans le plan sagittal plutôt que dans le plan frontal. Dans ce cas, en effet, l'information proprioceptive émanant du membre effecteur serait prépondérante par rapport aux indices de disparité rétinienne et de vergence oculaire. Inversement, l'orientation du regard interviendrait de façon plus décisive sur la précision du geste dans le plan frontal.

Il reste qu'un autre type d'interaction visuo-proprioceptive se manifeste directement dans le contrôle postural à travers le message proprioceptif en provenance de la musculature extra-oculaire directement associé à la posture oculaire et donc à l'orientation du regard. La sollicitation de la musculature extra-oculaire par vibration chez un sujet debout donne lieu à des inclinaisons du corps orientées en fonction du site de stimulation. Ces inclinaisons sont fortement réduites ou cessent lorsque le sujet ouvre les yeux dans un environnement normalement éclairé. En revanche, le message kinesthésique d'étirement des muscles extra-oculaires est interprété comme un déplacement d'une cible lumineuse que le sujet a pour consigne de fixer dans l'obscurité (Roll et Roll 1987, 1988).

Traitement contextuel des informations proprioceptives

Même si la perte de la proprioception peut provoquer des déficits moteurs majeurs, il arrive que le système nerveux central ne prenne pas en compte les informations proprioceptives ou encore que le traitement de ces informations varie en fonction de différents facteurs comme l'âge ou les conditions posturales par exemple.

Les informations proprioceptives seraient, notamment, essentielles à l'acquisition des ajustements posturaux anticipés destinés à compenser par avance les déséquilibres induits par le changement de position du corps au cours du mouvement (Belenkii et al 1967, Bouisset et Zattara 1987). Par contre, une fois acquis, ces ajustements seraient réalisés en boucle ouverte, sans retour proprioceptif. Un sujet déafférenté à l'âge adulte montre, en effet, des ajustements anticipateurs à une action volontaire de délestage d'un poids sur une main par l'autre main comparables à ceux des sujets contrôles. Inversement, lors d'un délestage involontaire, les sujets contrôles s'adaptent après quelques essais, alors que la patiente déafférentée testée par Forget et Lamarre (1990) en est incapable. Les ajustements appris au cours du développement moteur sont donc maintenus en l'absence d'informations proprioceptives périphériques, mais l'apprentissage d'un nouvel ajustement anticipateur est impossible dans ces conditions.

Néanmoins, les ajustements anticipateurs peuvent encore varier en fonction du contexte proprioceptif et tactile (Slijper et Latash 2004). Ainsi, le délai d'apparition de l'activité musculaire anticipée, présente lors de l'élévation d'un bras, peut être influencé par la réaction posturale à la vibration des chevilles ou du cou (Kasai et al 2002). Cette expérience montre encore une fois que les informations proprioceptives sont prises en compte pour contrôler la posture sur un support stable. Par contre, les réactions posturales,

induites habituellement dans le plan sagittal par la vibration des muscles extenseurs des chevilles ou de la nuque, diminuent voire disparaissent sur un support instable ôtant toute "pertinence" aux informations proprioceptives évoquées par vibration (Ivanenko et al 1999b, 2000c, Hatzitaki et al 2004).

De la même façon, une pathologie motrice comme le torticolis spasmodique pourrait réduire la "pertinence" des informations proprioceptives. Chez des patients souffrant de ce trouble, l'application de vibrations sur les muscles extenseurs du cou provoque une réaction motrice localisée seulement à la région cervicale en posture statique (Lekhel et al 1997) ou dynamique (Bove et al 2004), et non une réaction posturale de l'ensemble du corps. Cette pathologie, qui induit un désordre sensorimoteur dont les symptômes sont visibles au niveau cervical, interdit une prise en compte des informations proprioceptives locales dans l'organisation posturale globale.

L'impact des informations proprioceptives en conditions dynamiques serait plus important lorsque celles-ci rendent la tâche plus complexe, comme lors de la marche sur un terrain présentant des obstacles. Lorsqu'une vibration est appliquée sur le triceps sural de la jambe en appui chez des sujets sains, on observe un déplacement du centre de masse qui traduit une conséquence posturale (Sorensen et al 2002). Dans ce cas, l'information ponctuelle est prise en compte alors qu'elle ne l'est pas dans le cas de la marche sous vibration continue comme nous l'avons vu précédemment (Ivanenko et al. 2000a, Courtine et al 2001, Verschueren et al. 2002).

Il est possible que ces variations "d'efficacité" du message proprioceptif soient liées au changement cyclique de l'excitabilité de la boucle myotatique, testée par le réflexe de Hoffman au niveau du soléaire lors de la marche par Schneider et al (2000). Puisque l'excitabilité de cette boucle varie au cours de la tâche, une stimulation Ia n'aura pas le même effet en fonction du moment du cycle auquel elle est appliquée. Ce phénomène est probablement d'origine centrale. En effet, l'application de vibrations sur les tendons du genou réduit l'amplitude des potentiels évoqués par une stimulation électrique du nerf tibial ou par une perturbation posturale (Staines et al 2001). De plus, ces résultats montrent, encore une fois, que le traitement d'influx proprioceptifs locaux dépend des informations proprioceptives du reste du corps.

Enfin, on peut s'interroger sur la fiabilité du message proprioceptif au cours d'une action prolongée. Wolpert et al (1998a) ont montré qu'une dérive peut en effet apparaître au

cours du maintien prolongé d'une position en l'absence d'informations visuelles du mouvement, c'est-à-dire lorsque le contrôle du mouvement repose principalement sur la proprioception. De même, lors de la répétition d'un mouvement du bras entre deux points, Brown et al (2003) ont mis en évidence une dérive latérale progressive du mouvement réalisé les yeux fermés par rapport aux mouvements avec retour visuel. Cependant, la direction du mouvement était bien conservée malgré la dérive d'ensemble, indiquant ainsi que la perception du mouvement restait fiable tout au long de l'exécution de la tâche. En modifiant la position de départ ou d'arrivée, ils ont montré que la dérive intervenait en fait particulièrement aux articulations du coude ou de l'épaule, plus impliquées dans le maintien postural que dans le mouvement. Ils font alors l'hypothèse, comme Cordo et al (2000), que la perception et le contrôle de la posture et du mouvement seraient assurés par des réseaux différents, et que le contrôle de la composante posturale serait moins précis que celui de la composante dynamique du geste. Ce serait donc bien le traitement de l'information proprioceptive et non sa qualité qui changerait au cours du temps.

Selon le niveau corporel dont elles proviennent, les afférences proprioceptives participeraient donc différemment à l'organisation posturale. De plus, leur interaction avec les autres systèmes sensoriels, ainsi que le contexte dans lequel l'homme se tient debout, modèleraient leur prise en compte pour l'équilibre postural du corps.

Tout comme un flash lumineux peut être à l'origine d'une post-image, l'hypothèse qu'un message proprioceptif intense et prolongé puisse modifier durablement ce contrôle postural, en générant un posteffet moteur, est dès lors plausible. Enfin, si cette modification de l'organisation posturale peut être induite chez des sujets contrôles en bonne santé, son utilisation est envisageable dans un cadre rééducatif.

5 AMPUTATION ET CONTRÔLE POSTURAL

5.1 Déficits posturaux liés à l'amputation d'un membre inférieur

Les personnes amputées d'un membre inférieur présentent une répartition asymétrique de leur poids entre les deux membres inférieurs, qui se traduit par une déviation du centre de pression vers le côté non-amputé (Arsenault et Valiquette 1981, Summers et al 1987, Gauthier-Gagnon et al 1986, Nadollek et al 2002). Cette asymétrie s'accompagne d'une augmentation de l'amplitude des oscillations antéropostérieures et frontales du centre de pression (Fernie et Holliday 1978, Geurts et al 1992, Isakov et al 1992, Hermodsson et al 1994), qui selon certains auteurs, serait due principalement à un accroissement des oscillations sous le pied non amputé (Isakov et al 1992, Nadollek et al 2002). De plus, la vitesse des oscillations du centre de pression en posture érigée "statique" serait supérieure à celle des sujets non-amputés (Fernie et Holliday 1978, Hermodsson et al 1994), traduisant ainsi la nécessité d'une activité posturale plus importante pour assurer la stabilité du corps du fait de l'amputation (Maki et al 1994).

L'amputation de tout ou partie d'un membre inférieur prive l'organisme du support mécanique assuré par le squelette, des moyens de production de force que sont les muscles et de retour perceptif sur ce membre à travers les récepteurs sensoriels qu'il abrite. Or, comme nous l'avons vu, la posture érigée repose sur ces deux éléments, moteur et sensoriel.

Si l'utilisation d'une prothèse réduit partiellement la perte mécanique, la perte sensorielle ne peut être compensée que par les informations de pressions exercées au niveau de l'emboîture de la prothèse sur le moignon. Bien qu'elles transmettent directement les vibrations en provenance de l'extrémité de la prothèse, ces pressions sont cependant moins bien ressenties que pour le pied restant (Jacobs et al 2000). Les déficits posturaux sont sans doute partiellement liés à cette perte sensorielle (Geurts et Mulder 1992). En créant une déafférentation d'un membre inférieur sans perte motrice chez des sujets sains, Imai et al (2005) ont en effet pu observer une augmentation de leur vitesse d'oscillation et une tendance à l'asymétrie posturale, proches de celles décrites chez les amputés. Ces résultats sont en accord avec les effets posturaux de l'anesthésie ou de la vibration de la plante d'un pied déjà décrits chez des sujets sains (André-Deshays et Revel 1988, Kavounoudias et al 1998).

La réadaptation des personnes amputées d'un membre inférieur ne corrige que partiellement l'asymétrie posturale et la vitesse d'oscillation du centre de pression, comme le montrent les mesures faites chez des amputés dont les valeurs n'atteignent pas celles de sujets sains contrôles (Geurts et al 1992, Isakov et al 1992). Cette asymétrie posturale durable est sans doute à l'origine d'une diminution des capacités fonctionnelles à long terme de ces patients, par augmentation du risque de douleur de dos ou du membre inférieur restant (Hagberg et Branemark 2001, Ephraïm et al 2005). Il existe donc un réel besoin d'améliorer les techniques de réadaptation afin de mieux corriger ces déficits. Quelques tentatives, comme l'utilisation d'un système d'indication du niveau d'appui sous les deux pieds, qui ont été testées au cours de la réadaptation des personnes amputées, n'ont pas apporté d'amélioration significative de l'asymétrie posturale des patients (Gauthier-Gagnon et al 1986).

Comme évoqué précédemment, les oscillations posturales pourraient être un moyen pour le système nerveux central d'augmenter la quantité d'informations sensorielles pour "explorer l'espace postural" et ainsi mieux contrôler la posture (Gatev et al 1999) malgré la perte sensorielle liée à l'amputation. Cependant, s'il s'agit bien d'une stratégie de compensation en réponse à la déafférentation causée par l'amputation, elle semble insuffisante pour corriger complètement les déficits posturaux observés chez ces patients. Par ailleurs, la déafférentation entraîne aussi des modifications de l'activité de régions cérébrales plus particulièrement impliquées dans la représentation du corps.

5.2 Modification des représentations cérébrales après amputation

La perte d'une partie d'un membre provoque dans un délai très bref des modifications de l'activité de l'aire somatosensorielle primaire qui recevait préalablement les informations sensorielles en provenance du segment amputé. Ces modifications peuvent apparaître assez rapidement, dans les premières heures après l'amputation et continuer à évoluer au stade chronique (Wall et al 2002).

En général, ces aires deviennent actives pour une stimulation de parties du corps non amputées dont l'aire de représentation est voisine de celle de la partie amputée, comme le visage ou le moignon pour une amputation du membre supérieur. Ces adaptations cérébrales se traduisent par des sensations référées ou "fantômes". Dans le cas d'une

amputation d'un membre supérieur, la stimulation de la joue peut provoquer des sensations qui semblent provenir également du membre supérieur manquant (Ramachandran et al 1992, Ramachandran et Rogers-Ramachandran 2000, Hunter et al 2003). Ces sensations fantômes seraient perçues par 84 à 90% des personnes amputées (Jensen et al 1983).

Des modifications ont également été observées au niveau des aires motrices primaire et supplémentaire (Dettmers et al 2001), somatosensorielle secondaire, pariétale postérieure et au niveau sous-cortical (thalamus) et des nerfs sectionnés (Wall et al 2002).

Même si les aires corticales déafférentées sont "envahies" par la représentation d'autres segments de membres, il semble cependant qu'elles puissent encore être activées par un mouvement virtuel du membre amputé, c'est-à-dire lorsque les sujets "commandent" à leur membre amputé de bouger (Roux et al 2003). Ces résultats fourniraient des pistes cliniques intéressantes pour la réadaptation des patients amputés en particulier pour les problèmes associés aux membres fantômes.

En effet, des douleurs de type neurologique (sensation de brûlure, de crampe...) peuvent être ressenties dans le membre fantôme. L'intensité de la douleur pourrait être due à l'étendue de la réorganisation corticale (Flor et al 1995, Harris 1999, Melzack et al 2001, Flor 2002) et serait réduite par différentes stimulations sensorielles du moignon (Lotze et al 1999, Ramachandran et Rogers-Ramachandran 2000, Flor et al 2001, Flor 2002, 2003, Giroux et Sirigu 2003). Le rôle de ces modifications neurologiques dans les progrès fonctionnels des personnes amputées au cours de la réadaptation a été proposé (Geurts et Mulder 1992) sans aucune démonstration expérimentale, à notre connaissance. Voyons en quoi consistent les grandes lignes de cette réadaptation et l'évaluation fonctionnelle des patients.

5.3 Réadaptation physique

Les deux principales causes d'amputation sont les accidents (amputation traumatique) et les problèmes vasculaires (liés au diabète et aux maladies vasculaires) qui imposent principalement des adaptations du programme thérapeutique en fonction des comorbidités. Les amputations traumatiques s'accompagnent souvent de lésions associées qui peuvent retarder la mise en charge et donc la phase prothétique. Les maladies vasculaires étant la plupart du temps associées aux maladies cardiaques, la possibilité d'efforts intenses chez ces patients est limitée et leur espérance de vie réduite. Malgré cela, les objectifs généraux et les moyens de réadaptation ne diffèrent pas pour l'ensemble des amputés.

L'évolution de la réadaptation des personnes amputées d'un membre inférieur dépend principalement des suites opératoires et de l'utilisation, ou non, de la prothèse. Nous n'aborderons pas la phase opératoire et les différentes techniques chirurgicales, qui modifient seulement la durée de certaines phases, sans incidence majeure sur la réadaptation. Néanmoins, les objectifs rééducatifs varient en fonction des phases de réadaptation qui suivent l'amputation (Engstrom et Van de Ven 1993, Jelic et Eldar 2003, Gailey et Clark 2004).

5.3.1 Phase post-opératoire pré-prothétique

La phase post-opératoire pré-prothétique correspond à la phase de cicatrisation du moignon et de préparation physique à l'utilisation de la prothèse. Elle a pour objectif de soulager la douleur et de maintenir ou d'améliorer l'état orthopédique du patient pour éviter que s'installe un déficit de mobilité qui limiterait les possibilités d'appareillage prothétique. Le moignon doit également être "préparé" afin de pouvoir accepter la prothèse : il s'agit essentiellement du traitement de l'œdème, de l'apprentissage de l'hygiène nécessaire et de la contention.

D'un point de vue plus fonctionnel, les patients doivent ré-apprendre à maintenir leur équilibre assis et debout sur la jambe restante afin de s'adapter à la modification de leur masse et de leur inertie corporelles ; ils doivent aussi apprendre à maîtriser les "transferts" et à se déplacer en fauteuil roulant ou avec des aides de marche.

Idéalement, cette phase doit avoir lieu en hospitalisation complète en centre de rééducation spécialisé et le plus rapidement possible après l'amputation, afin de réduire les risques de déficits orthopédiques majeurs et favoriser la mobilité générale et le retour au travail des patients amputés d'un membre inférieur (Jelic et Eldar 2003).

5.3.2 Phase prothétique

La décision de proposer une prothèse doit se faire selon l'état général du patient, la capacité du moignon à recevoir une prothèse et naturellement en fonction des souhaits du patient. La phase prothétique comprend l'apprentissage de l'utilisation de la prothèse, sa prise en charge et particulièrement l'entraînement à la marche avec la prothèse.

Le patient doit apprendre à mettre la prothèse en place, en veillant à son bon positionnement, à l'enlever et à vérifier que son utilisation n'a pas provoqué de lésions cutanées aux points de transfert des forces d'appui, ni à l'ensemble du moignon.

Le conditionnement physique général du patient doit être poursuivi, le plus possible en utilisant la prothèse, tout en ne mettant pas en danger les surfaces d'appui cutané de la prothèse. A cause d'éventuelles stratégies développées par les patients au cours de l'entraînement à la marche sans prothèse, ceux-ci doivent apprendre à replacer leur centre de masse du côté de la prothèse pour pouvoir prendre appui sur elle (Gailey et Clark 2004). La proportion de poids reporté sur la prothèse constitue en effet un bon indicateur de la vitesse de marche possible et donc un pronostic fiable des possibilités fonctionnelles futures des patients (Jones et al 2001). L'entraînement à la marche inclut ainsi des exercices spécifiques afin de travailler l'aspect dynamique et postural de la marche pour chacun des membres inférieurs : le membre sain et le membre amputé avec la prothèse.

Cette phase doit également être conduite en centre spécialisé afin que le patient puisse bénéficier d'un apprentissage intensif de la marche. Ceci est favorable à l'amélioration de la vitalité et du fonctionnement physique des patients ainsi qu'à leur retour au travail à plein temps d'une part et à la réduction des douleurs fantômes et de l'ensemble du corps d'autre part (Jelic et Eldar 2003).

5.3.3 Phase de retour aux activités professionnelles et récréatives

Pour le retour au domicile, le patient doit être indépendant pour ses activités de la vie quotidienne, maîtriser les "transferts", avoir une mobilité sûre avec et sans la prothèse, c'est-à-dire des performances optimales de marche dans toutes les directions. Le patient doit être capable de marcher de façon automatique, sous contrôle attentionnel minimal, de tourner ; il doit pouvoir marcher sur sol accidenté et se relever en cas de chute. Son milieu de vie, et éventuellement de travail, doivent avoir été adaptés si nécessaire.

Des visites de suivi doivent être planifiées pour la maintenance et l'adaptation inévitable de la prothèse à l'évolution de la morphologie du moignon, aux besoins du patient ou aux éventuelles améliorations technologiques.

5.3.4 Evaluation fonctionnelle des patients amputés d'un membre inférieur

Il existe de nombreuses échelles d'évaluation pour estimer l'indépendance fonctionnelle dans les activités de la vie quotidienne et la mobilité du patient amputé à chacune de ces différentes phases, sous forme de questionnaires ou de quantification des performances par les soignants (Gailey et Clark 2004). Cependant des tests plus rapides, comme le temps de marche sur 10 mètres ou la distance parcourue en 2 ou 6 minutes de marche ou le "timed up and go", c'est-à-dire le temps pour se lever, marcher 3 mètres, revenir et se rasseoir, sont utilisés. Ils sont bien corrélés aux échelles d'évaluation d'indépendance et permettent une bonne prédiction de la réussite de la réadaptation (Jelic et Eldar 2003, Gailey et Clark 2004).

L'utilisation de la prothèse par le patient après la réadaptation dépend de sa capacité à la mettre en place et à l'enlever, mais aussi de la durée et de la diversité de son usage dans les activités quotidiennes. On peut ainsi définir des utilisateurs fonctionnels : c'est le cas de la plupart des amputés traumatiques ; des utilisateurs partiels, correspondant à ceux qui ont besoin de plus de 30 secondes pour parcourir 10 mètres et utilisent leur fauteuil roulant pour certaines activités ; et les non-utilisateurs. Ce classement est souvent corrélé au niveau corporel où a été pratiquée l'amputation, à l'âge, au sexe et à la co-morbidité, ainsi qu'aux capacités de marche du patient avant amputation (Jelic et Eldar 2003).

A long terme, le but de la réadaptation est la réintégration sociale. Ce but est plus facilement atteint par les hommes, jeunes, dont l'amputation est d'origine traumatique, ayant un niveau élevé d'éducation, un bon réseau social et un temps réduit entre l'amputation et la phase prothétique. La persistance de problèmes au niveau du moignon ou de douleurs fantômes, ainsi que des troubles de l'image corporelle limitent les chances d'atteindre ce but et d'obtenir une vie proche de la normale avec la reprise du travail et des activités récréatives. La récupération d'une marche proche de la normale et un soutien psychologique et social continu constituent les pré-requis de cette réintégration sociale et de son maintien tout au long de la vie des personnes amputées (Jelic et Eldar 2003).

Hypothèses

Sur la base de la problématique exposée et en nous appuyant sur l'ensemble des résultats rapportés ci-dessus, nous avons été conduits, pour nos travaux expérimentaux, à faire les hypothèses suivantes :

- 1) Sachant que la contraction isométrique volontaire aussi bien que la vibration prolongée d'un muscle sont toutes deux capables de générer des effets moteurs involontaires dans le segment corporel correspondant, nous avons fait l'hypothèse que la sollicitation de groupes musculaires cervicaux, particulièrement impliqués dans l'orientation de l'ensemble du corps, devrait provoquer un posteffet postural.
- 2) Ces posteffets devraient, chez des sujets sains, se manifester par une modification involontaire de la posture érigée orientée en fonction du groupe musculaire préalablement contracté. Ils devraient également être relativement durables après la stimulation, comme la plupart des posteffets rapportés jusqu'à présent.
- 3) L'origine de ces posteffets est vraisemblablement à rechercher au niveau du message proprioceptif musculaire qui accompagne la contraction volontaire isométrique et la vibration musculaire. Ce flux asymétrique massif et prolongé pourrait modifier la représentation corporelle sur laquelle repose l'ensemble de l'organisation posturale et donc être associé à une activité cérébrale dans les aires impliquées dans la perception, la représentation et le contrôle de l'action.
- 4) Enfin, parce qu'ils sont involontaires, prolongés et orientés, les posteffets moteurs fourniraient potentiellement une méthode simple de correction de déficits posturaux. Le cas des patients amputés d'un membre inférieur semble particulièrement intéressant, puisque l'amputation est généralement associée à des modifications posturales et neurologiques. Si les hypothèses concernant leur origine se révèlent fondées, les posteffets moteurs pourraient renforcer l'arsenal thérapeutique à disposition des rééducateurs et ainsi apporter un bénéfice aux patients amputés d'un membre inférieur, à condition qu'ils puissent les éprouver.

Objectifs

Nos travaux expérimentaux avaient donc pour objectifs :

- 1) d'étudier l'effet consécutif (i.e. le posteffet) à la contraction volontaire isométrique prolongée de la musculature cervicale sur l'organisation posturale de sujets sains, en cherchant à valider l'hypothèse d'une origine proprioceptive de ces posteffets.
- 2) de tester ce protocole, à partir de la contraction ou de la vibration de certains muscles posturaux, chez des personnes amputées d'un membre inférieur et d'évaluer l'impact d'éventuels posteffets sur l'équilibre statique et dynamique de cette population.
- 3) de localiser, au moyen de la technique d'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf), les régions cérébrales susceptibles d'être impliquées dans les posteffets consécutifs à la contraction isométrique volontaire ou la vibration prolongée de muscles du poignet chez des sujets sains ; le but étant de conforter notre hypothèse d'une contribution de structures cérébrales proches de celles de l'action volontaire à la genèse de ce phénomène.

Méthodologie

Compte tenu des objectifs fondamentaux et cliniques de notre travail, les posteffets moteurs ont été étudiés chez deux populations de sujets différentes, les sujets contrôles et les personnes amputées d'un membre inférieur, au moyen de deux manœuvres inductrices que sont la contraction volontaire isométrique et la vibration musculaire prolongée de différents groupes musculaires. Trois méthodes principales ont été utilisées dans ce but : la posturographie (articles 1, 3 et 4), l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle et l'électromyographie (article 2). Ces méthodes et les procédures expérimentales étant décrites en détail dans les quatre articles insérés dans le chapitre "Résultats", elles ne seront que brièvement rappelées dans le présent chapitre. Néanmoins, les justifications de leur choix seront données dans le contexte théorique et expérimental des différentes études de ce travail.

1 LES SUJETS

Cinquante-deux volontaires en bonne santé, sans déficit sensori-moteur ni antécédents connus ont été recrutés parmi la population générale pour participer aux quatre études expérimentales rapportées dans cette thèse.

Par ailleurs, quinze personnes amputées d'un membre inférieur ont participé aux deux études cliniques (articles 3 et 4). Elles ont été recrutées parmi les patients fréquentant l'Institut de Réadaptation de Montréal et de l'Hôpital de réadaptation Lindsay à Montréal. Le principal critère d'inclusion de ces sujets était l'origine exclusivement traumatique ou cancéreuse de leur amputation. Les patients amputés pour raison vasculaire présentent en effet une disparité importante dans l'étendue de leurs déficits sensoriels périphériques et une moindre résistance physique qui ne leur permettrait pas d'effectuer des tests en station debout prolongée. En outre, les patients inclus dans l'étude ont tous été suivis pour une durée minimum de six mois en réadaptation prothétique, et ne présentaient pas de douleurs à l'appui du côté de la prothèse.

Pour s'assurer de leurs aptitudes posturales, l'équilibre fonctionnel de l'ensemble des participants était évalué au moyen de l'échelle d'équilibre de Berg (Berg et al 1992, 1995) qui comprend 14 épreuves mettant en jeu l'équilibre, comme par exemple regarder derrière

soi, placer les pieds alternativement sur une marche, ou l'un devant l'autre pendant plusieurs secondes, etc. Un score inférieur à 50/56 a été défini comme critère d'exclusion. Parmi les 15 personnes amputées testées, quatre ont obtenu le score maximal de 56/56, onze ont atteint le score minimum de 54/56 et un sujet a réalisé une performance sous-maximale à quatre épreuves conduisant au plus mauvais score de 52/56 (voir tableau 1). Ces patients ne présentaient donc pas de déficits posturaux fonctionnels majeurs.

Tableau 1 : Caractéristiques cliniques des sujets amputés

N°	Age	Temps depuis l'amputation (mois)	Niveau d'amputation	Côté de l'amputation	Cause de l'amputation	Echelle d'équilibre de Berg (/56)
1	42	144	TT	D	Traumatique	55
2	58	53	TF	D	Traumatique	54
3	42	18	TT	D	Traumatique	55
4	26	38	TT	G	Traumatique	56
5	36	87	TT	D	Traumatique	55
6	43	72	TT	G	Traumatique	56
7	58	24	TF	G	Traumatique	52
8	33	18	TT	D	Traumatique	56
9	56	8	TT	G	Cancer	56
10	44	252	TF	G	Traumatique	55
11	45	68	TF	G	Traumatique	55
12	53	29	TT	D	Traumatique	55
13	35	10	TT	G	Traumatique	55
14	36	54	DG	G	Traumatique	55
15*	29	84	TT	G	Traumatique	55

Notes : TT=trans-tibial; TF=trans-fémoral; DG=désarticulation du genou ; D=droit ; G= gauche ; Score maximal de l'échelle d'équilibre de Berg =56. Le signe * indique que le sujet n°15 n'a participé qu'à la première session expérimentale

L'utilisation de la prothèse et les activités fonctionnelles des personnes amputées ont par ailleurs été évaluées au moyen d'un questionnaire utilisé en réadaptation fonctionnelle : le Profil Prothétique des Amputés (Grise et al 1993, Gauthier-Gagnon et Grise 1994). Tous utilisaient leur prothèse entre 8 et 16 heures par jour (médiane de 14 heures) et pratiquaient une activité physique régulière, comme la marche, le golf, la natation, à raison d'au moins quatre heures par semaine, à l'exception de l'un d'entre eux.

Ces évaluations cliniques permettent la mise en perspective des déficits posturaux observés chez ces patients amputés.

Tous les sujets sains et amputés ont participé aux différentes études après avoir consenti librement et de façon éclairée aux protocoles visés par les comités d'éthique locaux selon les termes de la déclaration d'Helsinki.

2 LES INTERVENTIONS EXPÉRIMENTALES

2.1 La contraction volontaire isométrique

La contraction de plusieurs groupes musculaires a été utilisée comme l'un des moyens d'induction des posteffets au cours des études rapportées dans les articles 1, 2 et 3. Il s'agit de contractions musculaires **volontaires**, car déclenchées et maintenues par le sujet, et **isométriques**, car elles augmentent le moment de force musculaire sans déplacement des segments corporels impliqués, ceux-ci étant bloqués par une butée mécanique extérieure. En outre, la contraction volontaire isométrique s'accompagne d'une augmentation de l'activité fusoriale primaire.

Le choix de groupes musculaires cervicaux a été déterminé par le rôle majeur attribué à la proprioception de cette région anatomique dans la régulation et l'orientation posturale du corps. La contraction volontaire isométrique impliquait ainsi :

- le groupe musculaire incluant le **trapèze supérieur**, engagé principalement dans un effort d'inclinaison latérale de la tête (articles 1 et 3),
- le groupe incluant les **splenius capitis**, impliqué dans les efforts cervicaux vers l'arrière,
- une combinaison de ces deux groupes pour une direction intermédiaire suivant la contraction de **l'angulaire de l'omoplate** (article 1).

Dans notre deuxième étude visant à élucider les corrélats centraux des posteffets, l'impossibilité de tester les sujets en position érigée avec la méthode d'IRMf nous a imposé de travailler sur une posture segmentaire. D'autre part, la nécessité technique d'une immobilité maximale de la tête ainsi que l'exiguïté de l'imageur justifie le choix des **muscles extenseurs du carpe** pour étudier les activités cérébrales associées aux posteffets, par rapport aux muscles des chevilles ou de l'épaule (article 2).

Dans tous les cas, les contractions duraient 30 secondes et étaient réalisées à une intensité fixée à $50 \pm 10\%$ de la force maximale volontaire préalablement mesurée sur un à deux essais. Au cours des tests au laboratoire, un rétrocontrôle auditif permettait aux sujets

de s'entraîner à maintenir l'intensité de contraction dans cette fourchette, et donc de la reproduire lors de l'acquisition des données en IRMf.

Au plan clinique, le fait que la contraction volontaire isométrique soit très simple à utiliser nous a paru particulièrement intéressant en vue de son éventuelle utilisation dans le cadre de la pratique rééducative (article 3).

2.2 La vibration tendineuse

Le deuxième moyen utilisé pour induire des posteffets a consisté à appliquer des vibrations tendineuses ou musculaires à une fréquence de 80Hz (articles 2 et 4). Elles sont connues, elles aussi, pour activer sélectivement les afférences fusoriales primaires en donnant lieu à des réponses cycle par cycle dans une large bande de fréquence allant de 1 à 120Hz. Ces réponses sont susceptibles de générer des illusions kinesthésiques directionnalisées chez un sujet pourtant immobile.

La vibration mécanique était produite par un moteur électrique bi-axial mettant en rotation deux masselottes excentrées, le tout inclus dans un cylindre de petite taille (Dynatronic VB 100, 3cm de diamètre, 7cm de longueur). Le courant électrique délivré au moteur fait ainsi vibrer le cylindre, directement appliqué sur la peau, à une fréquence variable selon son intensité. La vibration était déclenchée par l'expérimentateur sur les deux groupes musculaires de l'étude clinique décrite dans l'article 4.

La stimulation vibratoire utilisée lors de l'expérimentation en IRMf était dispensée par un vibreur totalement amagnétique, adapté à cet environnement (article 2). Il s'agit d'un vibreur pneumatique, développé au laboratoire, qui est actionné par une turbine mise en mouvement par de l'air comprimé. La turbine ayant également une répartition de masse désaxée, sa rotation provoque la vibration de l'ensemble à une fréquence modulée par le débit d'air. Là aussi, la fréquence de vibration était toujours constante et fixée à 80Hz. Ce vibreur était maintenu par une bande élastique autour du poignet des sujets.

La position était déterminée de telle sorte que le sujet perçoive un mouvement illusoire du segment corporel stimulé dans le sens de l'étirement du muscle vibré. Dans certains cas, la vibration provoquait également de petits mouvements du segment contrôlé par le muscle stimulé, à cause du déclenchement du réflexe vibratoire tonique (RTV) (Eklund 1972, Goodwin et al 1972, Roll et Vedel 1982) ou antagoniste (RVA) (Roll et al 1980, Feldman et Latash 1982, Calvin-Figuière et al 1999, 2000). Il faut noter que la

présence de cette activité musculaire agoniste ou antagoniste ne semble pas influencer directement les caractéristiques des posteffets (Wierzbicka et al 1998).

Trois groupes musculaires ont été stimulés dans les différentes études :

- Les **muscles latéraux du cou** (article 4), incluant le trapèze supérieur, comme pour la contraction volontaire isométrique,

- Les **muscles latéraux du bassin** (article 4), abducteurs de hanche, qui contrôlent essentiellement les mouvements du bassin dans le plan frontal. Ils interviennent tout particulièrement avec les adducteurs de hanche dans le mécanisme de charge/décharge du poids sur les membres inférieurs (Winter et al 1996) et donc dans la prise d'appui sur la prothèse pour les personnes amputées (Nadollek et al 2002),

- Les **muscles extenseurs du carpe** (article 2) comme pour la contraction volontaire isométrique.

Quel que soit le groupe musculaire sollicité, et comme pour la contraction, la durée de la vibration était fixée à trente secondes. Son déclenchement était contrôlé manuellement par l'expérimentateur (article 4) ou automatiquement par ordinateur de façon synchrone avec le système d'acquisition de l'imageur lors des sessions IRMf (article 2).

Enfin, comme la contraction volontaire isométrique, la vibration est également une méthode de sollicitation musculaire simple à appliquer dans le cadre de la réadaptation.

2.3 La contraction isométrique involontaire par stimulation électrique

La contraction isométrique **involontaire** induite par stimulation électrique transcutanée de 30 secondes a également été utilisée (article 1). Elle a été appliquée au niveau du muscle angulaire de l'omoplate, à une intensité 2 fois supérieure au seuil de détection tactile, chez un sous-groupe de sujets participants à notre première étude.

Cette stimulation a été choisie afin de tester l'origine proprioceptive des posteffets. En effet, nous avons fait l'hypothèse qu'en l'absence de commande volontaire, la contraction induite par stimulation électrique ne s'accompagne pas d'activation des afférences fusoriales primaires, puisque contrairement à la contraction isométrique volontaire, il n'y aurait pas de co-activation alpha-gamma. Cette hypothèse n'a jamais été clairement testée à notre connaissance. Han et al (2003) ont certes montré que les aires somatosensorielles primaires controlatérales sont actives pendant une stimulation électrique

excito-motrice transcutanée des muscles extenseurs du poignet. Pour autant, la répétition de la stimulation, qui provoquait une série de contractions et de relâchements susceptibles d'activer les afférences la principalement sensibles au mouvement phasique, pourrait expliquer l'activation sensorielle reportée par ces auteurs.

Dans notre étude, la stimulation électrique transcutanée appliquée aux muscles du cou durait 30 secondes et ne provoquait pas de mouvements visibles de la tête tout au long de son application. Une stimulation fusoriale primaire pouvait éventuellement avoir lieu en fin de contraction, mais pas pendant les 30 secondes de stimulation. Il est intéressant de noter à ce propos que la stimulation électrique semble être plus efficace dans le cadre de la réadaptation des patients hémiparétiques lorsqu'elle provoque ou est accompagnée de mouvements amples (Woldag et Hummelsheim 2002, Dobkin 2003). Il est donc vraisemblable que la stimulation électrique fonctionnelle soit bénéfique principalement grâce aux messages proprioceptifs qui accompagnent les mouvements éventuellement associés, et pas seulement grâce aux contractions qu'elle induit.

3 L'ACQUISITION, LE TRAITEMENT ET L'ANALYSE DE DONNÉES

3.1 Posturographie statique et dynamique

La posturographie est la méthodologie qui a été la plus largement employée dans ce travail (articles 1, 3 et 4). En **condition "statique"**, elle consistait à enregistrer les déplacements du centre de pression des sujets, testés en posture érigée, et ayant pour consigne de se maintenir le plus détendu possible. Dans nos conditions expérimentales où les sujets oscillent globalement à la manière d'un pendule inversé autour de l'axe des chevilles, il est admis que le centre de pression constitue un bon indice pour évaluer la direction, l'amplitude et la vitesse des oscillations corporelles. Le centre de pression correspond au point d'application instantané (coordonnées x et y) de la résultante des forces verticales de réaction du sol enregistrées par une plateforme de force équipée de jauges de contraintes.

L'équilibre dynamique des sujets (article 3) a également été évalué, par la méthode posturographique, dans une tâche qui consistait à transférer alternativement le poids du corps sur chaque pied sans les décoller de la plateforme durant 20 secondes. L'objectif de cette tâche était d'évaluer l'aptitude des patients à prendre volontairement appui sur la

prothèse. Elle permettrait notamment de tester l'impact du posteffet sur une activité motrice dynamique se rapprochant de la marche.

Deux points importants de la procédure expérimentale, concernant la position des sujets en condition de test, méritent d'être justifiés. Tout d'abord, le fait que les sujets étaient en **position assise** pour réaliser la contraction isométrique volontaire ou recevoir la stimulation vibratoire évite que l'application de vibrations ne provoque une réaction posturale dès la stimulation (Figure 10). De plus, le **positionnement des pieds** lors du test variait en fonction des études. Dans l'étude à laquelle seuls des sujets sains participaient (article 1), les talons étaient joints, alors qu'ils étaient écartés de 3 cm dans les études impliquant les amputés (articles 3 et 4), afin de leur rendre la position plus confortable. De plus, pour tester la posture dynamique de ces patients, les talons étaient écartés de 15 cm pour autoriser une amplitude suffisante de transfert d'appui latéral.

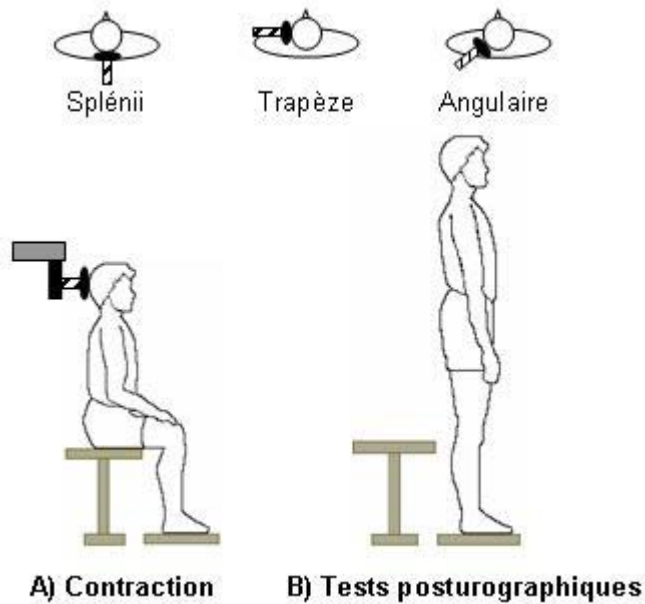


Figure 10 : Protocole expérimental utilisé pour mettre en évidence l'existence des posteffets posturaux : le sujet assis exécute une contraction isométrique volontaire à 50% de la MVC pendant 30 secondes, les yeux fermés. Les déplacements du centre de pression sont ensuite enregistrés lors de tests posturographiques de 60 secondes et comparés à celui effectué avant la contraction. L'effet de la vibration des muscles trapèze et moyen fessier et celui de la stimulation électrique excitomotrice de l'angulaire pendant 30 secondes ont été étudiés selon le même protocole.

D'un point de vue technique, le premier système utilisé au cours des expériences comportait 3 jauges de contraintes échantillonnées à une fréquence de 50 Hz (article 1). Par la suite, un Balance Master[®] était utilisé comme une plateforme de force fixe. Il fonctionne avec 5 jauges de contraintes organisées sous forme d'une double plateforme. Dans ce dernier cas, la fréquence d'échantillonnage était de 100 Hz (articles 3 et 4). La différence de fréquence d'échantillonnage n'a pas d'impact sur les résultats, étant donné qu'aucune analyse fréquentielle du signal n'a été utilisée.

Indices posturographiques

Centre de pression

En posturographie statique, la position moyenne du centre de pression enregistrée au cours des essais contrôles avant toute manipulation expérimentale servait de référence pour évaluer 1) les modifications posturales liées à l'amputation et 2) les effets différés des trois types d'intervention. Dans ce dernier cas, tous les essais posturographiques de chaque sujet recueillis au cours d'une même session expérimentale étaient préalablement normalisés par rapport à cette position moyenne de référence, calculée sur 1 essai (article 1) ou 2 essais (articles 3 et 4). Cette normalisation permettait de contrôler la variabilité de la position moyenne du centre de pression entre les sujets avant toute intervention expérimentale, ce qui est particulièrement nécessaire dans le cas des patients amputés qui présentent en effet une grande variabilité inter-individuelle. A partir des signaux posturographiques normalisés, les indices expérimentaux systématiquement calculés étaient la position moyenne du centre de pression et ses écarts par rapport à la position moyenne de référence au cours des différents essais.

Root Mean Square

De plus, la **racine du carré moyen** ("root mean square" ou RMS) de la **position** (ou l'intégration du signal de position du centre de pression, article 1) et celle de la **vitesse** du centre de pression étaient également calculées par rapport à la position moyenne de référence sur la minute que durait chaque essai posturographique. Ces indices permettent notamment de mieux caractériser la nature des modifications posturales observées chez les sujets amputés, par rapport aux sujets contrôles, mais aussi après l'application des stimulations (articles 3 et 4). Si l'on en croit Maki et al, la RMS de la vitesse du centre de pression serait un bon indice du **niveau d'activité** mis en jeu pour maintenir la stabilité posturale (Maki et al 1994) tandis que la RMS de la position du centre de pression représenterait davantage une mesure de **l'efficacité** de cette activité de maintien postural (Prieto et al 1996). Le travail récent de Maurer et Peterka (2005) visant à modéliser les mécanismes sensorimoteurs du contrôle postural montre le même type de corrélation. La RMS de la vitesse serait en particulier associée à la raideur active du système, au délai du contrôleur nerveux pour le traitement des oscillations perçues et au "bruit", qui représente les oscillations aléatoires du centre de pression. Quant à la RMS de la position, elle serait

positivement corrélée au "bruit" et au délai du traitement du signal sensoriel contaminé par ce "bruit".

En d'autres termes, une valeur élevée de la RMS de la vitesse du centre de pression indique que le système postural est très actif pour maintenir le corps stable en position érigée. L'"efficacité" fonctionnelle de cette activité serait mise en évidence par la valeur de la RMS de la position : une valeur élevée signifierait que le centre de pression se déplace beaucoup par rapport à la position moyenne du centre de pression, ce qui peut s'interpréter comme une difficulté du système à maintenir la stabilité posturale.

Enfin, Prieto et al (1996) ont démontré au cours de tests de reproductibilité intra-individuelle que la RMS de la position et de la vitesse sont particulièrement fiables d'un essai à l'autre. De plus, ces indices sont très sensibles au changement de contexte tel que la fermeture des yeux par exemple (Geurts et al 1993). Ils semblent donc constituer des indices posturographiques particulièrement pertinents pour comparer le niveau de stabilité posturale de groupes de patients par rapport à des sujets sains d'une part, et en fonction des conditions expérimentales d'autre part.

Calculs des indices

Pour l'analyse des résultats de l'article 1 chez les sujets sains, les coordonnées posturographiques normalisées frontales (en x) et antero-postérieures (en y) étaient intégrées, selon un calcul proche de la RMS :

$$I_x = \frac{\sum |x_i|}{N} \qquad I_y = \frac{\sum |y_i|}{N}$$

Dans les expériences 3 et 4, la RMS de la position et celle de la vitesse du centre de pression étaient calculées sur les essais normalisés. Seuls les calculs portant sur les déplacements obtenus dans le plan frontal où ils se manifestent préférentiellement ont été retenus car aucun effet significatif n'était visible dans le plan antéropostérieur :

$$\text{RMS}_{\text{position}} = \frac{\sqrt{\sum(x_i^2)}}{N} \qquad v(t) = \frac{x_{n+1} - x_{n-1}}{2T} \qquad \text{RMS}_{\text{vitesse}} = \frac{\sqrt{\sum(v_i^2)}}{N-2}$$

RMS : root mean square

x_i et y_i : coordonnées instantanées du centre de pression, respectivement dans les plans frontal et sagittal (avec $i=[1;N]$)

N : nombre de mesures prises au cours de la minute d'enregistrement (fréquence d'échantillonnage de 50 Hz (article 1) ou 100 Hz (articles 3 et 4))

$v(t)$: vitesse instantanée du déplacement du centre de pression

T : période de l'échantillonnage (1/100s pour les articles 3 et 4)

S'agissant de la **posturographie dynamique**, l'amplitude maximale atteinte au cours des trois transferts d'appui les plus larges de chaque côté était calculée par rapport à l'axe sagittal de la plateforme au cours des 20 secondes de chaque essai (Figure 11). Leurs moyennes et la somme de ces moyennes (distance maximale parcourue par le centre de pression au cours du transfert d'appui) représentaient la performance des sujets à chaque essai.

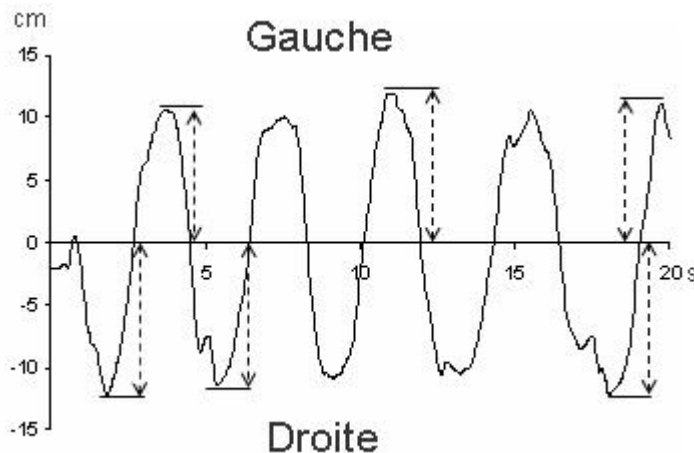


Figure 11 : Calcul des indices expérimentaux utilisés lors des tests de posture dynamique qui consiste à transférer le poids du corps d'une jambe sur l'autre. Les flèches et pointillés indiquent l'amplitude des trois transferts d'appui les plus larges de chaque côté pendant les 20 secondes d'enregistrement posturographique.

Analyses statistiques

Pour les résultats posturographiques obtenus uniquement chez des sujets sains, des analyses de variances (ANOVA) ont été réalisées et complétées par des tests post hoc (HSD de Tukey). Les facteurs *muscles* (trapèze, angulaire et splénius) et *essais* étaient définis pour évaluer l'effet de la contraction des différents muscles sur l'équilibre postural du sujet pendant les 7 essais posturographiques d'une minute qui suivaient la contraction par rapport à l'essai contrôle (article 1).

Les facteurs *session* (4 sessions à des jours différents), *vision* (yeux ouverts ou fermés) et *essai* (2 essais avant, 2 essais après contraction) ont été définis pour tester l'effet de la répétition des sessions expérimentales sur le posteffets induit par la contraction et en fonction des conditions visuelles (étude complémentaire de l'article 3).

S'agissant des études portant sur les sujets amputés, les différences posturales liées à l'amputation par rapport aux sujets contrôles ont été comparées par des tests U de Mann-Whitney. D'autres tests non-paramétriques (articles 3 et 4), ANOVA de Friedman, tests de Wilcoxon pour les échantillons appariés, ont permis de tester l'effet de la contraction et des conditions visuelles sur la posture statique et dynamique des sujets enregistrée au cours de

2 essais pré- et 2 essais post-contraction (article 3). De même, l'effet de la vibration sur la posture statique a été évalué entre les 2 essais pré- et les 7 essais post-vibration pour chacun des groupes de sujets testés (article 4).

Dans tous les cas, le seuil de significativité requis était fixé à $P=0,05$.

3.2 Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle

La technique d'IRMf (article 2) a été préférée à plusieurs autres techniques d'imagerie fonctionnelle (Tomographie par émission de positon (TEP), électro- et magnéto-encéphalographie (MEG et EEG)) car elle présente une bonne résolution spatiale et une bonne sensibilité pour les acquisitions fonctionnelles de l'ensemble du cerveau et du cervelet par comparaison aux autres techniques. La TEP, dont la précision spatiale est également bonne, présente cependant des contraintes de durée d'acquisition, de deux minutes minimum par essai (de Dreuille et al 2002), qui empêchaient d'utiliser une durée de stimulation de 30s identique à celle utilisée dans les études posturographiques. De plus, l'injection d'un radiotracer nécessaire pour l'acquisition en TEP impose aux sujets une exposition à une ou plusieurs doses radioactives, alors que l'utilisation du champ magnétique intense en IRMf n'a pas montré d'effets secondaires jusqu'à présent.

Notre étude a été conduite avec un imageur 3 Tesla Medspec 30/80 AVANCE (Bruker, Ettlingen, Allemagne) pour corps entier, équipé d'une antenne de tête en quadrature (émettrice réceptrice), situé au CHU de La Timone, à Marseille, France. Il a permis l'acquisition d'images anatomiques en trois dimensions de haute définition selon une séquence "inversion recovery 3D", et des images fonctionnelles au moyen d'une séquence d'acquisition écho-planaire ("echo planar imaging", EPI) pondérées en T2*.

Afin d'obtenir une puissance statistique satisfaisante, la séquence expérimentale était répétée 10 fois pour chaque type de stimulation (contraction et vibration), en alternance, au cours de 5 "runs" de 8 minutes. Elle comportait quatre périodes correspondant respectivement :

- à l'induction d'un postefffet, par une contraction isométrique volontaire ou une vibration des muscles extenseurs du poignet de 30 secondes,
- au développement et la persistance du postefffet, pendant 50 secondes sans action volontaire de la part du sujet,

- aux mouvements volontaires multidirectionnels de la main, destinés à arrêter l'activité musculaire involontaire, suivant l'observation de Sapirstein et al (1937),
- à une période de repos de 20 secondes, pour vérifier que l'activité électromyographique était réellement revenue à son niveau de repos (Figure 12).

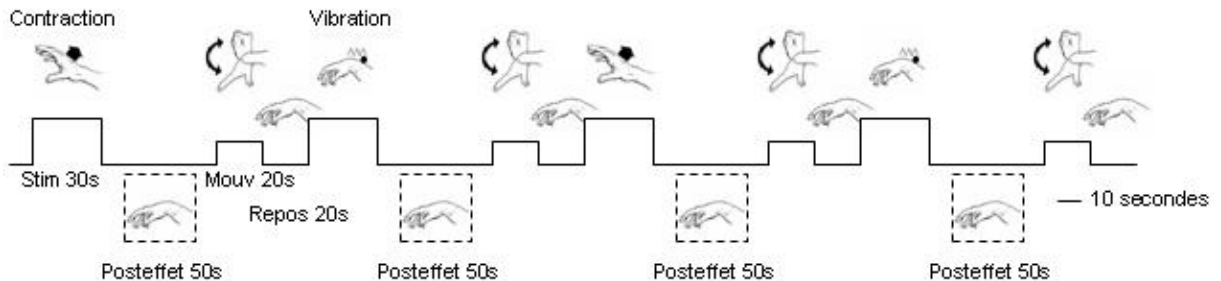


Figure 12 : Posteffets segmentaires induits après 30 secondes de contraction isométrique volontaire et de vibration des muscles *extensor carpi radialis* à droite. Déroulement d'une séquence expérimentale correspondant aux acquisitions IRMf et EMG : 30 secondes de contraction ou de vibration tendineuse (80Hz) des muscles extenseurs du poignet destinées à induire un posteffet, suivies de 50 secondes permettant le développement du posteffet, puis de 20 secondes de mouvements volontaires de la main afin d'arrêter le posteffet, et enfin de 20 secondes de repos. Cette séquence est répétée 4 fois au cours d'un "run", en alternant vibration et contraction. Chaque "run " est répété 5 fois, pour atteindre 10 essais pour chaque type de stimulation inductrice de posteffet.

Traitement des données et analyse statistique

Les données acquises par IRMf ont été traitées et analysées au moyen du logiciel SPM99, suivant l'approche par modèle linéaire généralisé, qui consiste en une régression linéaire multiple multivariée. Elle analyse la contribution spécifique de chaque condition (régresseur), définie dans le modèle statistique, au signal IRMf de chaque volume élémentaire cérébral (voxel), chez chaque sujet.

Le prétraitement des données incluait la correction du décalage temporel d'acquisition des coupes ; le réalignement sur la première image acquise afin de corriger les mouvements de la tête entre chaque image ; la normalisation spatiale par rapport à une image standard afin de réduire les variations anatomiques entre les différents sujets pour une analyse de groupe ; et le lissage spatial au moyen d'un filtre gaussien (FWHM = 8 mm).

Le modèle statistique utilisé pour l'analyse des données par SPM99 était déterminé selon le protocole utilisé. Les conditions expérimentales *contraction*, *post-contraction*, *vibration*, *post-vibration* et *mouvement* étaient modélisées par des "box-car", convoluées à

la réponse hémodynamique canonique ("canonical hrf") pour tenir compte du décalage temporel de la réponse hémodynamique liée à l'activité cérébrale recherchée. Les "box-car" étaient synchronisées avec les dates de début des différentes conditions et d'une durée correspondant à chaque condition : 30 secondes pour la vibration et la contraction volontaire, 50 secondes pour le posteffet, 20 secondes pour le mouvement nécessaire pour arrêter le posteffet (Voir Figure 13).

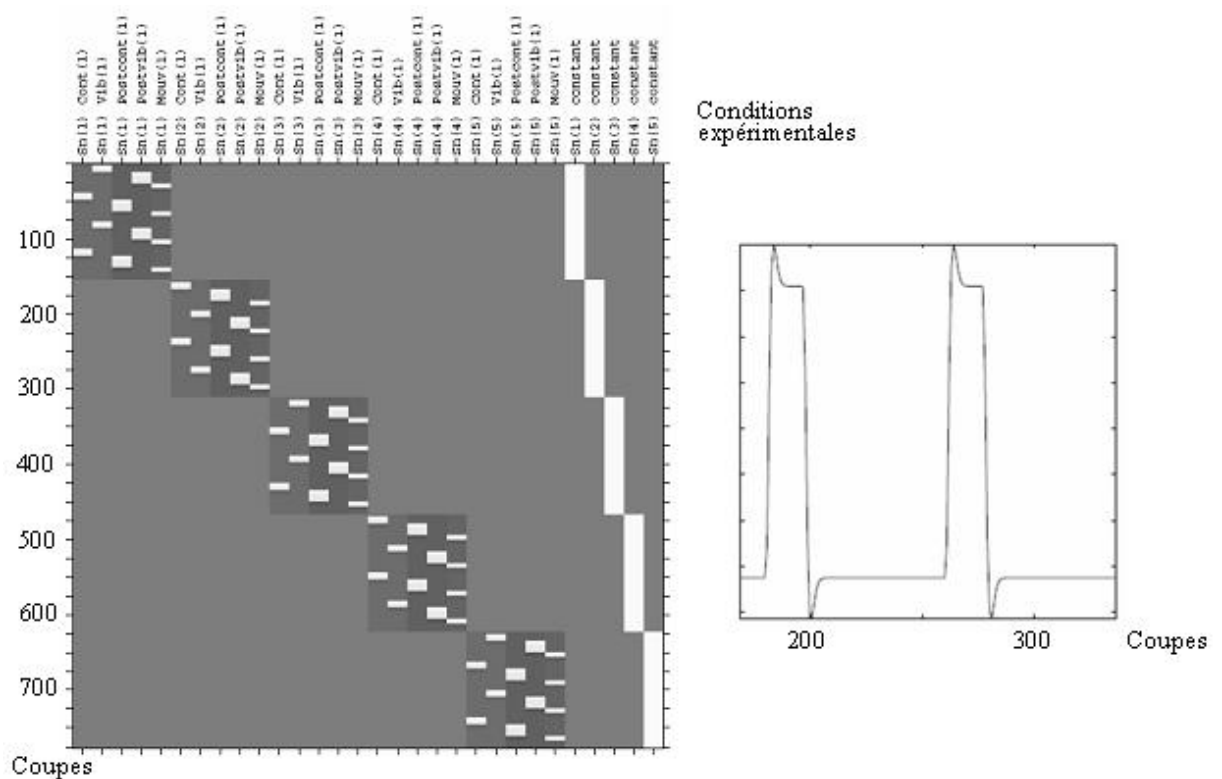


Figure 13 : Description graphique du modèle spécifié pour notre protocole IRMf (paradigme en bloc).

A gauche : Les 5 rectangles gris en diagonale figurant dans la matrice représentent les 5 "runs" expérimentaux. À l'intérieur de chacun d'entre eux, les "régresseurs" représentés par des barres blanches modélisent les différentes conditions en fonction du temps. Dans le cas présenté ici, la session commençait par une *vibration* (1^{ère} barre en haut à gauche), suivie de la période *post-vibration*, puis de la période *mouvements volontaires de la main*.

A droite : Le tracé figure la fonction de base utilisée pour modéliser la réponse. Il s'agit d'une "box-car", convoluée à la fonction de réponse hémodynamique. Cette modélisation a été réalisée, comme le reste de l'analyse, au moyen du logiciel SPM99.

Les résultats présentés dans notre deuxième étude (article 2) sont des résultats obtenus chez 11 sujets. Différents contrastes d'intérêt ont été définis et testés par des tests T de Student pour chaque sujet. Ces résultats ont ensuite été utilisés pour l'analyse de groupe dite à effet aléatoire ("random-effect analysis"). Ce type d'analyse, dit de second ordre, permet la généralisation des résultats à la population à laquelle les sujets appartiennent. Les effets locaux spécifiques aux différentes conditions étaient estimés par des contrastes

linéaires à l'aide d'un test T de Student sur les résultats statistiques individuels obtenus précédemment. Les contrastes de chaque condition étaient alors analysés et leurs résultats rapportés pour un seuil de significativité statistique à $P < 0,005$ (correction FDR, "false discovery rate") pour les voxels "actifs" lors des comparaisons au niveau de repos, et à $P < 0,001$ (seuil non corrigé) pour les contrastes entre conditions. Seules les activations de plus de dix voxels ont été prises en compte.

La détermination anatomique de ces activations était réalisée au moyen du "MNI Space Utility" qui met en correspondance les coordonnées déterminées par SPM99 avec les gyri et les aires cérébrales de l'image standard utilisée pour la normalisation spatiale.

3.3 Electromyographie

L'activité électromyographique des muscles extenseurs du carpe (extensor carpi radialis, brevis et longus) a été mesurée au cours de posteffets consécutifs à la contraction et à la vibration de 30 secondes de ces muscles dans des conditions identiques à celles de l'acquisition en IRMf (article 2). L'utilisation de l'EMG était classique, avec 2 électrodes Ag/AgCl placées en regard du corps musculaire des extenseurs du carpe, et l'électrode de référence placée en regard de l'olécrane, épiphyse osseuse du coude. Le signal était échantillonné à 1 kHz. Les données étaient acquises puis analysées ultérieurement avec l'interface du système CED 1401plus[®] couplée au logiciel Spike2[®].

L'acquisition électromyographique était réalisée en laboratoire préalablement à l'acquisition des données en IRMf, afin de s'assurer que les sujets présentaient bien des posteffets avec la répétition des stimulations au cours d'une session et aussi au cours de deux sessions EMG consécutives. Cette précaution était nécessaire pour obtenir des posteffets dans l'imageur, dans lequel l'acquisition EMG n'était pas possible. Les 11 sujets ont d'ailleurs indiqué avoir perçu les posteffets au cours de la session en IRMf.

Le traitement des données électromyographiques était classique. Le signal était redressé et intégré pour chaque période d'enregistrement (contraction et vibration (30 secondes), posteffet (50 secondes), mouvement et repos (20 secondes)). Les valeurs étaient ensuite rapportées à la seconde pour chaque période puis exprimées en pourcentage de la valeur obtenue au cours de la contraction volontaire isométrique.

Pour mettre en évidence les posteffets, l'activité moyenne de la période de post-contraction et de post-vibration était comparée à celle de la période de repos au moyen

d'une ANOVA portant sur la période (postcontraction, postvibration et repos), le "run" (5 runs expérimentaux) et la séquence (2 séquences par run).

Afin de confirmer que la période de mouvements de 20 secondes qui suit le posteffet permettait d'annuler l'activité électromyographique involontaire induite, les périodes de repos qui suivaient les périodes de mouvement étaient comparées avec la période de repos initiale enregistrée avant toute stimulation à chaque "run" au moyen d'une ANOVA (5 périodes de repos, 5 runs"). L'absence de différences entre ces périodes de repos a ainsi permis de les utiliser comme période de référence, notamment pour l'analyse des données IRMf.

Résultats

L'ensemble de nos travaux expérimentaux a donné lieu à des articles insérés dans ce manuscrit, les principaux résultats sont néanmoins résumés ci-après selon les trois axes centraux qui ont orienté ces travaux.

1 CONSÉQUENCES POSTURALES DURABLES ET ORIENTÉES DE LA CONTRACTION VOLONTAIRE DE LA MUSCULATURE CERVICALE : LES POSTEFFETS MOTEURS POSTURAUX.

Article 1 : Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll, J-P. 2004, *Experimental Brain Research*, 158(1) : 58-66.

Dans le cadre général de l'étude des déterminants sensoriels du contrôle de l'équilibre postural normal et pathologique, l'objectif premier de ce travail de thèse était de tester la possibilité de générer des posteffets moteurs intéressant l'ensemble du corps, à partir de la contraction volontaire et soutenue de la musculature cervicale. Comme nous l'avons décrit en introduction, un mouvement **involontaire** peut se déclencher suite à la contraction **volontaire isométrique** prolongée d'un muscle. Ce phénomène, appelé posteffet, se manifeste par exemple lorsque, après avoir exercé un effort d'abduction du bras en essayant de l'écarter du corps contre une résistance pendant quelques dizaines de secondes, un sujet sent son bras s'élever involontairement avec une légèreté soudaine. Cet effet moteur appelé "post-contraction" a été observé par plusieurs auteurs et à différents niveaux corporels, mais jamais pour la posture de l'ensemble du corps. Sachant que la région cervicale est connue pour intervenir de façon majeure dans l'orientation posturale, nous avons cherché, dans un premier temps, à mettre en évidence des posteffets impliquant l'ensemble du corps chez des sujets testés en position érigée, à la suite d'une contraction isométrique **volontaire** de différents muscles cervicaux. Afin de mieux comprendre l'origine des posteffets, nous avons, dans un deuxième temps, analysé les conséquences posturales d'une contraction **involontaire** prolongée des muscles du cou, provoquée par stimulation électrique.

Pour cela, l'effet de la contraction isométrique volontaire de 30 secondes des groupes musculaires responsables de l'extension et de l'inclinaison latérale de la tête a été évalué sur la posture érigée de 14 sujets, au moyen d'une plateforme de force. Sept essais posturographiques ont été enregistrés pendant les 14 minutes qui suivaient cette contraction et comparés à un essai pré-contraction. Le même protocole a été appliqué à 6 de ces sujets contrôles mais après une contraction induite involontairement par stimulation électrique transcutanée d'un de ces muscles.

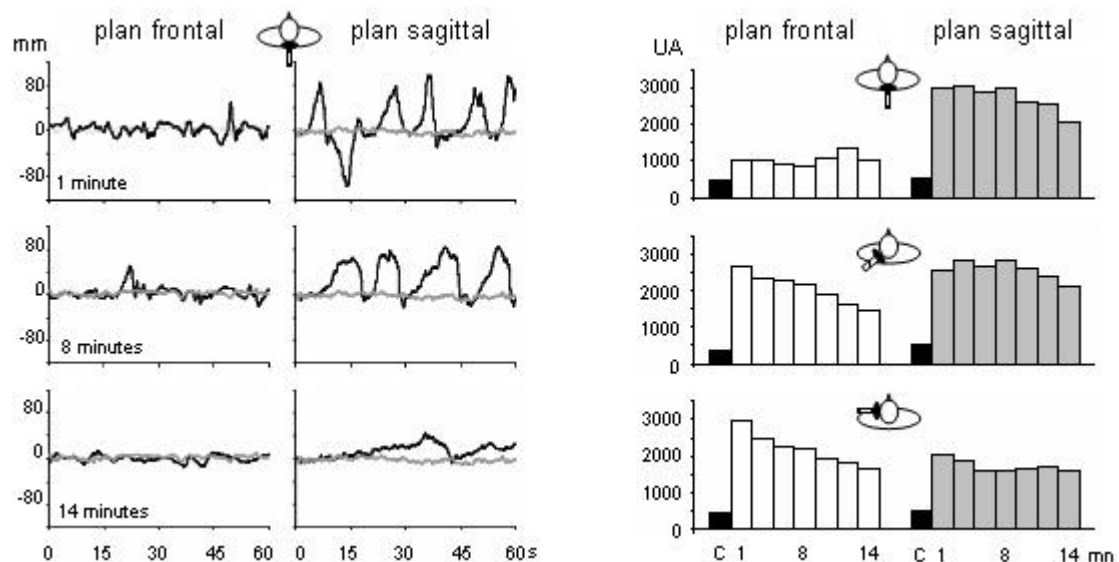


Figure 14 : Posteffets posturaux consécutifs à la contraction de groupes musculaires cervicaux.

A gauche : les tracés représentent les déplacements du Centre de Pression d'un sujet 1, 8 et 14 minutes après contraction volontaire isométrique de 30 secondes du groupe des splénius. Le tracé gris représente l'enregistrement contrôle, avant contraction.

A droite : Amplitudes moyennes ($n=14$) des déviations posturales dans le plan frontal (en blanc) et sagittal (en gris) lors des 7 tests posturographiques de 1 à 14 minutes après la contraction volontaire du groupe des splénius (en haut), de l'angulaire (au milieu) et du trapèze (en bas), par rapport aux valeurs contrôles (C, en noir).

Les résultats montrent que la contraction isométrique volontaire des 3 groupes musculaires testés, effectuée en position assise et maintenue durant 30 secondes, entraînait des inclinaisons prolongées de l'ensemble du corps, toujours orientées selon le plan d'action du muscle sollicité (Figure 14). La contraction du trapèze gauche, impliqué dans l'inclinaison de la tête induisait des inclinaisons du corps vers la gauche chez la plupart des sujets. Par contre, après une contraction des muscles splénius, correspondant à l'extension de la tête, les sujets s'inclinaient dans le plan sagittal, pour moitié vers l'avant et pour moitié vers l'arrière. La contraction du groupe de l'angulaire, muscle qui produit un déplacement

de la tête vers l'arrière et à gauche, induisait une déviation posturale oblique, de direction intermédiaire entre les deux précédentes. Dans tous les cas, ces posteffets posturaux orientés persistaient plus d'une dizaine de minutes après la fin de la contraction volontaire.

Lorsqu'elle était involontairement provoquée par stimulation électrique de l'angulaire, la contraction musculaire n'entraînait pas de posteffet orienté, mais seulement une légère augmentation des oscillations posturales sans direction particulière.

Il existe donc bien des conséquences posturales orientées et de longue durée à la suite d'une contraction isométrique volontaire soutenue de la musculature cervicale. De par leurs similarités d'orientation et de durée avec les posteffets induits par la vibration de muscles cervicaux, ces résultats renforcent l'hypothèse d'une **origine proprioceptive** des posteffets, à cause du message afférent prolongé que génèrent les deux types de stimulation. L'absence de posteffets orientés après stimulation électrique conforte également cette hypothèse, puisque, dans nos conditions expérimentales, la stimulation électrique ne devrait pas s'accompagner d'une activité proprioceptive soutenue. Notre interprétation est en effet que, lorsqu'il est présent, le message proprioceptif prolongé pourrait être à l'origine d'une modification de la référence posturale à la base de l'organisation de la posture érigée. Cette interprétation s'appuie notamment sur le fait que, lors de la modification de leur posture par le posteffet, les sujets ressentent cette nouvelle position comme confortable et ne nécessitant pas de correction impérative.

C. Duclos · R. Roll · A. Kavounoudias · J. P. Roll

Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions

Received: 11 October 2003 / Accepted: 4 February 2004 / Published online: 23 March 2004
© Springer-Verlag 2004

Abstract Our objective was to investigate the neural mechanisms and the functional relevance of motor effects that develop involuntarily following the release of a sustained isometric muscle contraction. The few data available in the literature deal only with post-contractions occurring in a body segment. Although these data emphasise the role of proprioceptive input, the question as to whether this phenomenon is of central or peripheral origin remains unclear. Given the leading role of neck muscle proprioceptive input in body orientation and posture regulation, we designed two experiments to test for postural posteffects after voluntary and involuntary neck muscle contraction. The spatiotemporal characteristics of the posteffects were analysed by means of stabilometric recordings following 30-s isometric contraction of splenius, trapezius and levator muscle groups, and 30-s electrically-induced contraction of the levator muscle group. Results show that a postural response occurred after voluntary contraction of each muscle group tested, which was oriented in the plane of action of the muscle, and lasted 14 min at least. In contrast, no clearly oriented body leanings were found after electrical stimulation of the levator muscle, except for a slight increase in natural postural instability. Data are interpreted as a change in the postural reference resulting from an increase in proprioceptive inflow accompanying mainly the voluntary muscle contraction.

Keywords Posteffect · Voluntary contraction · Proprioception · Body reference · Posture

Introduction

Whatever the sensory modality, long duration or high intensity exposure to a stimulus is liable to cause a persistent perceptual or motor effect. In the visual system, the most commonly experienced effect is the well-known post-image phenomenon resulting from a very short exposure of a subject's eye to a powerful light source. This is also true for the sense of touch. For instance, a study by Hollins and Favorov (1994) has shown that subjects perceived a persistent tactile displacement on and deep to the skin following a 3-min stimulation of the palmar surface of their hand cupped around a moving drum.

Posteffects of kinaesthetic origin can also alter the subject's position sense, so that they performed inaccurately a two-arm matching task after holding their left arm 45° up to the horizontal for 30 s (Cratty and Duffy 1969), or after 60 s of biceps or triceps brachii vibration (Rogers et al. 1985). Also, Heide and Molbech (1973) found that subjects felt "uncertain" about the accuracy of their movement when they were tested in an open-loop pointing task after a sustained isometric muscle contraction in their pointing arm. Similar examples of delayed consequences of stimulation have been described in the auditory (Dong et al. 1999) or vestibular (Koenig and Dichgans 1981) system as well. Although these phenomena are indiscriminately called posteffects or after-effects, they differ in latency (occurring immediately or later after the stimulus exposure), duration (a few seconds up to several hours) and vividness, depending on the sensory systems involved. They also differ with regard to the length of exposure required to elicit them, and their underlying mechanisms are not yet fully clear.

Strangely enough, posteffects can also appear through real limb movements that take place involuntarily and that can last for several minutes or even several hours. Post-contraction motor effects had been described first by Kohnstamm in 1915 as an involuntary movement of a subject's arm or leg occurring after a strong isometric contraction was maintained for several seconds in these

C. Duclos (✉) · R. Roll · A. Kavounoudias · J. P. Roll
Laboratoire de Neurobiologie Humaine, UMR CNRS 6149,
Université de Provence, Centre de Saint Jerome,
Avenue Escadrille N. Niemen,
13397 Marseille Cedex 20, France
e-mail: duclos@up.univ-mrs.fr
Tel.: +33-4-91288577
Fax: +33-4-91288669

body segment muscles (Kohnstamm 1915). Anyone can easily experience the so-called Kohnstamm phenomenon by strongly pressing the back of his hand against a rigid surface for half-a-minute. Shortly after the release of the muscle contraction, a feeling of lightness will occur in the arm, while at the same time it rises slowly. Since the Kohnstamm's princeps observations, various studies have shown that post-contraction motor effects may take place at different parts of the body, such as the hip (Sapirstein et al. 1937), the finger (Cratty and Duffy 1969), or the elbow and shoulder (Craske and Craske 1986; Gurfinkel et al. 1989; Gilhodes et al. 1992; Ghafouri et al. 1998).

Interestingly, identical posteffects have also been reported to occur after exposure of a body segment to 80-Hz mechanical vibrations. For instance, Gilhodes et al. (1992) have shown that an involuntary forearm flexion or extension occurred after vibrating for 30 s the tendon of a subject's biceps or triceps brachii muscles. Like the post-contraction motor effects, the direction of these vibration-induced posteffects always corresponded to the contraction of the muscle previously stimulated. Furthermore, by applying identical stimulation for 30 s to neck muscles of seated subjects, Wierzbicka et al. (1998) were able to elicit whole-body oriented posteffects (lasting between 3 min and 3 h) when the subjects were asked to stand freely on a force platform after vibration stopped. In addition, these postural deviations were backward or forward oriented according to the muscle vibrated. Although leg muscles are involved more directly in body displacement and equilibrium, the directional properties of these post-vibration postural responses further underline the leading role of neck muscle proprioceptive input in body orientation. They corroborate the assumption of Roll and Roll (1988) that this muscle input operates through a "proprioceptive chain" linking the eye to the foot. Applying well-patterned vibrations to any level of this chain, such as the ankle (Eklund 1972; Kavounoudias et al. 1999; Roll et al. 1998), the paravertebral (Gregoric et al. 1978; Smetanin et al. 1993), the neck (Gurfinkel et al. 1988; Roll and Roll 1988) or the eye muscles (Roll and Roll 1987), is able to induce oriented body tilts in a standing subject. Moreover, the fact that these long-lasting postural responses were oriented according to the neck muscle vibrated supports the Kavounoudias et al. (1999) interpretation, i.e. that muscle inputs from the upper part of the body are mainly involved in body orientation whereas those originating in the lower part of the body contribute to the body equilibrium.

Given these data and hypotheses, we attempted to analyse more closely the motor posteffect mechanisms through two experiments based on the assumption that these posteffects resulted from a sustained activation of the proprioceptive afferents. In the first experiment, we investigated whether voluntary isometric contraction of three different neck muscle groups could alter, durably and in different ways, the human standing posture, by evaluating in 14 subjects the spatiotemporal characteristics of any postural posteffects subsequent to a 30-s voluntary isometric contraction of these muscle groups. In a second

study, we investigated whether these postural alterations also occurred following an involuntary contraction of the levator neck muscle caused by a 30-s electrical stimulation in 6 of the 14 subjects. The results of the two experiments could be compared to determine more precisely whether and to what extent posteffects are of central or peripheral origin. In both studies, the postural effects were assessed through stabilometric recordings of the subjects' centre of pressure.

Materials and methods

Experiment 1

Subjects and equipment

Fourteen volunteers (seven women and seven men, age range from 22 to 54 years) gave their informed consent to participate in the experiment after the local Ethics committee have given their approval. None of them had any history of postural or cervical problems that might have interfered with the experimental requirements.

Two devices were used principally throughout the experiment: a strain gauge mounted on a set of three-dimensional adjustable bars and a force platform. The strain gauge served to control the intensity of the subject's voluntary contraction under isometric conditions. To prevent any change in the force exerted by the subject's head on the strain gauge throughout the contraction, an auditory feedback warned them when they had overshot or fallen short of the force level set. This level ($50 \pm 5\%$ of the maximum voluntary contraction) corresponded to that described in the literature as being able to evoke motor posteffects (Craske and Craske 1986); it was determined for each subject in a training session prior to experiment. On the other hand, because subjects were found to oscillate around their ankle joint, we used a force platform equipped with three strain gauges to assess whether changes occurred in the antero-posterior [$Y(t)$] and lateral [$X(t)$] displacements of the subjects' centre of pressure (CoP) after the contraction of various neck muscle groups.

Experimental procedure

Subjects were tested in three experimental sessions of eight 1-min CoP recordings each, including control. Each session corresponded to the isometric contraction of one of three different neck muscle groups: the splenius, the left trapezius and the left levator groups. These were chosen because each of them play a major role in a given head orientation, i.e. backward, left, and oblique (back and left) tilting of the head, respectively. In each session, the spontaneous body sways of blindfolded and upright subjects were recorded firstly in a 1-min free-standing condition, which served as control. The experimenter marked off precisely the position of the subject's feet on the force platform so that they could adopt the same standing posture in the seven subsequent tests. Then, subjects sat on an adjustable chair with their body restrained and their head leaning against the strain gauge properly adjusted according to their head morphology and oriented in the direction of the required effort. They were asked to maintain actively an isometric contraction of one of the three muscle groups by pushing against the gauge for 30 s. Immediately after the contraction, subjects had to stand relaxed on the force platform with their eyes closed and their arms hanging for the first 1-min post-contraction test. They were assured that an investigator would protect them from falling should their balance become disturbed. After a short rest period (1 min), during which subjects sat on a chair without removing their feet from the force platform, they were requested to stand up again for the next CoP

recording. Given this timing, the last postural recording was made 14 min after the cervical contraction.

To avoid any possible overlap of the effects of the contraction of the three different muscle groups, every subject was tested on three different days using one muscle contraction per day.

Experiment 2

Only six of the 14 subjects previously tested agreed to undergo the electric stimulation of one single neck muscle group. The levator muscle was selected from the three muscle groups because it can be reached more easily and therefore stimulated more selectively. One pair of silver electrodes was applied to the skin over the left levator scapulae muscle, at C2–C3 and at C8–T1 vertebra level, respectively. The electrical stimulation consisted of rectangular biphasic pulses (200- μ s duration) at 30 Hz and lasted 30 s as with the voluntary contractions. The stimulus intensity ($2\times$ perceptual threshold) was determined prior to experiment for each subject by progressively increasing intensity, so that the contraction they perceived was as strong as that they had produced voluntarily in the previous experiment, but painless. Except for the stimulation, the experimental procedure was carried out identically to that of the first experiment. However, as no posteffect was expected to result from an electrically-induced contraction, only four post-contraction tests, instead of seven in experiment 1, were performed in the six voluntary participants.

Data acquisition and analysis

In both experiments, the coordinates of the CoP trajectories were recorded for 1 min at a sampling rate of 50 Hz. Apart from the control recorded before the neck muscle contraction, either seven (experiment 1) or four (experiment 2) test recordings followed the contraction. For each subject, the raw coordinates $\bar{X}(t)$ and $\bar{Y}(t)$ of the CoP of every recording were first normalised around the mean value of the CoP coordinates (X_0 , Y_0) of the subject's control. Then, the normalised data were integrated to provide both the temporal and intensive characteristics of the postural deviations beyond this control mean position. Thus, two indexes I_x and I_y were automatically calculated by adding separately the normalised instantaneous coordinates $\bar{X}(t)$ and $\bar{Y}(t)$, sampled during the 1-min recording, for each subject. The extent of the postural deviations around the control mean values along the lateral and antero-posterior axes was quantified from these indexes for all recordings in all experimental sessions.

In experiment 1, we analysed the time-course and the spatial characteristics of the postural posteffects by comparing the mean values of the I_x and I_y indexes of the 14 subjects under the three muscle contraction conditions (*muscle* factor) and in the eight postural recordings (*rank test* factor) using a two-way repeated-measures analysis of variance (ANOVA, post hoc Tukey tests; Zar 1996). For each muscle group, the I_x and I_y mean values of each subject control recording were compared with those of the seven posturo-graphic tests following the cervical contraction, to investigate whether postural posteffects occurred and, if so, how long they persisted. In addition, we evaluated a possible alteration of the amplitude of the posteffects over time by comparing the I_x and I_y mean indexes of the first test with those of the six following recordings.

Moreover, because the amplitude of the posteffects in the first four tests did not change significantly, we calculated the I_x/I_y mean ratio using data from these four tests for each muscle group contraction. To determine whether the postural posteffects were oriented significantly in the frontal or the sagittal planes we also compared these mean I_x/I_y ratios to the ratio of the natural X and Y CoP sways of each subject control recording using Student's paired t -test.

In addition, as we expected that the postural posteffects following the levator muscle contraction would be oriented in a direction

between those observed after the trapezius and splenius contractions, we calculated a theoretical ratio $\frac{(I_{\text{trapezius}} + I_{\text{splenii}})/2}{(I_{\text{trapezius}} + I_{\text{splenii}})/2}$, which we compared with the actual I_x/I_y ratio obtained from data of the levator muscle post-contraction using a Student's paired t -test.

Finally, the I_x and I_y mean values of the control and the four tests of the six participants in experiment 2, were subjected to a one-way ANOVA (with repeated measurements) to evaluate whether postural posteffects occurred after the electrically-induced contraction of the levator muscle and, if so, how long they persisted. In addition, for the six subjects tested, we compared the mean lateral and antero-posterior amplitudes of CoP deviations resulting from the electrically versus voluntarily induced contraction of this muscle using Student's paired t -tests. As for all the statistical analyses, the level of significance was set at $P \leq 0.05$.

Results

Postural posteffects after a voluntary neck muscle contraction

Whatever the cervical site considered, immediately after the 30-s muscle contraction, all the subjects showed oriented whole-body leaning, which lasted so long that the subject had to compensate repeatedly for this disequilibrium. As an example, Fig. 1 shows a forward-oriented motor posteffect in the sagittal plane. Nevertheless, the temporal and spatial characteristics of the postural

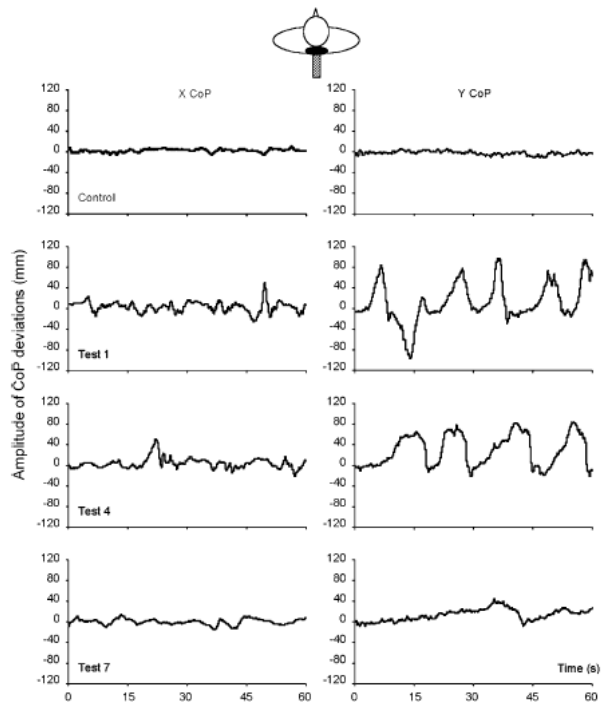


Fig. 1 One subject's posturo-graphic recordings in control and at 0 min (*Test 1*), 6 min (*Test 4*) and 14 min (*Test 7*) after the voluntary contraction of the splenius muscle group. Traces show the lateral (X) and antero-posterior (Y) displacements of the centre of pressure (CoP) normalised with respect to the mean X_0 and Y_0 CoP control positions

posteffects varied according to the cervical muscle group previously contracted.

Spatiotemporal characteristics of the posteffects

For the three muscle groups tested, postural posteffects occurred as soon as the subject stood up at the end of the contraction. In fact, from the beginning of the first 1-min posturo-graphic recording, we observed a significant increase in the amplitude of the CoP deviations in both lateral and antero-posterior directions, except for the lateral CoP sways, which did not change after the splenius contraction (Table 1).

These postural posteffects persisted throughout the 14-min experiment since the amplitude of the CoP deviations were significantly greater than those of the control test in the six remaining posturo-graphic tests. However, this degree of deviation in CoP amplitude tended to decrease more or less sharply according to the muscular group considered (Fig. 2).

Under trapezius and levator contraction conditions, the mean amplitude of the CoP deviations in the frontal plane (I_x) decreased progressively from the first to the seventh posturo-graphic test after contraction. Pair-wise comparisons of the first test with each of the six following ones showed that this decrease in amplitude was significant only for the fifth test for the trapezius group ($P<0.05$) and for the sixth test for the levator group ($P<0.01$). Following the splenius group contraction, the CoP deviations in the antero-posterior direction also decreased slightly in time but they were never significantly lower than those recorded immediately after the contraction. Therefore, we considered that the amplitude of the postural posteffects in all experimental conditions was maximum and stable during the four first posturo-graphic tests at least, i.e. for 8 min after the end of the voluntary contraction.

The direction of the postural posteffects differed according to the muscle group previously contracted ($F_{(2,26)}=15.28$, $P<0.0001$). The splenius group contraction induced a significant posteffect in the antero-posterior direction only, whereas the levator scapulae and trapezius contraction induced a significant posteffect in the two directions of the plane (Table 1). However, for these two latter muscle groups, the postural deviations in the sagittal plane did not occur with equal amplitude: throughout the

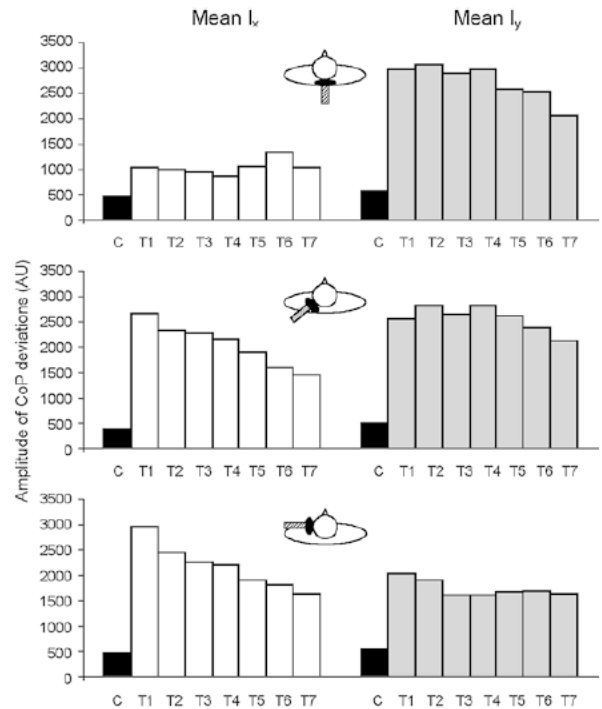


Fig. 2 Mean amplitudes of the postural deviations in control (C) and 1 to 14 min (tests T1–T7) after the voluntary contraction of the splenius (top), the levator scapulae (middle) and the left trapezius muscle groups (bottom) ($n=14$ subjects). Histograms show the mean surfaces (I_x and I_y) of the normalized centre-of-pressure (CoP) deviations (in arbitrary units) from the mean control position (black bars) in the lateral (white bars) and antero-posterior (grey bars) directions

8 min after the contraction of the trapezius group, the amplitude of the postural posteffects directed in the sagittal plane was significantly weaker than that of the splenius group ($P<0.05$). Conversely, the amplitude of the sagittal deviations after the levator muscle contraction was on average as high as that obtained with the splenius muscle contraction for the same period ($P=0.97$).

To analyse more closely the spatial characteristics of these postural deviations, we calculated the mean I_x/I_y ratio for different muscle contractions for the first 8 min of steady-state period of the posteffects. Results confirmed that orientation of the postural posteffects varied according to the neck muscle group contracted. The mean I_x/I_y ratio

Table 1 Comparison of the lateral (I_x) and antero-posterior (I_y) centre-of-pressure (CoP) deviations (arbitrary units) between the control and the first test (Test 1) recordings for the three muscle

	CoP deviations after muscle contraction					
	Splenius		Levator		Trapezius	
	I_x	I_y	I_x	I_y	I_x	I_y
Control	475±220	567±182	378±152	503±164	476±231	531±174
Test 1	1041±335	2977±1534	2669±1580	2549±1486	2959±1755	2034±1242
Post hoc significance	$P=0.63$, NS	$P<0.0001$	$P<0.0001$	$P<0.0001$	$P<0.0001$	$P<0.0001$

group contractions ($n=14$ subjects). Statistical significances from the Tukey post hoc comparisons are indicated

of 0.42 clearly indicated that the postural deviations after the splenius muscle contraction were strictly directed in the sagittal plane; moreover, this ratio differed significantly from the mean I_x/I_y ratio of 0.85 calculated for the control condition ($t=4.18$, $P<0.001$). Conversely, most of the postural deviations were laterally directed after the trapezius muscle contraction: the mean ratio of the CoP amplitudes was greater than 1 (I_x/I_y 1.47) and differed significantly from that of the control (mean I_x/I_y 0.89; $t=2.93$, $P<0.01$). Finally, the subjects' bodies shifted clearly in an intermediate, oblique direction after the levator group contraction with a mean I_x/I_y ratio of 0.84. Furthermore, to verify whether this orientation resulted from a combination of the two orthogonal directions we observed after trapezius and splenius muscle contraction, we calculated a theoretical ratio by summing the mean I_x indexes and the mean I_y indexes obtained for these two muscles, respectively. Figure 3 shows that no significant difference was found between this mean theoretical ratio and the mean experimental ratio calculated from the levator muscle indexes. (Student's paired t -test, $t=0.50$, $P=0.62$).

Finally, although after a given muscle was contracted postural posteffects were oriented clearly in one main direction, their orientation in this direction could differ between subjects. For instance, all subjects exhibited postural posteffects in the antero-posterior direction after splenius muscle contraction, but half of them tilted forward and the other half tilted backwards. Results were more homogeneous in the case of the trapezius muscle contraction, where leftward-oriented responses occurred in 11 of 14 subjects. As expected, the levator muscle group contraction resulted in intermediate postural

deviations: in the sagittal plane, the posteffects were backward-directed in seven subjects and forward-directed in seven subjects, and, in the frontal plane, they were leftward-oriented in 11 subjects and rightward-oriented in three subjects.

Postural posteffects after an electrical stimulation of a neck muscle group

Unlike after an isometric voluntary contraction, the contraction provoked by an electrical stimulation of the levator muscle did not result in oriented whole-body leaning but in a slight increase of postural instability. In fact, the amplitude of the CoP deviations increased significantly as early as the first minute after the stimulation stopped ($F_{(1,5)}=12.97$, $P<0.05$), and they persisted over the four following tests (no significant difference was found for either I_x or I_y indexes between the four recordings). As shown in Fig. 4, the amplitude of the postural deviations consecutive to the electrical stimulation of the levator muscle was one-third that induced by the voluntary contraction of the same muscle in both the frontal ($t=3.22$, $P<0.05$) and the sagittal ($t=2.61$, $P<0.05$) planes.

Discussion

A possible proprioceptive origin of the postural posteffects

The fact that long-lasting and oriented postural changes were observed in standing subjects after an intense but short (30 s) isometric contraction of various neck muscles corroborates clinical and experimental observations that limb or whole-body motor reaction can occur long after the motor command has stopped (Craske and Craske 1986; Gurfinkel et al. 1989; Kohnstamm 1915). As mentioned in the Introduction, identical motor consequences were also found to occur durably after 30-s vibrations were applied to two neck muscle groups (Wierzbicka et al. 1998). Furthermore, like those we observed after a voluntary contraction, these postural posteffects started as soon as the subject stood up at the end of the stimulation; they lasted on average 10 min, and they were always oriented in the plane of the muscle action, for example, in the sagittal plane for both muscles treated, i.e. the splenius and sterno-cleido-mastoïdus groups. Therefore, it is tempting to postulate that vibration-induced and contraction-induced posteffects could be based on common neurophysiological mechanisms.

This question has already been addressed in a study by Gilhodes et al. (1992). Although they focussed only on a segmental posteffect, these authors showed that identical motor responses occurred after 30-s vibrations or isometric contraction of either the biceps or the triceps of the restrained arm of seated subjects. In both cases, an

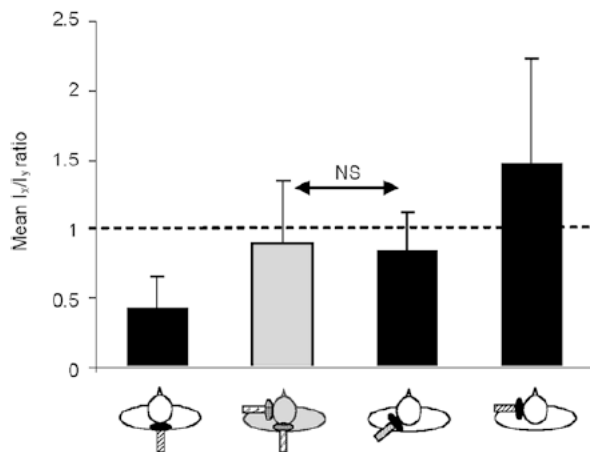


Fig. 3 Mean I_x/I_y ratios calculated from the posteffects in the four posturographic tests T1 to T4 for the three muscles treated (black bars). Grey bar represents the theoretical ratio expected after the levator muscle contraction resulting from the sum of the mean actual posteffects after trapezius and splenius muscle contraction. Note that no significant difference (NS) was found between the levator theoretical and experimental ratio ($t=0.50$, $P=0.62$). Ratio values indicate that the posteffects were oriented mainly along the sagittal, oblique and lateral axes after splenius, levator and trapezius muscle contraction, respectively ($n=14$)

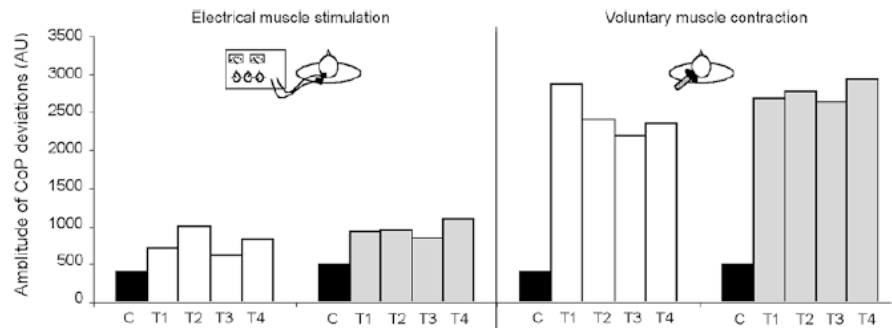


Fig. 4 Postural posteffects following electrically induced and voluntary contractions of the levator muscle group ($n=6$). Histograms are the mean surfaces of the normalized centre-of-pressure (CoP) deviations (stabilograms; in arbitrary units) along the lateral

(white bars) and antero-posterior (grey bars) axes in control (C) and tests T1–T4. Data in right panel are part (6 of 14 subjects) of those already presented in the middle panel of Fig. 2

involuntary contraction developed in the treated muscle at the end of the stimulation.

That a sustained isometric voluntary contraction as well as a mechanical vibration are known to change the activity of muscle spindle endings in the stimulated muscle argues strongly in favour of a proprioceptive origin of the motor posteffects. Various studies based on human microneurographic recordings support this hypothesis. They have demonstrated that the discharge of the muscle spindle primary endings strongly increase during an isometric contraction or a vibratory stimulation (Vedel and Roll 1983; Edin and Vallbo 1990). In particular, the latter group of authors has shown that the discharge frequency of 75% of the 84 Ia afferents it recorded increased during the voluntary isometric contraction of the receptor-bearing muscle. In this case, the proprioceptive message accompanying a voluntary contraction results from the well-known co-activation of α - γ motoneurons, as some authors have demonstrated previously (Edin and Vallbo 1990; Vallbo 1974; Vedel and Roll 1983). Moreover, applying a mechanical vibration to muscle tendons is known to activate specifically the primary muscle spindle endings, which respond with a discharge frequency proportional to the vibration frequency in the 1–100 Hz frequency range (Burke et al. 1976; Roll and Vedel 1982; Roll et al. 1989). Taken together, these data and arguments make the proprioceptive input evoked by a voluntary muscle contraction or a mechanical vibration applied to the same muscle the best candidate for eliciting the motor posteffects.

In addition, results from experiment 2 showing that, except for slight postural instability, no clearly oriented body tilts occurred following the electrical stimulation of the levator muscle, can be interpreted along the same lines. Under these experimental conditions, where no α - γ motoneuron co-activation is expected since the subjects did not command their muscle contraction, the involuntary contraction caused by the electrical stimulation should no longer increase the discharge of the muscle spindle endings. However, the possibility that these afferents could be activated directly by the electrical stimulation itself cannot be ruled out entirely. Nevertheless, if the

electrical stimulation of the levator group massively activated the muscle spindle afferents, it could reasonably be expected to induce a kinaesthetic illusion corresponding to a lengthening of the stimulated muscle, as Gandevia described after peripheral nerve electrical stimulation (Gandevia 1985). Illusory movements were never reported by any of the six subjects tested in our experiment. Also, this interpretation is consistent with the data from Karnath (1995) and Vallar et al. (1995) showing that neck muscle vibration improved the performance of visuo-spatial tasks in neglect patients whereas electrical stimulation of the same neck site had little or no effect.

The fact that results differed in the two experiments cannot be explained by Golgi tendon organ activation either, since these receptors are activated whatever the contraction, voluntary or involuntary. Lastly, the difference between the postural effects observed after voluntary and involuntary muscle contraction might be attributable to the corollary discharge, which accompanies only the central command. However, although this hypothesis cannot be totally ruled out, the fact that long-lasting body leanings were also found after the vibration of neck muscle groups argues for a peripheral origin rather than a pure central origin of the posteffect phenomenon.

Peripheral versus central mechanisms underlying the long-lasting motor posteffects?

Even if we assume that posteffects may have a proprioceptive sensory origin, the question remains, however, of how a voluntary contraction can cause a motor response that continues long after the inducing act has come to a complete end.

One explanation would be that sensory discharge appears to continue after the contraction release. Post-contraction sensory discharge (PCSD) is known to occur peripherally in animals. A study by Hutton et al. (1973) has shown that the resting discharge of 60% of muscle spindle primary endings of the anaesthetised cat increased up to 15 min after a repeated dorsal root stimulation (5–10 s of tetanus). Proprioceptive increase was also found by

Gregory et al. (1988) following a tetanic fusimotor stimulation of a nerve ventral root under similar experimental conditions in cat. Conversely, human microneurographic recordings provide inconsistent results. Wilson et al. (1995) found that, after a 5-s voluntary contraction of the foot flexors, a post-contraction sensory discharge occurred only in 19 fibres of the 55 recorded, and lasted no more than 240 s. Ribot-Ciscar et al. (1991, 1998) have shown that less than 15% (7 of the 51 fibres recorded) of primary proprioceptive afferents presented a post-contraction sensory discharge after a 30-s voluntary contraction or vibratory stimulation of the various foot flexors. Furthermore, this discharge never exceeded 40 s. Therefore, the hypothesis that proprioceptive activity may continue after the release of the isometric contraction fails to fully explain the long duration of postural posteffects observed in our study.

A 'competitive' interpretation of the posteffects invoking higher level processes, such as a prolonged excitation of subcortical or cortical structures, has been put forward by various authors (Craske and Craske 1986; Ribot-Ciscar et al. 1996; Sapirstein et al. 1937). Although no direct evidence from humans has been provided, a set of arguments favours this hypothesis, mainly because the motor posteffects have been found to depend on postural, sensory or cognitive contexts. In our study the isometric contraction of a neck muscle group resulted in motor posteffects affecting the whole body and not only the proximal segment, which is in line with this last view. Also, results from Gilhodes et al. (1992) showing that the vibration-induced as well as the contraction-induced posteffects varied according to the visual context support this hypothesis. According to these authors, opening the eyes under diffuse-light conditions was enough to shift the subjects' electromyographic activity accompanying the posteffects from the agonist to the antagonist arm muscle. Furthermore, Craske and Craske (1986) were able to evoke an actual, long-lasting, motor effect in the arm of trained subjects by asking them to imagine the muscle effort they usually made to develop this posteffect. This last finding is worth looking at in the light of the recent finding in various functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies that the same cortical areas can be activated identically by an actual movement or mentally simulated movement (Decety 1996; Deiber et al. 1998). Finally, Ribot-Ciscar et al. (1996) concluded that posteffects might arise from a supraspinal tonic drive because they found that the recruitment and firing patterns of single motor-unit activity of the wrist extensor muscles during a vibration-induced posteffect did not differ from that recorded when the contraction was reproduced voluntarily in the same muscle.

Therefore, the long-lasting postural effects we observed after an isometric contraction of neck muscles may result from a prolonged activation of supraspinal structures through the proprioceptive pathway. They could be interpreted as the motor consequence of a temporary change in the body reference, which is basic to balance and body orientation in space. This constantly updated

central representation corresponds to what is classically named postural scheme or body scheme (Clement and Lestienne 1988; Gurfinkel and Levick 1991; Head and Holmes 1911). Among the many sensory inputs that contribute directly to setting up and maintaining this postural frame of reference, proprioceptive messages about body configuration and dynamics play a major role (Horak and McPherson 1996; Massion 1998). By massively increasing the proprioceptive inflow arising in the neck muscle, a strong isometric contraction is liable to shift durably the postural body reference resulting in a new equilibrium position. This is probably the reason why, under our experimental conditions, some subjects perceived clearly that their body was leaning in a certain direction; however, they felt that this new postural position was comfortable and that they should not correct it. Nevertheless, this postural distortion of muscle proprioceptive origin creates a mismatch between various sensory inputs, which also contribute proprioceptively to the body reference, namely vestibular and plantar sole cutaneous afferents (Kavounoudias et al. 1998; Roll et al. 2002), and that the CNS should tend to cancel so as to properly assess the body configuration and its current changes. This explains why the posteffects decreased within 14 min and subjects returned progressively to their basic posture. Delayed perceptual and motor effects of prolonged sensory stimulation were attributed recently by various authors to a change in postural reference. For instance, Grasso et al. (1999) showed that a sustained deviation of gaze was able to re-orient laterally the body tilt induced by vestibular stimulation. Also, Karnath et al. (2002) found a prolonged deviation of the 'subjective straight ahead' while and after applying mechanical vibration to neck muscle for 1–30 min. Moreover, Karnath's group previously used this deviation of subjects' egocentric reference for rehabilitation purposes in hemispatial neglect (Karnath et al. 1993).

Finally, it is worth noting that in our study postural posteffects in the sagittal plane were found to be forward-oriented in half the subjects and backward-oriented for the other half, whereas after vibration of the same muscle group Wierzbicka et al. (1998) found forward-directed postural responses in 80% of the subjects. In fact, mechanical vibrations are known to selectively stimulate the muscle vibrated and not to spread to adjacent (Roll et al. 1989) or neighbouring muscles (Verschuere et al. 1998). In contrast, an isometric contraction is liable to involve various muscle groups simultaneously, such as the sterno-cleido-mastoidus in the case of a neck extension effort (Kapandji 1994; Lacôte et al. 1993). This difference in the sagittal plane between subjects could result from higher mechanisms like attentional processes, which might be able to shift motor post-contractions to the opposite side in this plane (Craske and Craske 1986). In conclusion, our results showed clearly that a sustained voluntary contraction of neck muscles performed isometrically is able to durably re-orient the body reference, which suggests that posteffects could be used efficiently for human stance rehabilitation.

Acknowledgements This work was supported by Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and Centre National d'Etudes Spatiales (CNES) grants.

References

- Burke D, Hagbarth KE, Lofstedt L, Wallin BG (1976) The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J Physiol* 261:673–693
- Clement G, Lestienne F (1988) Adaptive modifications of postural attitude in conditions of weightlessness. *Exp Brain Res* 72:381–389
- Craske B, Craske JD (1986) Oscillator mechanisms in the human motor system: investigating their properties using the after-contraction effect. *J Mot Behav* 18:117–145
- Cratty BJ, Duffy KE (1969) Studies of movement aftereffects. *Percept Mot Skills* 29:843–860
- Decety J (1996) Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Cogn Brain Res* 3:87–93
- Deiber M-P, Ibanez V, Honda M, Sadato N, Raman R, Hallett M (1998) Cerebral processes related to visuomotor imagery and generation of simple finger movements studied with positron emission tomography. *Neuroimage* 7:73–85
- Dong C, Swindale NV, Cynader MS (1999) A contingent aftereffect in the auditory system. *Nat Neurosci* 2:863–865
- Edin BB, Vallbo AB (1990) Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J Neurophysiol* 63:1307–1313
- Eklund G (1972) General features of vibration-induced effects on balance. *Ups J Med Sci* 77:112–124
- Gandevia SC (1985) Illusory movements produced by electrical stimulation of low-threshold muscle afferents from the hand. *Brain* 108:965–981
- Ghafouri M, Thuillier F, Gurfinkel VS, Lestienne F (1998) Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. *Neurosci Lett* 250:61–65
- Gilhodes JC, Gurfinkel VS, Roll JP (1992) Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neurosci Lett* 135:247–251
- Grasso R, Ivanenko Y, Lacquaniti F (1999) Time course of gaze influences on postural responses to neck proprioceptive and galvanic vestibular stimulation in humans. *Neurosci Lett* 273:121–124
- Gregoric M, Takeya T, Baron JB, Bessineton JC (1978) Influence of vibration of neck muscles on balance control in man. *Agressologie* 19(A):37–38
- Gregory JE, Morgan DL, Proske U (1988) Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *J Neurophysiol* 59:1220–1230
- Gurfinkel VS, Levick YS (1991) Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. In: Paillard J (eds) *Brain and space*. Oxford Science Publications, New York, pp 147–162
- Gurfinkel VS, Levik YS, Popov KE, Smetanin BN, Shlikov VY (1988) Body scheme in the control of postural activity. In: Gurfinkel VS, Ioffe ME, Massion J, Roll JP (eds) *Stance and motion*. Plenum Press, New York, pp 185–193
- Gurfinkel VS, Levik YS, Lebedev MA (1989) Immediate and remote postactivation effects in the human motor system. *Neurofiziologija* 21:343–351
- Head H, Holmes G (1911) Cerebral disturbances from cerebral lesions. *Brain* 34:102–245
- Heide J, Molbech S (1973) Influence of after-movement on muscle memory following isometric muscle contraction. *Ergonomics* 16:787–796
- Hollins M, Favorov O (1994) The tactile movement aftereffect. *Somatosens Mot Res* 11:153–162
- Horak FB, Macpherson JM (1996) Postural orientation and equilibrium. In: Rowell L, Shepherd J (eds) *Handbook of physiology*. Section 12. Exercise: regulation and integration of multiple systems. Oxford University Press, New York, pp 255–292
- Hutton RS, Smith JL, Eldred E (1973) Postcontraction sensory discharge from muscle and its source. *J Neurophysiol* 36:1090–1103
- Kapandji IA (1994) *Physiologie articulaire 3, tronc et rachis*. Maloine, Paris
- Karnath HO (1995) Transcutaneous electrical stimulation and vibration of neck muscles in neglect. *Exp Brain Res* 105:321–324
- Karnath HO, Christ K, Hartje W (1993) Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline. *Brain* 116:383–396
- Karnath HO, Reich E, Rorden C, Fetter M, Driver J (2002) The perception of body orientation after neck-proprioceptive stimulation. Effect of time and of visual cueing. *Exp Brain Res* 143:350–358
- Kavounoudias A, Roll R, Roll J-P (1998) The plantar sole is a 'dynamometric map' for human balance control. *Neuroreport* 9:3247–3252
- Kavounoudias A, Gilhodes JC, Roll R, Roll JP (1999) From balance regulation to body orientation: two goals for muscle proprioceptive information processing? *Exp Brain Res* 124:80–88
- Koenig E, Dichgans J (1981) Aftereffects of vestibular and optokinetic stimulation and their interaction. *Ann NY Acad Sci* 374:434–445
- Kohnstamm O (1915) Demonstration einer Katatonieartigen Erscheinung beim Gesunden (Katatonusversuch). *Neurol Zentralbl B1* 34S:290–291
- Lacôte M, Chevalier A-M, Miranda A, Bleton J-P (1993) Evaluation clinique de la fonction musculaire, 2ème édition. Maloine, Paris
- Massion J (1998) Postural control systems in developmental perspective. *Neurosci Biobehav Rev* 22:465–472
- Ribot-Ciscar E, Tardy-Gervet MF, Vedel JP, Roll JP (1991) Post-contraction changes in human muscle spindle resting discharge and stretch sensitivity. *Exp Brain Res* 86:673–678
- Ribot-Ciscar E, Roll JP, Gilhodes JC (1996) Human motor unit activity during post-vibratory and imitative voluntary muscle contractions. *Brain Res* 716:84–90
- Ribot-Ciscar E, Rossi-Durand C, Roll JP (1998) Muscle spindle activity following muscle tendon vibration in man. *Neurosci Lett* 258:147–150
- Rogers DK, Bendrups AP, Lewis MMcd (1985) Disturbed proprioception following a period of muscle vibration in humans. *Neurosci Lett* 57:147–152
- Roll JP, Roll R (1987) Extraocular proprioception as an element of postural reference and spatial coding of retinal information. *Agressologie* 28:905–12
- Roll JP, Roll R (1988) From eye to foot: a proprioceptive chain involved in postural control. In: Amblard B, Berthoz A, Clarac F (eds) *Posture and gait: development, adaptation and modulation*. Excerpta Medica, Amsterdam, pp 155–164
- Roll JP, Vedel JP (1982) Kinesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res* 47:177–190
- Roll JP, Vedel JP, Ribot E (1989) Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 76:213–222
- Roll R, Gilhodes JC, Roll JP, Popov K, Charade O, Gurfinkel V (1998) Proprioceptive information processing in weightlessness. *Exp Brain Res* 122:393–402
- Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P (2002) Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness. *Neuroreport* 13:1957–1961
- Sapirstein MR, Herman RC, Wallace GB (1937) A study of aftercontraction. *Am J Physiol* 119:549–556
- Smetanin BN, Popov KE, Yu-Shlikov B (1993) Postural response to vibratory stimulation of human neck muscle proprioceptors. *Neurofiziologija* 1:101–108

- Vallar G, Rusconi ML, Barozzi S, Bernardini B, Ovidia D, Papagno C, Cesarani N (1995) Improvement of left visuo-spatial hemineglect by left-sided transcutaneous electrical stimulation. *Neuropsychologia* 33:73–82
- Vallbo AB (1974) Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contractions. Amplitude relations between spindle frequency and torque. *Acta Physiol Scand* 90:319–336
- Vedel J-P, Roll J-P (1983) Muscle spindle contribution to the coding of motor activities in Man. *Exp Brain Res Suppl* 7:253–265
- Verschueren SM, Cordo PJ, Swinnen SP (1998) Representation of wrist joint kinematics by the ensemble of muscle spindles from synergistic muscles. *J Neurophysiol* 79:2265–2276
- Wierzbicka MM, Gilhodes JC, Roll JP (1998) Vibration-induced postural posteffects. *J Neurophysiol* 79:143–150
- Wilson LR, Gandevia SC, Burke D (1995) Increased resting discharge of human spindle afferents following voluntary contractions. *J Physiol* 488:833–840
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River NJ

© Springer-Verlag 2004. With kind permission of Springer Science and Business Media

2 EXISTE-T-IL UN SUBSTRAT CÉRÉBRAL SUSCEPTIBLE DE RENDRE COMPTE ET D'INTERPRÉTER LES POSTEFFETS MOTEURS ?

Article 2 : Cerebral correlates of the "Kohnstamm phenomenon": an fMRI study.

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, accepté pour publication dans NeuroImage.

La mise en évidence de posteffets moteurs posturaux, à la suite d'une contraction musculaire soutenue, en tout point comparables à ceux déjà décrits à la suite d'une vibration musculaire de durée équivalente, nous a conduit à faire l'hypothèse d'une origine proprioceptive commune à ces deux phénomènes. La conclusion de notre précédente étude était en effet qu'une entrée proprioceptive massive était susceptible de modifier durablement la référence posturale d'un sujet en donnant lieu à une déviation posturale involontaire. La notion même de référence posturale fait appel à des mécanismes centraux dans lesquels la proprioception occupe une place prépondérante. Notre deuxième étude a donc consisté à identifier d'éventuels substrats cérébraux à l'origine de cette manifestation motrice involontaire issue d'une manipulation proprioceptive au niveau segmentaire. Au moyen de la technique d'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle, nous avons ainsi cherché à mettre en évidence et à localiser les aires cérébrales actives au cours de posteffets induits par contraction volontaire isométrique ou vibration tendineuse des muscles extenseurs du poignet. Nous les avons par ailleurs comparées aux aires cérébrales activées par chacune de ces stimulations inductrices des posteffets.

Les activités cérébrales et électromyographiques ont été enregistrées pendant les 30 secondes de contraction isométrique volontaire ou de vibration tendineuse des muscles extenseurs du carpe et au cours des posteffets consécutifs à ces traitements pendant les 50 secondes, chez onze sujets.

Les résultats confirment le développement d'une activité motrice involontaire après les deux périodes de stimulation dans les muscles extenseurs du carpe (Figure 15). Par ailleurs, les activations cérébrales enregistrées au cours des posteffets moteurs se trouvent localisées dans des aires cérébrales similaires, quel que soit le traitement ayant induit le posteffet. Des aires motrices "exécutives" (cortex moteur primaire, prémoteur, cingulaire antérieur) et des aires de projection sensorielle et de représentation motrice (cortex

somatosensoriel primaire, lobule pariétal inférieur, insula postérieure, cortex cingulaire postérieur) étaient activées lors des stimulations et restaient actives pendant toute la durée des posteffets (Figure 16). En revanche, la réponse hémodynamique enregistrée dans l'aire motrice supplémentaire pendant les périodes de stimulation cessait dès le début des posteffets, contrairement au vermis cérébelleux, où une réponse se manifestait uniquement lors des posteffets.

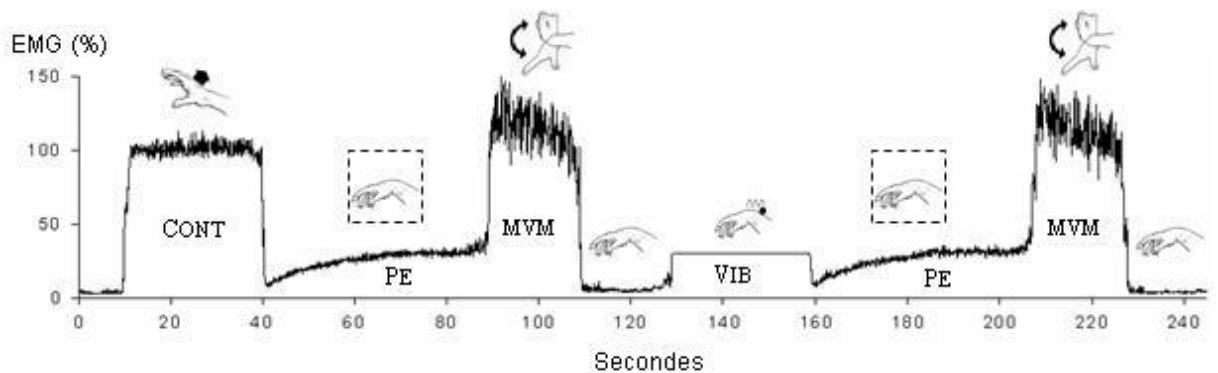


Figure 15 : Posteffets segmentaires induits après 30 secondes de contraction isométrique volontaire et de vibration des muscles *extensor carpi radialis* à droite. Activité électromyographique moyenne (N=11), enregistrée au cours de 10 répétitions de la contraction (cont) et de la vibration (vib) inductrices des posteffets (PE). Après chaque posteffet, des périodes de mouvements volontaires de la main (MVM) étaient destinées à arrêter le posteffet et à ramener l'activité EMG à son niveau de repos.

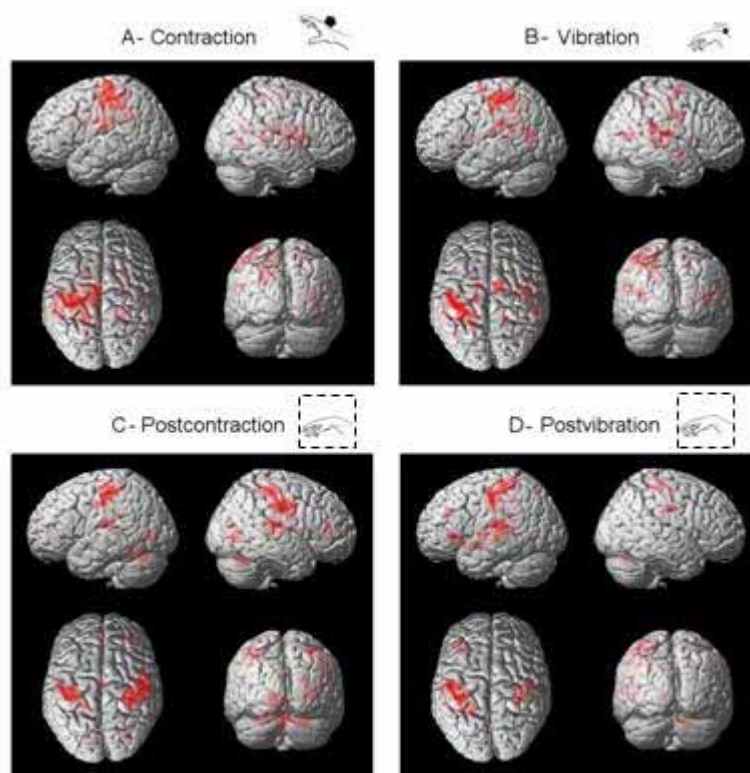


Figure 16 : Activations cérébrales obtenues au cours de la contraction isométrique volontaire (A) et de la vibration tendineuse (B) de 30 secondes des muscles *extensor carpi radialis* et lors des posteffets consécutifs à ces stimulations (C, D), par rapport aux périodes de repos (seuil corrigé "False Discovery Rate" à $p < 0.005$).

La contraction musculaire involontaire serait donc bien associée à l'activité d'aires corticales déjà présentes au cours des manœuvres inductrices du posteffet. La réponse trouvée au niveau du cortex pariétal postérieur, site privilégié d'intégration sensorimotrice, refléterait la modification de la référence posturale sous l'effet de l'entrée massive et durable d'influx proprioceptifs générés par les deux types de stimulations. Enfin, le fait que l'activité du cervelet ne se manifeste que pendant le posteffet lui-même, soutient l'interprétation selon laquelle les posteffets pourraient être la manifestation d'un mécanisme d'adaptation à des contraintes sensorielles prolongées, correspondant ici par la contraction isométrique ou la vibration musculaire prolongée.

Cerebral correlates of the "Kohnstamm phenomenon": an fMRI study

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P.

Abstract

This paper addresses the issue of the central correlates of the "Kohnstamm phenomenon", i.e. the long-lasting involuntary muscle contraction which develops after a prolonged isometric voluntary contraction. Although this phenomenon was described as early as 1915, the mechanisms underlying these posteffects are not yet understood. It was therefore proposed to investigate whether specific brain areas may be involved in the motor posteffects induced by either wrist muscle contraction or vibration using the fMRI method. For this purpose, experiments were carried out on the right wrist of 11 healthy subjects. Muscle activity (EMG) and regional cerebral blood flow were recorded during isometric voluntary muscle contraction and muscle vibration, as well as during the subsequent involuntary contractions (the posteffects) which occurred under both conditions. Brain activations were found to occur during the postcontraction and postvibration periods, which were very similar under both conditions. Brain activation involved motor-related areas usually responsible for voluntary motor command (primary sensory and motor cortices, premotor cortex, anterior and posterior cingulate gyrus) and sensorimotor integration structures such as the posterior parietal cortex. Comparisons between the patterns of brain activation associated with the involuntary posteffects and those accompanying voluntary contraction showed that cerebellar vermis was activated during the posteffect periods whereas the supplementary motor area was activated only during the induction periods. Although posteffects originate from asymmetric proprioceptive inputs, they might also involve a central network where the motor and somatosensory areas and the cerebellum play a key role. In functional terms, they might result from the adaptive recalibration of the postural reference frame altered by the sustained proprioceptive inputs elicited by muscle contraction and vibration.

Keywords: involuntary muscle contraction; muscle vibration; motor posteffect; proprioception; postural reference frame; adaptive mechanism

Introduction

A voluntary muscle contraction maintained for several seconds, can subsequently induce involuntary long-lasting alterations at various sensory-motor levels. This "post-effect" phenomenon was first described by Kohnstamm (Kohnstamm, 1915). It can easily be experienced by strongly pressing the back of the hand against a rigid surface for half a minute. Shortly after the cessation of the muscle contraction, the arm rises slowly and involuntarily, giving a feeling of lightness. Similar post-effects have been described at other body levels such as the hip (Sapirstein et al., 1937), the fingers (Cratty and Duffy, 1969), the elbow and shoulder (Craske and Craske, 1986; Gurfinkel et al., 1989; Gilhodes et al., 1992; Ghafouri et al., 1998) and during locomotion (Ivanenko et al., 2005). In addition, Gilhodes et al. (1992) reported that 30-s tendon vibration applied to the biceps or triceps brachii muscles also induced involuntary electromyographic activity in these muscles after the offset of the stimulation. This involuntary muscle activity had identical spatiotemporal characteristics to those of the post-effect induced by performing voluntary isometric contraction of the same muscles.

Interestingly, voluntary isometric contraction and muscle vibration both give rise to a sustained proprioceptive message which is mediated by Ia primary muscle afferents, as reported by Vallbo (1974), Vedel and Roll (1983), and Edin and Vallbo (1990) in the case of contraction and by Burke et al. (1976), Roll and Vedel (1982), and Roll et al. (1989) in the case of vibration. In addition, co-contracting two antagonist muscles or vibrating them at the same frequency never gives rise to any post-effects. It is therefore likely that the post-effects may result from the asymmetric proprioceptive inputs evoked at the periphery by these two types of treatments. Previous hypotheses about the peripheral origin of these post-effects have therefore focused on the role of the prolonged unbalanced proprioceptive inputs accompanying the stimulations (Gurfinkel et al., 1989; Gilhodes et al., 1992; Duclos et al., 2004). However the question still remains to be answered as to where these inputs operate on the central nervous system, inducing long-lasting involuntary contractions. One hypothesis involving the spinal level is that a prolonged sensory discharge may occur in the primary muscle afferents at the offset of the voluntary contraction or vibration. This prolonged neurosensory activity may be induced by the muscle contraction "history", which may have affected the so-called thixotropic mechanical properties of muscle fibres (Wilson et al., 1995; Hagbarth and Nordin, 1998). However, human microneurographic recordings on the lateral peroneal nerve showed that this post-treatment sensory discharge lasts for less than 1 minute on average and that it occurs in less than 35% or 13.5% of the Ia fibres recorded after sustained isometric contraction (Ribot-Ciscar et al., 1991; Wilson et al., 1995) or vibration (Ribot-Ciscar et al., 1998) of ankle muscles, respectively. Prolonged muscle spindle afferent activity therefore does not fully account for the post-effects lasting from several minutes up to some hours in few subjects at both segmental (Gurfinkel et al., 1989) and postural levels (Wierzbicka et al., 1998). In addition, we have previously reported, for example, that subjects adopted oriented body leaning positions for a mean period of 8 minutes after performing a 30-s isometric voluntary neck muscle contraction (Duclos et al., 2004).

On the other hand, an increasing body of experimental data has shown that the activity of various supraspinal structures, especially the motor cortex (Stuart et al., 2002), is altered after isometric contractions. The finding that the direction of the post-effect depended on the visual conditions (Gilhodes et al., 1992, Ghafouri et al., 1998) clearly suggests that central structures are involved in these post-effects. Secondly, the fact that the post-effect can occur in proximal arm muscles after a distal arm muscle contraction cannot

be explained in terms of local reflex mechanisms alone (Gurfinkel et al., 1989). Lastly, the finding by Craske and Craske (1986) that a motor post-effect can be elicited by simply imagining the effort necessary to move one's arm strongly supports the idea that higher brain structures may contribute to generate these post-effects. This idea was supported by recent fMRI studies showing that imagining an effort gives rise to a very similar pattern of cerebral activation to that induced by an actual voluntary effort (Decety, 1996; Deiber et al., 1998; Gerardin et al., 2000). In addition, proprioceptive signals induced by vibration reach the cortex and activate sensorimotor-related cortical networks (Naito and Ehrsson, 2001; Radovanovic et al., 2002; Romaiguere et al., 2003). These brain structures could therefore presumably not only be activated throughout the post-effect-inducing manoeuvres, but they may also remain active for a long time after these manoeuvres have stopped. This persistent brain activation of proprioceptive origin might be responsible for the motor post-effects observed (Gurfinkel et al., 1989; Ghafouri et al., 1998; Wierzbicka et al., 1998; Duclos et al., 2004; Ivanenko et al., 2005).

In the present study, electromyographic (EMG) and functional magnetic resonance imaging (fMRI) methods were used to investigate whether specific brain areas were involved in the motor post-effects induced either by wrist muscle contraction or in response to vibration applied to these muscles. Muscle activity and regional cerebral blood flow were recorded when 11 healthy subjects were performing isometric voluntary contraction of the right wrist muscles as well as when vibration was applied to these muscles, and during the subsequent involuntary contractions (the post-effects) occurring under these two conditions. Since these post-effects were assumed to be of central origin, we expected changes to occur in the cerebral blood flow patterns recorded in the various brain fields, classically known to be involved in motor command and representation.

Materials and methods

Experimental set-up

During both muscle and brain activity recordings, subjects were lying supine and a semi-spherical cushion was placed beneath their knees to keep their legs slightly flexed. Their right forearm was strapped into a splint so that their wrist was held in a semiflexed position at rest. A non-elastic strip fixed to the splint, set on the back of the hand enabled the subjects to move their hand in a 30° range and to exert an isometric contraction of the wrist extensors at an angle of 10° in extension. An fMRI compatible pneumatic vibrator (Romaiguère et al., 2003) was strapped over the extensor muscle tendons at wrist level. The vibration frequency was set at 80Hz in all the experiments. Its position was determined exactly, depending on the illusory wrist flexion movement perceived by the subject (Eklund, 1972; Goodwin et al., 1972, Roll and Vedel, 1982). After being thus equipped, the subject's forearm was placed on his abdomen so that no effort was required to hold it in place.

The instructions were given verbally to the subjects during the electromyographic sessions. During the fMRI session, they were visually displayed on a screen by means of a video-projector and mirror set-up. Hand pictograms (see Fig. 1) showing the instructions given to the subjects appeared for 5 seconds at the beginning of each experimental condition, and were replaced by a cross during the rest of the time. Subjects were asked to pay attention to their right wrist throughout the experiment so that they could describe what they felt at the end of each session.

Subjects and experimental procedure

Eleven subjects (6 females and 5 males, mean age 33 years) participated in the whole experiment after giving their informed consent according to the procedure approved by the local Ethics Committee, in agreement with the Helsinki declaration. The presence of any fMRI contraindications was checked previously.

Subjects underwent two training sessions under fMRI-like conditions, in which the occurrence of post-effects was investigated by performing EMG recordings on the wrist extensor muscles. At the first session, subjects experienced the post-effect phenomenon and performed part of the experimental sequence to test whether any EMG activity occurred in their right wrist extensors after the offset of a voluntary isometric contraction or that of a vibratory stimulation applied to these muscles. The subjects then returned a second time to perform the full experimental session including EMG recordings. 79% of the 14 subjects tested showed a post-effect at both sessions. Therefore eleven subjects underwent the same procedure a few days later while fMRI scanning was being carried out.

The typical sequence was as follows: a 30-s isometric contraction (50% of the maximum voluntary contraction) or vibration of the right wrist muscles of the subjects was followed by a 50-s period during which the post-effect occurred and developed, a further 20-s period, when free hand movements were performed to cancel the post-effect (Sapirstein et al., 1937) and a final 20-s rest period. This sequence was repeated four times in each run, alternating the *contraction* and *vibration* conditions. Five eight-minute runs were performed, which meant that the subjects underwent each stimulation condition ten times (Fig. 1). The experiment lasted for about 50 mn, since 2-minute pauses were allowed between runs. The order of the runs was counterbalanced between subjects by presenting two or three runs beginning with a contraction sequence and the remainder beginning with a vibration sequence.

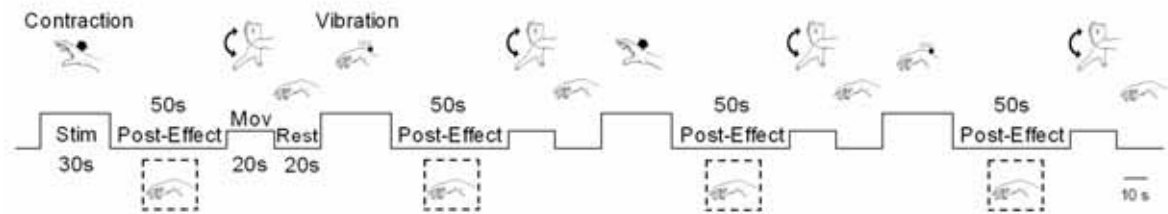


Figure 1: Experimental procedure used in both experimental sessions (EMG and fMRI recordings). Pictograms show the four periods of an experimental sequence: stimulation (contraction or vibration), posteffects, hand movement and rest. This sequence began alternately with a 30-s period of either voluntary contraction or vibration of the wrist muscle and was repeated four times per run. The posteffect pictogram is framed here with dotted line, but not when presented to the subjects during the experiment.

Data acquisition

Electromyographic recording: two adhesive Ag/AgCl electrodes were placed on the skin above the subject's wrist extensors and the reference electrode over the olecranon. The sampling rate was 1 kHz. Acquisition and off-line data analysis were carried out by means of a CED 1401plus[®]/Spike2[®] package.

fMRI data acquisition: a 3Tesla 3D whole body scanner (Medspec 30/80 AVANCE, Bruker, Ettlingen, Germany) equipped with a polarized circular head coil was used. We first acquired a high resolution three-dimensional anatomical image of each participant's whole brain (*inversion recovery 3D sequence*: 0.75 x 1 x 1.5 mm). The functional scans consisted of thirty-six 3-mm thick axial slices parallel to the AC-PC line covering the

whole brain: they were obtained with a T2* weighted *echo planar imaging sequence*, using blood oxygen level-dependent contrast (BOLD-contrast, repetition time (RT) 3000 ms, echo time 35 ms, interleaved acquisition, matrix 64x64 mm, field of view 192 x 192 mm). A total number of 172 brain volumes was acquired at each run. The first 4 volumes acquired at each run were discarded because of the time required by the machine to reach signal equilibrium.

Data analysis

With each subject tested, the EMG activity was rectified, integrated and expressed per time unit (seconds) to balance the differences in the durations of the experimental conditions: 20 s, 30 s or 50 s, respectively. The intensity of the muscle contraction developed under each condition was then expressed as a percentage of the mean EMG value calculated from all ten isometric voluntary contractions performed by each subject for between-subject normalization. To assess the post-effects, if any, we compared the mean EMG activity in the *post-contraction* and the *post-vibration* recordings with those obtained during the *rest* periods following the *movement* periods. In addition, we tested whether the repetition of the sequences affected the intensity of the post-effect between the five runs and the two trials in each sequence by performing a three-way analysis of variance (ANOVA, post hoc Scheffé tests). In addition, we checked that the *movement* period cancelled the previous motor post-effect by comparing the mean EMG activity of the first *rest* period in each run, before any contraction or vibration had occurred, with the four *rest* periods following each of the *movement* periods by performing a two-way repeated measures analysis of variance (ANOVA, post hoc Scheffé tests).

fMRI data analysis was based on a general linear model approach using the SPM99 software. The differences in slice acquisition time were first corrected. The functional images were then realigned on the first acquired image to correct the head movements occurring between scans. The images were normalised by matching each image with a standardised local template (template_mrs on <http://irmfmrs.free.fr/>). Data were spatially smoothed using an 8-mm isotropic Gaussian kernel filter. Five conditions were modelled by box-car functions, convolved with a canonical haemodynamic response function, synchronized with the various condition onset times and defined according to the condition duration (30s for voluntary isometric *contraction* and *vibration*, 50s for *post-contraction* and *post-vibration* periods and 20s for free *movement* periods).

With each subject, one-sample t-tests were carried out on various linear contrasts defined to compare the brain activities recorded during each condition (*post-contraction*, *post-vibration*, *contraction* and *vibration*) with respect to those recorded during the *rest* period or to compare the specific effects of one condition with those of the others (*post-contraction* vs *contraction*, *post-contraction* vs *post-vibration*). The significance of the data obtained was then determined across the group of 11 subjects, by performing second-level (random effects) analysis on the contrast images of individual subjects' effects. Results were analyzed using a significance threshold of $P < 0.005$ corrected for multiple comparisons (false discovery rate (FDR) correction; Genovese et al., 2002) for the contrasts involving the *rest* period, and an uncorrected threshold of $P < 0.001$ for contrasts between two experimental conditions. Note that the coordinates obtained with the SPM99 software were expressed in Talairach coordinates, converted from MNI coordinates using the mni2tal script (obtained from <http://www.mrc-cbu.cam.ac.uk/Imaging/Common/mnispace.shtml>). Only clusters larger than 10 voxels were considered in this analysis.

Results

As soon as the 30-s isometric voluntary contraction as well as the 30-s vibratory stimulation of the 11 subjects' wrist extensor muscles had stopped, long-lasting involuntary contractions occurred in these muscles and concomitant cerebral activities were detected in various brain areas.

EMG activity during motor post-effects

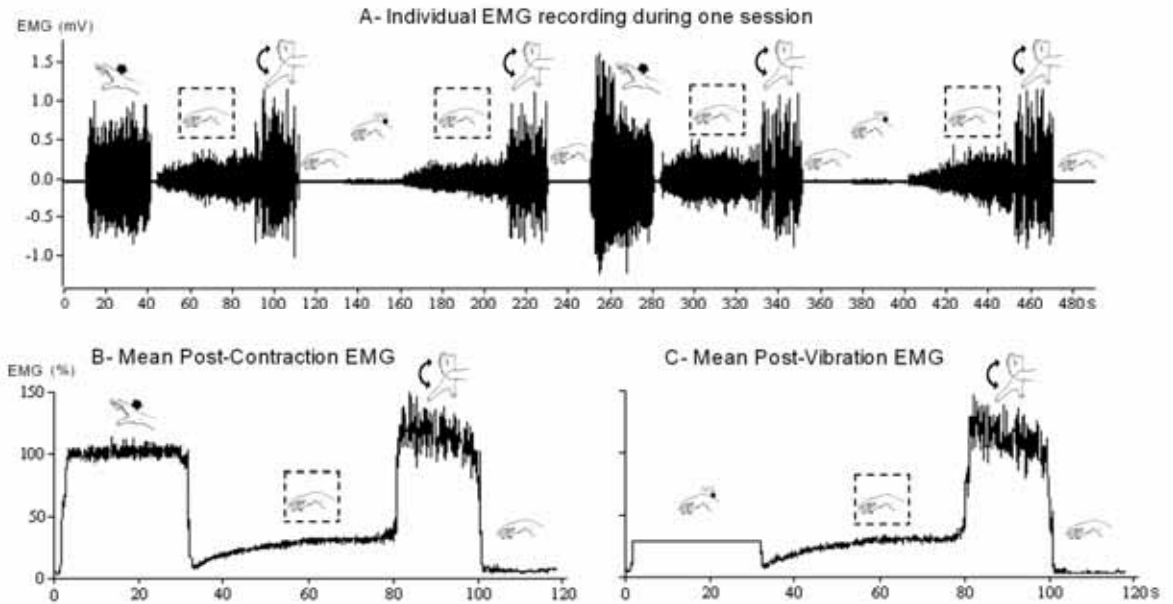


Figure 2: Electromyographic activity of the wrist extensor muscles. Individual electromyographic recording during 1 session, including 2 contraction and 2 vibration sequences (A). Mean electromyographic recording (11 subjects, 10 repetitions) of the contraction (B) and vibration (C) sequences. Each sequence consisted in 30-s contraction or vibration, 50-s postcontraction or post-vibration, 20-s hand movement, and 20-s rest period. The values were first normalized with respect to the mean contraction EMG of each subject and expressed as percentages. The straight line in C shows the vibration period when the pneumatic vibrator noise masked the muscle activity.

As shown in Fig. 2, an involuntary muscle contraction occurred in the right wrist extensor muscles immediately after the offset of the isometric voluntary contraction or vibratory stimulation and lasted throughout the following 50-second data recordings. This involuntary long-lasting EMG activity differed clearly from the baseline activity recorded during the rest periods in the wrist extensor muscles (three-way ANOVA: condition effect: $F(3,27)=15.3$ $P<0.001$; post hoc Scheffé test: *post-contraction vs rest*: $P<0.001$; *post-vibration vs rest*: $P<0.01$). The amplitudes of these motor post-effects were similar under both *post-contraction* and *post-vibration* conditions ($P=0.47$): $17.7\pm 3.6\%$ (mean \pm SEM) and $14.1\pm 2.4\%$ of the mean EMG activity of the ten voluntary contraction periods, respectively. Moreover, the amplitude of the motor post-effects did not vary significantly between runs or trials (*run* effect: $F(4,36)=2.1$, $P=0.10$, *trial* effect: $F(1,9)=0.678$, $P=0.43$ with no significant interactions between the factors). No statistical differences were detected in any of the runs or sequences between the EMG activity of the first rest period recorded before any stimulation was applied and those recorded during the rest periods following the

movement conditions (two-way ANOVA: *run* effect : $F(4,36)=1.34$, $P=0.28$, *trial* effect: $F(4,36)=1.00$, $P=0.42$, no significant interactions). The fact that the EMG activity returned to its resting level confirmed that the 20-s voluntary wrist movements sufficed to cancel the post-effect.

Brain activation during motor posteffects

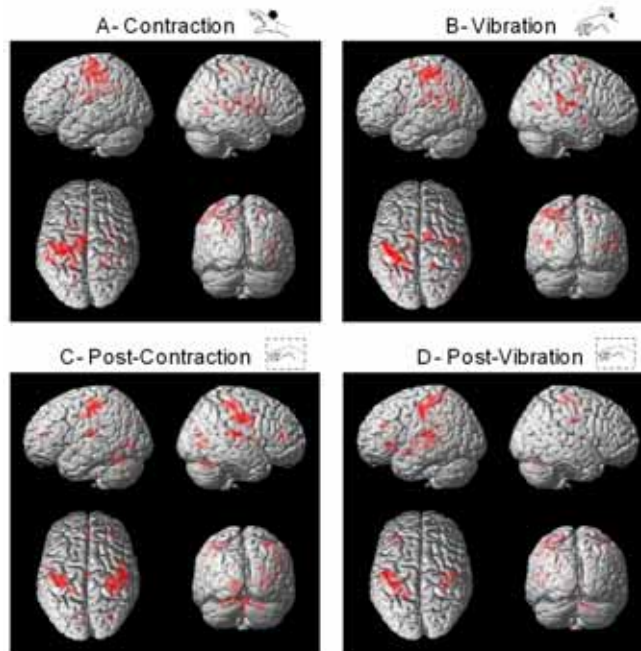


Figure 3: Brain regions showing a significant increase in the BOLD-signal in 11 subjects during A) contraction, B) vibration, C) postcontraction and D) postvibration periods in the contrasts with the rest period (false discovery rate, $P<0.005$).

Activation associated with post-contraction and post-vibration periods

Whether the post-effects were consecutive to an isometric voluntary contraction or a vibratory stimulation, the involuntary prolonged activity of the right wrist extensors was accompanied by comparable patterns of brain activation. More specifically, this activation occurred in the primary sensory and motor cortices, the premotor cortex, the anterior and posterior cingulate gyrus, the inferior and superior parietal lobules, the middle frontal gyrus, the insula and the vermis of cerebellum (Table 1). The brain activation sites associated with the *post-contraction* period were mainly bilateral (Fig. 3C), whereas they tended to be lateralized in the left hemisphere during the *post-vibration* period (Fig. 3D). In addition, the left precuneus, the superior temporal gyrus, the caudate nucleus and the thalamus were also found to be activated during the *post-vibration* period and not during the *post-contraction* period (Table 1). Despite the latter differences, the two neural networks involved during the *post-contraction* and the *post-vibration* periods were not found to differ significantly in the *post-contraction* minus *post-vibration* and *post-vibration* minus *post-contraction* contrasts (t-contrasts, uncorrected threshold $P=0.001$). That we failed to find any bilateral activation during the *post-vibration* period may therefore have been due to the voxels in the right hemisphere being near the significance threshold.

Table 1 Locations of significant differences for the *postcontraction* minus *rest* and *postvibration* minus *rest* contrasts

Gyral location	Brodmann area	Postcontraction					Postvibration				
		Side	Talairach coordinates			Z scores	Side	Talairach coordinates			Z scores
			x	y	z			x	y	z	
<i>Motor and premotor areas</i>											
Precentral gyrus	4	L	-36	-20	56	5.22	L	-50	-12	42	5.39
Precentral gyrus	4						R	33	-23	56	4.52
Precentral gyrus	6	L	-51	-4	35	4.70	L	-50	-10	31	4.12
Precentral gyrus	6	R	51	-2	22	4.29					
Middle frontal gyrus	9/10/46	R	53	16	37	5.56	L	-36	36	26	4.34
Medial frontal gyrus	10	R/L	0	53	6	4.53					
Inferior frontal gyrus	47						L	-39	26	-1	5.20
<i>Sensory and parietal areas</i>											
Postcentral gyrus	3	L	-36	-24	45	4.98	L	-36	-29	57	5.52
Postcentral gyrus	3	R	33	-27	46	5.15	R	30	-32	57	4.31
Superior parietal lobule	5						L	-21	-41	60	4.89
Paracentral lobule	5						L	-21	-38	52	4.55
Inferior parietal gyrus	40	L	-50	-28	21	4.02	L	-30	-38	57	4.06
Inferior parietal gyrus	40	R	36	-35	54	4.52					
Postcentral gyrus	43	L	-53	-17	15	5.32					
Paracentral lobule	31	R/L	0	-12	45	5.03					
Precuneus							L	-21	-51	33	4.09
<i>Cingulate areas</i>											
Posterior cingulate	31	L	-12	-42	27	4.68	L	-21	-45	35	4.19
Anterior cingulate	32	R/L	0	41	10	5.02	L	-3	38	4	4.05
Posterior cingulate	30	R	12	-64	11	4.44					
<i>Cerebellum</i>											
Cerebellar vermis	Declive	L	-12	-65	-14	4.44					
		R	27	-62	-20	4.56	R	25	-62	-20	3.99
	Culmen	L	-30	-50	-18	4.97					
		R	27	-50	-18	4.56					
	Pyramis						R	6	-71	-22	4.58
<i>Others</i>											
Posterior insula	13	L	-42	-25	18	4.42	L	-48	-20	15	4.84
Posterior insula	13/40	R	50	-20	15	4.84					
Thalamus		R	21	-23	1	4.82	L	-23	-20	6	4.45
Caudate							L	-15	23	-1	3.99
Cuneus							L	-12	-67	6	4.51
Lingual gyrus	18	L	-3	-76	1	4.32					
Sup & trans temporal gyrus	38/41/42	R	42	-32	10	4.43	L	-50	-29	12	4.89

Note: False discovery rate correction at $P < 0.005$. *R*: right brain side, *L*: left brain side.

Patterns of activation during the posteffect-inducing treatments

In line with several previous studies, brain activation peaks associated with the isometric voluntary contraction of the right wrist extensors occurred in the left primary sensory and motor cortices, the left supplementary motor area, the motor cingulate areas, the left posterior parietal cortex, the right superior temporal gyrus and the right insula and claustrum (Table 2, Fig. 3A).

Table 2 Locations of significant differences for the *contraction minus rest* contrast

Gyral location	Brodmann area	Side	Talairach coordinates			Z scores
			x	y	z	
<i>Motor and premotor areas</i>						
Precentral gyrus	4	L	-33	-26	62	5.49
Precentral gyrus	6	L	-35	-14	59	4.75
Paracentral lobule	6	L	-6	-27	48	5.16
Medial frontal gyrus (SMA)	6	L	-12	-12	48	5.18
<i>Sensory and parietal areas</i>						
Postcentral gyrus	3	L	-45	-21	53	4.57
Precuneus	7	L	-15	-56	39	5.84
Inferior parietal lobule	40	L	-50	-28	23	4.38
Paracentral lobule	5	R	21	-35	51	5.23
<i>Cingulate areas</i>						
Anterior cingulate	24	L	-3	27	23	4.94
Cingulate gyrus	32	L	-12	11	35	4.87
<i>Others</i>						
Superior temporal gyrus	22	R	36	-54	16	5.25
Insula	13	R	37	0	12	5.77
Clastrum		R	36	-11	8	4.64

Note: False discovery rate correction at $P < 0.005$. *R*: right brain side, *L*: left brain side.

Table 3 Locations of significant differences for the *vibration minus rest* contrast

Gyral location	Brodmann area	Side	Talairach coordinates			Z scores
			x	y	z	
<i>Motor and premotor areas</i>						
Precentral gyrus	4	L	-47	-11	53	5.26
Precentral gyrus	4	R	39	-12	53	5.07
Superior frontal gyrus (SMA)	6	L	-12	-3	64	4.77
Medial frontal gyrus	6	R	6	-3	61	5.39
Precentral gyrus	6	R	39	-7	34	4.60
<i>Sensory and parietal areas</i>						
Postcentral gyrus	3	L	-30	-32	54	5.65
Inferior parietal lobule	40	L	-51	-25	26	5.21
Inferior parietal lobule	40	R	53	-34	24	5.49
Precuneus	31	L	-18	-42	30	5.14
Precuneus	7	R	12	-41	52	4.44
Superior parietal gyrus	7	L	-15	-52	61	4.46
Paracentral lobule	5	R	21	-41	52	4.79
Postcentral gyrus	43	R	50	-14	16	5.13
<i>Cingulate areas</i>						
Cingulate gyrus	24	R	9	-7	40	4.74
Posterior cingulate	30	R	24	-64	11	4.91
<i>Others</i>						
Middle temporal gyrus	39	L	-42	-66	20	5.46
Superior temporal gyrus	13	L	-51	-40	19	5.26
Transverse temporal gyrus	41	R	42	-23	12	4.76
Clastrum		L	-27	-17	17	5.04
Lentiform nucleus	putamen	L	-24	6	11	4.92

Note: False discovery rate correction at $P < 0.005$. *R*: right brain side, *L*: left brain side.

Vibratory stimulation of the wrist extensor muscles resulted in the activation of a brain network which considerably overlapped that observed in the case of voluntary isometric contraction. The areas showing a significantly increase in the BOLD-signal during the *vibration* condition were also located in the left primary sensory cortex, the bilateral primary motor cortex, the bilateral SMA, the right cingulate gyrus, the bilateral inferior parietal lobule, the right posterior parietal cortex, the right putamen and claustrum and the bilateral superior temporal gyrus (Table 3, Fig. 3B). In addition, the activation detected in the cerebellar vermis was only subthreshold during these two treatments.

Comparison between the patterns of activations associated with voluntary and involuntary muscle contraction

Subtracting the activation occurring under voluntary *contraction* conditions from those occurring under involuntary *post-contraction* conditions (*post-contraction* minus *contraction*) brought to light a specific bilateral activation of the cerebellar vermis (Table 4). This finding is consistent with the above finding that the cerebellum is more strongly involved during the *post-contraction* period than during the voluntary *contraction* itself (Table 1, Fig. 3C). This contrast also made it possible to identify the brain areas in which the statistical level was higher during the *post-contraction* period than during the *contraction* period: namely, the right premotor cortex, posterior cingulate cortex, supramarginal gyrus and thalamus.

The reverse contrast in which the areas activated during involuntary *post-contraction* were subtracted from to those activated during the voluntary *contraction* (*contraction* minus *post-contraction*) showed that the left SMA was specifically activated during the voluntary muscle *contraction* (Table 5). This finding confirms the above observation that the SMA was activated only during the latter period and not during the subsequent motor post-effects (Table 1, Fig. 3A and C). In this contrast, activation sites were also detected in the primary sensory and motor cortices, posterior parietal cortex, posterior cingulate, insula and temporal gyrus.

Table 4 Locations of significant differences for the *postcontraction* minus *contraction* contrast

Gyral location	Brodmann area	Side	Talairach coordinates			Z scores
			x	y	z	
<i>Motor and premotor areas</i>						
Precentral gyrus	6	R	62	-2	11	3.89
<i>Sensory and parietal areas</i>						
Supramarginal gyrus	40	R	53	-54	25	3.33
<i>Cingulate areas</i>						
Posterior cingulate	31	R/L	0	-27	34	4.06
<i>Cerebellum</i>						
Cerebellar vermis	Culmen	L	-9	-50	-13	3.79
	Culmen	R	9	-45	-20	3.89
	Declive	R	36	-71	-14	3.49
<i>Others</i>						
Lingual gyrus	18	L	-6	-79	-4	3.38
Fusiform gyrus	19	L	-21	-82	-11	3.46
Middle occipital gyrus	37	R	50	-67	3	3.43
Superior temporal gyrus	38	R	48	17	-11	3.11
Thalamus		R	9	-11	3	3.29
Caudate		R	15	4	16	3.90

Note: Uncorrected threshold at $P < 0.001$. R: right brain side, L: left brain side.

Table 5 Locations of significant differences for the *contraction* minus *postcontraction* contrast

Gyral location	Brodmann area	Side	Talairach coordinates			Z scores
			x	y	z	
<i>Motor and premotor areas</i>						
Precentral gyrus	4	L	-33	-23	65	3.75
Medial frontal gyrus (SMA)	6	L	-12	-12	50	3.83
<i>Sensory and parietal areas</i>						
Postcentral gyrus	3	L	-39	-20	62	4.02
Paracentral lobule	5	L	-9	-27	48	3.53
Precuneus	7	L	-18	-59	36	5.13
Inferior parietal lobule	40	L	-53	-22	26	4.03
<i>Cingulate areas</i>						
Posterior cingulate	31	L	-15	-33	29	3.74
Posterior cingulate	23	R	15	-30	29	3.65
<i>Others</i>						
Insula	13	L	-42	1	14	4.39
Middle temporal gyrus	40	L	-53	-22	26	4.03
Superior temporal gyrus	41	L	-36	-40	10	3.94

Note: Uncorrected threshold at $P < 0.001$. R: right brain side, L: left brain side.

Discussion

The most noteworthy findings obtained in the present study can be summarized as follows: under both conditions giving rise to the motor post-effect (muscle isometric contraction and vibration), cortical brain areas were activated during the involuntary contractions elicited. The activation sites considerably overlapped those classically involved in voluntary actions. Haemodynamic responses also occurred in similar brain areas during the *post-contraction* and *post-vibration* periods. In addition, changes in cerebellar blood flow were detected only during the post-effect periods, contrary to what occurred in the supplementary motor area, which was activated only during the induction periods. All in all, these data support our predictions that motor post-effects are likely to result from the supraspinal processing of proprioceptive inputs massively evoked by the inducing manoeuvres.

Brain networks activated during motor post-effects overlap those involved in voluntary motor command

The primary motor cortex, which is directly involved in the performance of voluntary movements, remained activated during the long-lasting post-effect periods. This finding is in agreement with a body of data on the changes in primary motor cortex excitability occurring after prolonged muscle contraction (Mathis et al., 1996; Samii et al., 1996; Gandevia et al., 1999; Lentz and Nielsen, 2002; Stuart et al., 2002) or electrical sensory stimulation (Hamdy et al., 1998; Murphy et al., 2003). More specifically, using motor or somatosensory evoked potentials, these authors showed that long-lasting facilitation occurred in the primary motor cortex. The fact that premotor cortical activity was also present during these post-effects is not very surprising, given the strong functional coupling generally observed between the premotor and primary motor cortical activities during the planning of voluntary actions (Dum and Strick, 2002; Hülsmann et al., 2003; Scott, 2003). The finding that the anterior cingulate cortex (BA32) was active during the post-effect is also consistent with the results of many studies showing that this area takes

part in movement command (Ball et al., 1999, Paus, 2001, Hülsmann et al., 2003). However, the question still remains to be answered as to why these motor structures show such long-lasting activity in the absence of any voluntary command.

Brain activation as the long-lasting consequence of sustained asymmetric proprioceptive inputs

The cortical activity found to occur in executive areas during the post-effect periods calls for two comments about the origin of these post-effects. First, that isometric muscle contraction and muscle vibration are both equally able to elicit similar persistent brain activation reflects the common properties of these two treatments. Both isometric voluntary contraction (Vallbo, 1974; Vedel and Roll, 1983; Edin and Vallbo, 1990) and muscle vibration (Burke et al., 1976; Roll and Vedel, 1982; Roll et al., 1989) are known to massively induce proprioceptive messages. Voluntary contraction and vibratory muscle stimulation are both able to induce the muscle activity corresponding to the perception of an actual or illusory movement (Roll et al., 1980; Feldman and Latash, 1982; Calvin-Figuère et al. 1999, 2000). Lastly, the patterns of brain activity observed under these two treatments largely overlap (Naito et Ehrsson, 2001; Naito et al., 1999, 2004; Romaguere et al., 2003). It is therefore not surprising that sustained voluntary contraction and muscle vibration were found in the present study to be both able to generate similar remaining brain activations, as well as similar segmental and postural post-effects (Gilhodes et al., 1992, Wierzbicka et al., 1998; Duclos et al., 2004).

Secondly, the SMA activation no longer reached the significance threshold at the offset of the vibration or voluntary contraction. Since the SMA is thought to play an important role in movement programming (Tanji, 1996; Geyer et al., 2000), its lack of activity during the post-effect periods is in line with Gurfinkel's assumption that this post-effect might correspond to the postural component of the movement (Gurfinkel and Levik, 1991; Adamson and McDonagh, 2004). According to these authors, voluntary actions necessarily include a postural component controlling tonic muscle activity and a goal-dependent dynamic component specifying the parameters of the ongoing movement more exactly. The brain network we found to be associated with the present post-effects might mediate the automatic postural component, whereas the SMA activity would mainly be involved in the sequencing of the goal-dependent movements. Lastly, the activation sites detected in the somatosensory cortex (BA3), which receives muscle and skin afferent inputs (Gardner and Kandel, 2000; Bodegard et al., 2003), suggests that proprioceptive inputs may play a crucial role in the induction of post-effects (Gilhodes et al., 1992).

Brain areas involved in motor representation are also active during motor post-effects

Since the inferior parietal lobule is well known to participate considerably in the integration of the somatosensory information required for body representation purposes, the activity of this structure during the post-effect may be responsible for the activity of motor-related areas occurring during the same period. This hypothesis is based on the multiple contributions of the inferior parietal lobule to movement planning (Weiller et al., 1996; Wexler et al., 1997; Mima et al., 1999; Ball et al., 1999; Penhune and Doyon, 2002) and movement imagination (Decety, 1996; Deiber et al., 1998). Interestingly, it also fits the results obtained by Mattingley et al. (1998) on the perceptual and motor deficits occurring in hemineglect patients with inferior parietal lobule lesion. The latter authors suggested that this structure may also play a key role in multisensory integration processes, especially in

the updating of the egocentric body reference frame (Fink et al., 2003). In agreement with Duclos et al. (2004), Bove et al. (2005) and Kluzik et al. (2005), the 30-second long proprioceptive messages generated here under both experimental treatments may have altered the postural frame of reference, as reflected by the prolonged activity of the inferior parietal lobule, lasting beyond the 30-second stimulation periods used in our study. The fact that activation was also found to occur in the posterior insula and superior temporal gyrus is consistent with this hypothesis. This finding is in line with data obtained by Bottini et al. (2001), who reported that perisylvian activation occurred during the nystagmus response evoked after caloric vestibular stimulation or during neck muscle vibration. These authors therefore suggested that these areas might participate in the egocentric representation of space. That the cingulate cortex was activated during the post-effect also supports this interpretation because this structure plays a role in the detection and monitoring of sensorimotor conflicts (Braver et al., 2001; Holroyd and Coles, 2002; Niddam et al., 2005). Especially in its posterior part, this area is involved in assessing the relationships between the subject's body and the environment for movement adaptation purposes (see Newen and Vogeley, 2003; Vogt, 2005 for reviews).

Cerebellar activity during post-effects may reflect adaptive processes to proprioceptive reference frame alterations

The idea that the prolonged stimulations eliciting these post-effects may have induced adaptive processes is also suggested by the fact that cerebellar activity was detected only during the post-effect periods. The question as to why the cerebellar activation was subthreshold during the two stimulation periods still remains to be answered. However, the fact that the level of cerebellar activity was found to be higher during the post-effect periods than during the stimulation periods might be attributable to the need to compensate for the proprioceptive bias responsible for the motor post-effects. The cerebellum is in fact known to be involved in motor adaptation mechanisms, which mainly consist in processing proprioceptive inputs to adapt the internal model to forthcoming movements (Thach et al., 1992; Jueptner and Weiller, 1998).

The finding that the cerebellum was found here to be continuously active throughout the duration of the post-effect also links up with the role played by this structure in motor skill learning (Thach et al., 1992; Wolpert et al., 1998; Doya, 2000; Smith and Shadmehr, 2005), especially in the adaptive learning to perturbing force fields (Doyon et al., 2003; Ungerleider et al., 2002). The latter finding, along with the fact that post-effects were found to be long-lasting involuntary motor responses resulting from the central processing of proprioceptive information, suggested that these post-effects could be used as a rehabilitation tool promoting postural correction in persons with lower leg amputation (Duclos et al., 2005).

The last point which required to be cleared up was the possibility that the patterns of brain activation observed during the *post-contraction* and *post-vibration* periods might have been contaminated by those induced during the 30 sec *contraction* or *vibration* periods, respectively. Further data analysis was therefore carried out after inserting a delay between the end of the *stimulation* periods and the onset of the subsequent *post-effect* epochs. This analysis did not call the data obtained in the present study into question, since no differences were observed in the general pattern of activation associated with the post-effect phenomenon.

All in all, these results suggest that although post-effects are due to prolonged asymmetric proprioceptive inputs, they may result from the activity of a central network in

which motor and somatosensory areas and the cerebellum all play a key role. In functional terms, post-effects may result from the adaptive recalibration of the postural reference frame altered by the sustained proprioceptive treatments.

Acknowledgments

We are grateful to Jean-Luc Anton, Bruno Nazarian and Muriel Roth from the fMRI centre of La Timone Hospital in Marseilles for their advice on the experimental design and data analysis, and to Jessica Blanc for revising the English manuscript. This study was supported by CNES and OPPBTP grants.

Reference List

- Adamson, G., McDonagh, M., 2004. Human involuntary postural aftercontractions are strongly modulated by limb position. *Eur. J. Appl. Physiol.* 92, 343-351.
- Ball, T., Schreiber, A., Feige, B., Wagner, M., Lucking, C.H., Kristeva-Feige, R., 1999. The role of higher-order motor areas in voluntary movement as revealed by high-resolution EEG and fMRI. *NeuroImage.* 10, 682-694.
- Bodegard, A., Geyer, S., Herath, P., Grefkes, C., Zilles, K., Roland, P.E., 2003. Somatosensory areas engaged during discrimination of steady pressure, spring strength, and kinaesthesia. *Hum. Brain Mapp.* 20, 103-115.
- Bottini, G., Karnath, H.-O., Vallar, G., Sterzi, R., Frith, C.D., Frackowiak, R.S.J., et al. 2001. Cerebral representations for egocentric space: Functional-anatomical evidence from caloric vestibular stimulation and neck vibration. *Brain*, 124(6), 1182-96.
- Bove, M., Trompetto, C., Bonzano, L., Abbruzzese, G., Schieppati, M., 2005. Light finger touch can suppress postural effects induced by neck muscle vibration. *Gait Posture*, Abstracts of the XVIIth conference of Posture and Gait Research. 21 (Suppl. 1), S23.
- Braver, T.S., Barch, D.M., Gray, J.R., Molfese, D.L., Snyder, A., 2001. Anterior cingulate cortex and response conflict: effects of frequency, inhibition and errors. *Cereb. Cortex.* 11, 825-836.
- Burke, D., Hagbarth, K.E., Lofstedt, L., Wallin, B.G., 1976. The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J. Physiol.* 261, 673-693.
- Calvin-Figuere S., Romaguere P., Gilhodes J.-C., Roll J.-P., 1999. Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Exp. Brain Res.* 124, 342-350.
- Calvin-Figuere, S., Romaguere, P., Roll, J.-P., 2000. Relations between the directions of vibration-induced kinesthetic illusions and the pattern of activation of antagonist muscles. *Brain Res.* 881, 128-138.
- Craske, B., Craske, J.D., 1986. Oscillator mechanisms in the human motor system : investigating their properties using the aftercontraction effect. *J. Mot. Behav.* 18, 117-145.

- Cratty, B.J., Duffy, K.E., 1969. Studies of movement aftereffects. *Percept. Mot. Skills.* 29, 843-860.
- Decety, J., 1996. Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 3, 87-93.
- Deiber, M.-P., Ibanez, V., Honda, M., Sadato, N., Raman, R., Hallett, M., 1998. Cerebral processes related to visuomotor imagery and generation of simple finger movements studied with positron emission tomography. *NeuroImage.* 7, 73-85.
- Doya, K., 2000. Complementary roles of basal ganglia and cerebellum in learning and motor control. *Curr. Opin. Neurobiol.* 10, 732-739.
- Doyon, J., Penhune, V., Ungerleider, L.G., 2003. Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia.* 41, 252-262.
- Duclos, C., Roll, R., Kavounoudias, A., Roll, J.-P., 2004. Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions. *Exp. Brain Res.* 158, 58-66.
- Duclos, C., Roll, R., Kavounoudias, A., Roll, J.-P., Forget, R., 2005. Change in standing posture of lower limb amputees after muscle vibration: a potential tool for rehabilitation. *Gait Posture, Abstracts of the XVIIth conference of Posture and Gait Research.* 21 (Suppl. 1), S129.
- Dum, R.P., Strick, P.L., 2002. Motor areas in the frontal lobe of the primate. *Physiol. Behav.* 77, 677-682.
- Edin, B.B., Vallbo, A.B., 1990. Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J. Neurophysiol.* 63, 1307-1313.
- Eklund, G., 1972. General features of vibration-induced effects on balance: *Ups. J. Med. Sci.* 77, 112-124.
- Feldman, A.G., Latash, M.L., 1982. Inversions of vibration-induced senso-motor events caused by supraspinal influences in man. *Neurosci. Lett.* 31, 147-151.
- Fink, G.R., Marshall, J.C., Weiss, P.H., Stephan, T., Grefkes, C., Shah, N.J., Zilles, K., Dieterich, M., 2003. Performing allocentric visuospatial judgments with induced distortion of the egocentric reference frame: an fMRI study with clinical implications. *NeuroImage.* 20, 1505-1517.
- Gandevia, S.C., Petersen, N., Butler, J.E., Taylor, J.L., 1999. Impaired response of human motoneurons to corticospinal stimulation after voluntary exercise. *J. Physiol.* 521, 749-59.
- Gardner, E.P., Kandel, E.R., 2000. Touch. In: Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessell, T.M. (Eds.), *Principles of Neural Science* (4th edition). McGraw-Hill Companies. pp 451-471.
- Genovese, C.R., Lazar, N.A., Nichols, T., 2002. Thresholding of statistical maps in functional neuroimaging using the false discovery rate. *NeuroImage.* 15, 870-878.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.-B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., Le Bihan, D., 2000. Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb. Cortex.* 10, 1093-1104.
- Geyer, S., Matelli, M., Luppino, G., Zilles, K., 2000. Functional neuroanatomy of the primate isocortical motor system. *Anat. Embryol. (Berl)* 202, 443-474.
- Ghafouri, M., Thullier, F., Gurfinkel, V.S., Lestienne, F.G., 1998. Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. *Neurosci. Lett.* 250, 61-65.
- Gilhodes, J.-C., Gurfinkel, V.S., Roll, J.-P., 1992. Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neurosci. Lett.* 135, 247-251.
- Goodwin, G.M., McCloskey, D.I., Matthews, P.B., 1972. The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain.* 95, 705-748.
- Gurfinkel, V.S., Levick, Y.S., 1991. Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. In: Paillard, J. (Ed.), *Brain and Space.* Oxford Science Publications. New York. pp 147-162.

- Gurfinkel, V.S., Levik, Y.S., Lebedev, M.A., 1989. Immediate and remote postactivation effects in the human motor system. *Neurophysiology*. 21, 343-351.
- Hagbarth, K.E., Nordin, M., 1998. Postural after-contractions in man attributed to muscle spindle thixotropy. *J. Physiol.* 506 (3), 875-883.
- Hamdy, S., Rothwell, J.C., Aziz, Q., Singh, K.D., Thompson, D.G., 1998. Long-term reorganization of human motor cortex driven by short-term sensory stimulation. *Nat. Neurosci.* 1, 64-68.
- Holroyd, C.B., Coles, M.G., 2002. The neural basis of human error processing: reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychol. Rev.* 109, 679-709.
- Hulsmann, E., Erb, M., Grodd, W., 2003. From will to action: sequential cerebellar contributions to voluntary movement. *NeuroImage*. 20, 1485-1492.
- Ivanenko, Y.P., Wright, W.G., Gurfinkel, V.S., Horak, F., Cordo, P., 2005. Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements. *Exp. Brain Res.* (In press).
- Jueptner, M., Weiller, C., 1998. A review of differences between basal ganglia and cerebellar control of movements as revealed by functional imaging studies. *Brain*. 121, 1437-1449.
- Kluzik, J., Horak, F.B., Peterka, R.J., 2005. Differences in preferred reference frames for postural orientation shown by after-effects of stance on an inclined surface. *Exp. Brain Res.* 162, 474-489.
- Kohnstamm, O., 1915. Demonstration einer Katatonieartigen Erscheinung beim Gesunden (Katatonusversuch). *Neurol. Zentralbl.*, B1 34S, 290-291.
- Lentz, M., Nielsen, J.F., 2002. Post-exercise facilitation and depression of M wave and motor evoked potentials in healthy subjects. *Clin. Neurophysiol.* 113, 1092-1098.
- Mathis, J., Gurfinkel, V.S., Struppeler, A., 1996. Facilitation of motor evoked potentials by post-contraction response (Kohnstamm phenomenon). *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 101, 289-297.
- Mattingley, J.B., Husain, M., Rorden, C., Kennard, C., Driver, J., 1998. Motor role of human inferior parietal lobe revealed in unilateral neglect patients. *Nature*. 392, 179-182.
- Mima, T., Sadato, N., Yazawa, S., Hanakawa, T., Fukuyama, H., Yonekura, Y., Shibasaki, H., 1999. Brain structures related to active and passive finger movements in man. *Brain*. 122, 1989-97.
- Murphy, B.A., Taylor, H.H., Wilson, S.A., Oliphant, G., Mathers, K.M., 2003. Rapid reversible changes to multiple levels of the human somatosensory system following the cessation of repetitive contractions: a somatosensory evoked potential study. *Clin. Neurophysiol.* 114(8), 1531-1537.
- Naito, E., Ehrsson, H.H., 2001. Kinesthetic illusion of wrist movement activates motor-related areas. *Neuroreport*. 12, 3805-3809.
- Naito, E., Ehrsson, H.H., Geyer, S., Zilles, K., Roland, P.E., 1999. Illusory arm movements activate cortical motor areas: A positron emission tomography study. *J. Neurosci.* 19, 6134-6144.
- Naito, E., Roland, P.E., Grefkes, C., Choi, H.J., Eickhoff, S., Geyer, S., Zilles, K., Ehrsson, H.H., 2004. Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinaesthesia. *J. Neurophysiol.* 19 (14), 6134-6144.
- Newen, A., Vogeley, K., 2003. Self-representation: Searching for a neural signature of self-consciousness. *Conscious. Cogn.* 12, 529-543.
- Niddam, D.M., Chen, L.-F., Wu, Y.-T., Hsieh, J.-C., 2005. Spatiotemporal brain dynamics in response to muscle stimulation. *NeuroImage*. 25, 942-951.
- Paus, T., 2001. Primate anterior cingulate cortex: where motor control, drive and cognition interface. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 417-424.
- Penhune, V.B., Doyon, J., 2002. Dynamic cortical and subcortical networks in learning and delayed recall of timed motor sequences. *J. Neurosci.* 22, 1397-1406.

- Radovanovic, S., Korotkov, A., Ljubisavljevic, M., Lyskov, E., Thunberg, J., Kataeva, G., Danko, S., Roudas, M., Pakhomov, S., Medvedev, S., Johansson, H., 2002. Comparison of brain activity during different types of proprioceptive inputs: a positron emission tomography study. *Exp. Brain Res.* 143, 276-85.
- Ribot-Ciscar, E., Rossi-Durand, C., Roll, J.-P., 1998. Muscle spindle activity following muscle tendon vibration in man. *Neurosci. Lett.* 258, 147-150.
- Ribot-Ciscar, E., Tardy-Gervet, M.-F., Vedel, J.-P., Roll, J.-P., 1991. Post-contraction changes in human muscle spindle resting discharge and stretch sensitivity. *Exp. Brain Res.* 86, 673-678.
- Roll, J.-P., Gilhodes, J.-C., Tardy-Gervet, M.-F., 1980. Effets perceptifs et moteurs des vibrations musculaires chez l'homme normal: mise en evidence d'une reponse des muscles antagonistes. *Arch. Ital. Biol.* 118, 51-71.
- Roll, J.-P., Vedel, J.-P., 1982. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.* 47, 177-190.
- Roll, J.-P., Vedel, J.-P., Ribot, E., 1989. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp. Brain Res.* 76, 213-222.
- Romaiguere, P., Anton, J.-L., Roth, M., Casini, L., Roll, J.-P., 2003. Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 16, 74-82.
- Samii, A., Wassermann, E.M., Ikoma, K., Mercuri, B., Hallett, M., 1996. Characterization of postexercise facilitation and depression of motor evoked potentials to transcranial magnetic stimulation. *Neurology.* 46, 1376-1382.
- Sapirstein, M.R., Herman, R.C., Wallace, G.B., 1937. A study of aftercontraction. *Am. J. Physiol.* 119, 549-556.
- Scott, S.H., 2003. The role of primary motor cortex in goal-directed movements: insights from neurophysiological studies on non-human primates. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 13, 671-677.
- Smith, M.A., Shadmehr, R., 2005. Intact ability to learn internal models of arm dynamics in huntington's disease but not cerebellar degeneration. *J. Neurophysiol.* 93, 2809-2821.
- Stuart, M., Butler, J.E., Collins, D.F., Taylor, J.L., Gandevia, S.C., 2002. The history of contraction of the wrist flexors can change cortical excitability. *J. Physiol.* 545, 731-37.
- Tanji, J., 1996. New concepts of the supplementary motor area. *Curr. Opin. Neurobiol.* 6, 782-787.
- Thach, W.T., Goodkin, H.P., Keating, J.G., 1992. The cerebellum and the adaptive coordination of movement. *Ann. Rev. Neurosci.* 15, 403-442.
- Ungerleider, L.G., Doyon, J., Karni, A., 2002. Imaging brain plasticity during motor skill learning. *Neurobiol. Learn. Mem.* 78, 553-564.
- Vallbo, A.B., 1974. Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contractions. Amplitude relations between spindle frequency and torque. *Acta Physiol. Scand.* 90, 319-336.
- Vedel, J.-P., Roll, J.-P., 1983. Muscle spindle contribution to the coding of motor activities in Man. *Exp. Brain Res. Suppl.* 7, 253-265.
- Vogt, B.A., 2005. Pain and emotions interactions in subregions of the cingulate gyrus. *Nat. Rev. Neurosci.* 6, 533-544.
- Weiller, C., Juptner, M., Fellows, S., Rijntjes, M., Leonhardt, G., Kiebel, S., Muller, S., Diener, H.C., Thilmann, A.F., 1996. Brain representation of active and passive movements. *NeuroImage.* 4, 105-110.
- Wexler, B.E., Fulbright, R.K., Lacadie, C.M., Skudlarski, P., Kelz, M.B., Constable, R.T., Gore, J.C., 1997. An fMRI study of the human cortical motor system response to increasing functional demands. *Magn. Reson. Imaging.* 15, 385-396.

- Wierzbicka, M.M., Gilhodes, J.-C., Roll, J.-P., 1998. Vibration-induced postural posteffects. *J. Neurophysiol.* 79, 143-150.
- Wilson, L.R., Gandevia, S.C., Burke, D., 1995. Increased resting discharge of human spindle afferents following voluntary contractions. *J. Physiol.* 488 (Pt 3), 833-840.
- Wolpert, D.M., Miall, R.C., Kawato, M., 1998. Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn. Sci.* 2, 338-347.

3 EXPLOITATION DES POSTEFFETS POUR LUTTER CONTRE LES DÉFICITS

POSTURAUX DES PERSONNES AMPUTÉES D'UN MEMBRE INFÉRIEUR

Article 3 : Static and dynamic postural changes after sustained neck muscle contraction in persons with a lower leg amputation

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R, soumis pour publication dans Physical Therapy.

Article 4 : Vibration-induced posteffects: a means to improve postural asymmetry in lower leg amputees ?

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R, en révision pour publication dans Gait & Posture.

Le dernier axe de notre travail concernait l'exploitation thérapeutique des posteffets moteurs, notamment à des fins de rééducation posturale chez les personnes amputées d'un membre inférieur. Sachant que les posteffets, faciles à induire au plan clinique, provoquent des inclinaisons involontaires de l'ensemble du corps, qui sont orientées en fonction du site de stimulation et qui peuvent durer au moins une dizaine de minutes, nous avons fait l'hypothèse qu'ils pourraient aider à corriger les déficits posturaux caractéristiques de ces patients. Ceux-ci présentent en effet une posture asymétrique, qui favorise l'appui sur la jambe non-amputée au détriment de l'appui sur la prothèse. Cette asymétrie, difficile à corriger par les méthodes usuelles de réadaptation, est sans doute à l'origine de douleurs dorsales ou du membre inférieur non-amputé qui limitent, à long terme, la qualité de vie des personnes amputées. Nous avons donc analysé l'incidence sur la posture "statique" et dynamique de personnes amputées d'un membre inférieur, de la contraction et de la vibration de muscles du cou ou des hanches, muscles principalement impliqués dans le contrôle postural, notamment dans le plan frontal.

Les effets de la contraction isométrique volontaire de 30 secondes des muscles latéraux du cou ont été évalués dans des conditions de posture statique et lors d'une tâche dynamique de transfert d'appui d'un pied sur l'autre dans le plan frontal, chez 15 personnes amputées et 17 sujets contrôles. Pour chaque condition, les tests posturographiques (enregistrement des déplacements du centre de pression) étaient réalisés avec et sans vision, avant et après une contraction isométrique de 30 secondes.

Au cours d'une seconde session, une semaine plus tard, les effets d'une vibration de 30 secondes des muscles latéraux du cou et de la hanche étaient mesurés sur une durée de 14 minutes après la fin de la stimulation, au cours de 7 tests posturographiques statiques sans vision et comparés aux valeurs contrôles enregistrées avant la vibration.

Chez tous les patients testés et avant toute stimulation, l'asymétrie posturale se manifestait par un décalage de la position moyenne du centre de pression du côté non-amputé, traduisant un appui plus important sur la jambe non-amputée que sur la prothèse. L'ouverture des yeux réduisait cette asymétrie, sans l'éliminer totalement. Par contre, en l'absence de vision, les oscillations des patients étaient plus rapides que celles des sujets contrôles. Dans les conditions dynamiques, les sujets amputés ne présentaient pas d'asymétrie, contrairement aux sujets sains, qui transféraient davantage leur poids vers le côté opposé à leur jambe préférentielle. Seule l'amplitude totale du transfert d'appui chez les personnes amputées testées yeux fermés était réduite par rapport à celle des sujets contrôles.

Après la **contraction**, une inclinaison involontaire apparaissait dans le plan frontal, que la vision soit présente ou pas, pour le groupe contrôle et persistait pendant les deux tests effectués. Ce posteffet était présent pour le premier test post-contraction avec vision chez les personnes amputées. Au deuxième test yeux ouverts et lors des deux tests sans vision, seule une minorité des patients montraient une inclinaison posturale après la contraction. Concernant l'équilibre dynamique, l'amplitude du transfert d'appui était réduite des deux côtés, yeux ouverts comme yeux fermés, pendant les quatre minutes qui suivaient la contraction uniquement chez les personnes amputées, quelles que soient les conditions de vision.

A la suite de la **vibration** du cou comme de la hanche, une inclinaison posturale involontaire apparaissait dans le plan frontal chez les deux groupes de sujets. Ce posteffet, d'intensité variable, était présent au cours des quatorze minutes qui suivaient la vibration (Figure 17).

Dans tous les cas, les deux types de stimulation provoquaient des inclinaisons posturales sans augmentation de la vitesse moyenne d'oscillation du centre de pression lorsque les sujets étaient testés en condition "statique".

Enfin, bien qu'ils interviennent toujours dans le plan frontal après les deux types de stimulation, les posteffets pouvaient être orientés pour moitié du côté de la stimulation, et pour moitié du côté opposé dans les deux groupes de sujets.

Les personnes amputées manifestent donc des posteffets posturaux après une contraction isométrique des muscles latéraux du cou ou une vibration des muscles latéraux du cou ou des hanches. Ces posteffets se manifestent quelles que soient les conditions visuelles et au cours d'activités posturales statiques et dynamiques. Des expériences complémentaires conduites successivement chez quatre sujets amputés ayant montré un posteffet assez intense au cours de la première séance, confirmaient que l'inclinaison posturale restait toujours orientée du même côté, fait déjà observé chez des sujets contrôles. Par contre, la répétition des séances chez des sujets présentant un posteffet initialement faible n'a pas montré d'impact sur l'intensité de celui-ci. Enfin, l'apparition d'une inclinaison posturale, sans augmentation de la vitesse d'oscillation posturale, conforterait l'idée que les posteffets ne sont pas qu'une simple déstabilisation orientée des sujets, mais bien une altération durable de leur référence posturale, induite par les messages proprioceptifs qui accompagnent les deux types de stimulations.

Puisque les posteffets induits par contraction ou vibration prolongée peuvent modifier l'asymétrie posturale des personnes amputées et que leur direction reste constante dans le temps, nous faisons l'hypothèse que leur utilisation répétée pourra constituer un outil thérapeutique efficace dans une perspective rééducative à long terme.

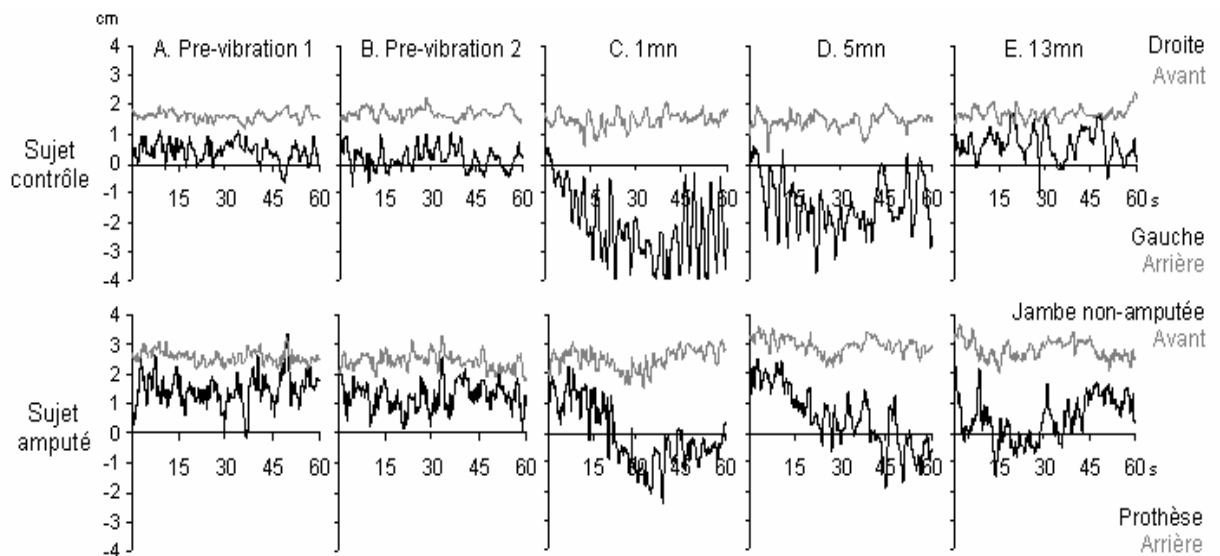


Figure 17 : Posteffets posturaux induits par une vibration de 30 secondes du muscle trapèze cervical chez un sujet contrôlé (en haut) et chez un patient amputé (en bas). Déplacements du CP dans les plans frontal (noir) et sagittal (gris) lors des deux tests contrôles pré-vibration (A,B) et lors des tests posturographiques enregistrés 1, 5 et 13 minutes (C,D et E) après la vibration.

Static and dynamic postural changes after
sustained neck muscle contraction
in persons with a lower leg amputation

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R.

Abstract

Background and purpose: Lower leg amputation generally induces asymmetrical weight bearing, even after rehabilitation treatment is completed. This is detrimental to the patients' long term quality of life. Since long-lasting oriented postural alterations, called postural posteffects, can be induced in healthy subjects after a voluntary isometric neck muscle contraction, it was proposed here to determine whether subjects with lower leg amputation might experience posteffects of this kind and whether they might help to improve their static and dynamic posture.

Subjects: 15 subjects with a unilateral lower leg amputation and 17 control subjects volunteered to participate in this study.

Methods: Centre of pressure (CP) position was recorded during quiet standing and a weight shifting test performed under eyes closed and open conditions. These tests were carried out before the subjects performed a 30-second voluntary isometric lateral neck muscle contraction, and again one and four minutes after the contraction.

Results: After the 30-s contraction, posteffects occurred in the frontal plane in most of the amputated and control subjects. They were oriented towards the contraction side in half of them and towards the opposite side in the other half. In addition, in four of the amputees tested three months later, the direction of the posteffects was consistent with that observed previously. During the weight shifting test, the overall CP displacement decreased on both sides under both visual conditions in the amputees.

Conclusion: A 30-s voluntary isometric contraction can be used to improve the standing posture and dynamic equilibrium of patients with lower leg amputation. A temporary destabilization might account for the changes observed in these patients' dynamic posture. This posteffect might result from the adaptation of the postural reference frame to the proprioceptive messages associated with the isometric contraction.

Keywords: Lower leg amputation, postural asymmetry, isometric voluntary contraction, posteffects, proprioception.

Introduction

The training for symmetrical weight bearing, on both the remaining limb and the prosthetic leg, is an important issue in the rehabilitation of persons with unilateral lower limb amputation. It is motivated by frequent clinical observations of an asymmetrical weight bearing in addition to laboratory measures confirming that more weight is taken on the non-amputated leg^{1 2 3 4}. Postural instability was also revealed through centre-of-pressure (CP) displacement studies. In patients with lower leg amputation, increased anterior-posterior and medio-lateral CP oscillations have been shown^{5 6 7 8}, although earlier studies reported decreased oscillations^{3 9}.

Beside affecting walking performance¹⁰, it was suggested that the postural changes, and particularly the increased load on the non-amputated leg, could cause additional blood flow deficits in patients with vascular disease³ or even back and leg pain¹¹, thus further threatening the functional abilities of persons with lower leg amputation. Moreover, the postural asymmetry was shown to be difficult to correct through either usual rehabilitation^{6 7}, or training using augmented sensory feedback of limb load pressure³.

A procedure to alter standing posture has recently been described in able-bodied people by means of a 30s neck muscle isometric contraction with head straight¹². This contraction, exerted in a sitting position, induced an involuntary, oriented and prolonged body leaning when the subjects stood up and closed their eyes after the contraction. As an example, 11 of the 14 tested subjects were leaning leftward after 30 seconds of isometric effort towards the left side. Moreover, this "postural post-effect" remained oriented in this direction (i.e. same side as contracting muscles) for an average of 8mn after the end of contraction. It was suggested that the posteffect is a consequence of a change in postural reference induced by prolonged contraction. Moreover, this could be compared with a similar sensori-motor phenomenon described after muscle vibration^{13 14}.

In order to test whether this postural post-effect could be induced in persons with an amputation, we assessed the effects of a 30 second neck muscle isometric contraction on static and dynamic posture and compared them with those of non-amputated control subjects. Thus, the objectives of this study were: 1) to confirm postural asymmetry of patients with lower limb amputation by studying centre of pressure displacement, 2) to evaluate if these patients can show long-lasting postural posteffects oriented in a specific direction following a simple intervention procedure (i.e. voluntary isometric neck muscle contraction), 3) and to document the impact of this procedure on static weight bearing and on the ability to voluntarily shift weight from side to side with and without vision. The results encourage future studies to evaluate postural posteffects training as a tool in the rehabilitation process.

Methods

Subjects:

Fifteen subjects (42±10 years old) with lower limb amputation (Table 1) were selected according to the following inclusion criteria: less than 60 years old, unilateral amputation due to trauma or cancer, more than six months of prosthetic training, and painless weight bearing on the prosthesis. Subjects were excluded if the amputation was of vascular origin and if the Berg Balance Scale score (see below) was less than 50/56. The levels of amputation were trans-tibial (N=10), trans-femoral (N=4) and through knee (N=1). Six subjects were amputated on the right leg, nine on the left leg. The average time since amputation was five years four months (median: 4yrs; range: from 8 months to 21

years) before the study. Seventeen non-amputated individuals of the same age (38 ± 10 years old, $P=0.21$) participated as control subjects. This study was approved by the institutional ethics committee and informed consent to the experimental procedure was obtained for all participants.

Table 1: Clinical characteristics of the subjects with an amputation

N°	Age	Time since amputation (months)	Amputation level	Side of amputation	Cause of amputation	Berg Balance Scale score (/56)
1	42	144	TT	R	Traumatic	55
2	58	53	TF	R	Traumatic	54
3	42	18	TT	R	Traumatic	55
4	26	38	TT	L	Traumatic	56
5	36	87	TT	R	Traumatic	55
6	43	72	TT	L	Traumatic	56
7	58	24	TF	L	Traumatic	52
8	33	18	TT	R	Traumatic	56
9	56	8	TT	L	Cancer	56
10	44	252	TF	L	Traumatic	55
11	45	68	TF	L	Traumatic	55
12	53	29	TT	R	Traumatic	55
13	35	10	TT	L	Traumatic	55
14	36	54	TK	L	Traumatic	55
15	29	84	TT	L	Traumatic	55

Notes: TT=trans-tibial; TF=trans-femoral; TK=through-knee; R=right; L=left; Berg Balance Scale max score=56.

Clinical evaluations

Each subject's balance was clinically assessed by means of the Berg Balance Scale^{15, 16}. A score above 50/56 was required to have subjects with balance skills sufficient for the needs of the postural experimental tasks. Subjects experienced most of the difficulties in tandem standing (6 patients did not reach the maximal score) and forward reaching (5 patients). The Berg Balance Scale scores are represented in table 1 (mean \pm SD=55 \pm 1). This confirmed the good balance ability level of the patient group. The control group obtained a mean of 55.9/56 (1 subject did not obtain the maximal score on forward reaching). Subjects with an amputation were also asked to fill in the Prosthetic Profile of Amputees¹⁷ for information on their level of activity and use of their prosthesis. All patients could put on their prosthesis without aid, walk on all surfaces (2 needed supervision), wear their prosthesis more than 8 hours a day (median: 14hrs; range: 8 to 16hrs) and all but one patient (femoral amputation, 6 months since the beginning of prosthetic training) were involved in physical activity (i.e. walking, golf, skating, hiking...) more than 4hrs per week.

Equipment

The Balance Master (Neurocom[®])^{*} was used as a force platform to record centre of pressure (CP) displacements during the quiet standing and weight shifting tests. Subjects were free to move yet were secured by means of a parachute-like harness that prevented them from falling to the ground but was not used to support their weight.

* NeuroCom International, Inc., 9570 SE Lawnfield Road Clackamas, OR, 97015, USA

A manual dynamometer** was used to measure the maximal isometric force exerted during lateral head and trunk efforts. It was held by the experimenter on the side of the head of the subjects seated on a chair without trunk constraint. This maximal contraction was asked for during lateral head tilt towards the side of amputation for the patients and towards the left side for the control subjects. For the experimental procedure the intervention consisted in a 30s isometric contraction in this direction at an intensity of 50% of the subject's maximal isometric force and monitored by means of the dynamometer.

Experimental tests:

Quiet standing test:

Subjects were asked to "stand quietly, and as relaxed as possible", on the platform in order to allow themselves to oscillate as naturally and freely as possible. Their feet were wedged against the inner corners of a T-shaped block, placed in the centre of the platform, to maintain a distance of 3cm between their heels. Subjects were then asked to "look forwards" with either their eyes open, or closed under a blindfold. A trial consisted in recording the CP displacements (100Hz sampling rate) in the frontal and antero-posterior planes during a one minute period. Two such one minute trials, separated by a two minute seated rest period, were recorded both before and after the intervention (i.e. lateral neck muscle contraction). Therefore posteffects could be analyzed in the first and fourth minutes after the end of the contraction and compared with the two pre-contraction trials. The same acquisition and analysis procedures were used in the eyes closed and eyes open conditions.

Weight shifting test:

Subjects stood on the platform where a T-shape block maintained their heels spaced at a distance of 15cm. They were asked to repeatedly shift their weight laterally from right to left. The limit of this movement was the position in which they felt they could easily lift, off the ground, the foot opposite to the weighted foot. At this point they were asked to shift their weight to the other side until this same limit was reached without ever raising either foot off the ground. The pace of the movement was such that 5 to 8 complete weight shifts (i.e. from right to left and left to the right) were made during a 20s period, during which time the CP position (sample rate of 100Hz) was recorded. The mean of the three further CP shift positions on each side consisted in a trial result. To familiarize subjects with the task, a few practice trials were completed before the first trial, with eyes open and closed. As for the quiet standing test, two trials separated by a two minute seated rest period were recorded both before and after the intervention. The recordings were also done in the eyes open and eyes closed conditions.

Experimental procedure

The design was chosen to determine if isometric contraction produces a postural posteffect that alters standing posture of subjects with an amputation and how it changes static (quiet standing tests) and dynamic posture (weight shifting tests) during four minutes (two 1mn recordings spaced by 2mn of seated rest).

Amputated and control subjects followed the same procedure. Before doing any neck muscle contractions they began with the lateral weight shifting test eyes closed then eyes open followed by the quiet standing test eyes closed then open. The maximal isometric force during lateral head tilt was then measured while seated.

After three minutes of seated rest, all of the tests were repeated, each preceded by a single 30s head tilt isometric contraction at 50% of the maximal isometric contraction. The

** Lafayette Manual Muscle Test System, 3700 Sagamore Parkway North - PO Box 5729, Lafayette, IN, 47904, USA

order was the quiet standing test with eyes closed and eyes open followed by the weight shifting test eyes closed and eyes open. This order was introduced so that the lateral weight shift test could not interfere between the pre- and post-contraction conditions of quiet standing. This implies that all the post-contraction trials, except in the quiet standing eyes closed test, were done after more than one 30s contraction. As post-effects were described to last for around 8 to 10mn duration and even up to an hour in some subjects^{12 14}, there is a possibility of overlapping and additive effects on successive tests. This situation could be similar to a rehabilitation session where more than one contraction would be used.

Four subjects, with an amputation, who showed strong posteffects after neck muscle contraction, were reassessed three months after this first session with the same experimental procedure in order to test the consistency of the posteffects.

To investigate the effects of repetitive sessions, another group of nine non-amputated subjects were seen on four occasions at three to four day intervals. In each of the four sessions, they repeated the quiet standing experiment as described before where two trials of one minute of CP recording were done both before and after a 30s lateral neck muscle isometric contraction, in the two vision conditions (i.e. eyes closed and eyes open).

Data analysis

Only frontal plane results were analyzed since the intervention (i.e. isometric lateral neck muscles contraction) did not produce significant CP changes in the antero-posterior plane. The side of the amputation was normalized so that the data was analyzed as if all the patients had a left amputation (i.e. by calculating the opposite sign value of all the raw data of the patients with a right-side amputation). Similarly in the control subjects, all the data were normalized as if all the subjects had a right leg dominance. The leg used to kick a ball was considered as the dominant lower extremity.

The following values were evaluated from the CP coordinates over the minute of recording of the quiet standing test: mean CP position, CP displacement defined as the root mean square (RMS) of the CP position, CP velocity (i.e. the RMS of the CP velocity) and CP shift defined as the absolute value of the difference between mean CP position in each trial and the mean CP position of the pre-contraction trials. To analyze the post-effects, the data were normalized for each subject by subtracting the mean CP value obtained before contraction from each data point before and after contraction. This enabled the effect of contraction to be shown independently from the initial position, which was variable across control subjects and even more variable across subjects with an amputation.

In the weight shifting test, the mean from the three furthest frontal CP positions on each side (i.e. right and left) and the total distance covered from right to left were analyzed.

Wilcoxon ranked tests were used for repeated measures within each group (amputees and control subjects) to compare successive and pre post-contraction trials of the quiet standing and of the weight shifting tests and to compare both vision conditions (i.e. eyes closed, eyes open). To analyze the differences between the two groups, Mann-Whitney U tests were used to compare corresponding trials both before and after contraction.

For the multi-session experiment, data of the control subjects were analyzed with a three-way ANOVA for repeated measures on the three factors (session (4), vision (2), trial (4)) completed by post hoc tests (HSD Tuckey test).

Results:

Quiet standing test:

Before contraction

Before neck muscle contraction, with eyes closed, the subjects with an amputation had an asymmetrical weight bearing contrary to the control subjects (Figure 1). The mean CP position was away from the centre of the platform towards the non amputated side. The symmetry improved with the second trial, from 1.3 cm to 0.8 cm from the centre of the platform (Wilcoxon test, $Z_w=2.10$, $P=.035$). Nevertheless the amputees were still further away from the centre of the platform, and more asymmetrical than the control subjects who were standing slightly (0.2 cm) towards their dominant side (Mann-Whitney U test, first trial: $Z_U=3.17$, $P=.001$; second trial: $Z_U=2.22$, $P=.026$). The patients' CP also showed larger amplitude of oscillation (RMS position: $Z_U=2.70$, $P=.007$) and higher velocity (RMS velocity: $Z_U=2.02$, $P=.043$) than those of the healthy subjects (Figure 3A, precontraction trials 1 and 2).

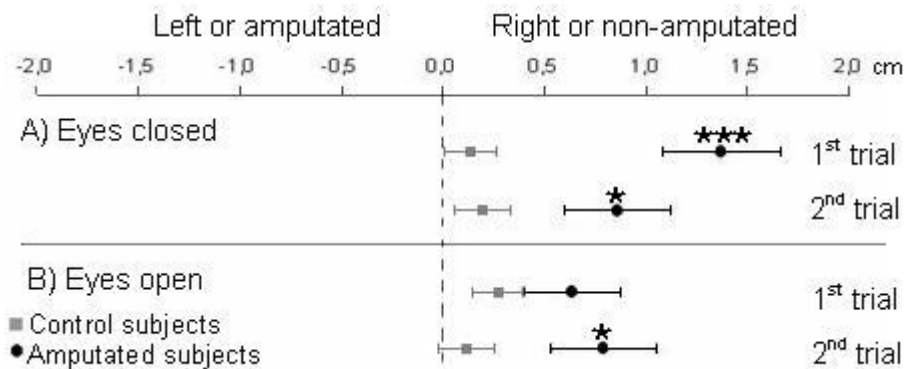


Figure 1: Mean centre of pressure (CP) position (with \pm SEM) before contraction during two consecutive trials of quiet standing with eyes closed (two upper rows) and eyes open (two lower rows) in healthy subjects (grey squares) and amputees (black dots). Negative values are on the left side for healthy subjects or on the prosthesis side in amputees, positive values are on the right side in healthy subjects or on the non-amputated side in amputees. A clear postural asymmetry is shown in amputees where the CP is shifted towards the non-amputated leg.

In the eyes open condition, patients' asymmetry decreased ($Z_w=2.61$; $P=.009$) to a mean CP position of 0.7cm away from the centre, still towards the non-amputated leg, whereas healthy subjects kept the same position as with the eyes closed (0.2cm to the right) (Figure 1B). There was no difference between the first and the second trial within each group and the subjects with an amputation were still away from the position of the healthy subjects ($Z_U=2.10$, $P=.035$) though only with a slight trend at the first trial ($Z_U=1.43$, $P=.15$). When opening the eyes, CP displacements (RMS position) decreased in the healthy subjects ($Z_w=2.34$, $P=.019$) and also tended to decrease in the subjects with amputation ($Z_w=1.82$, $P=.069$) but were still larger ($Z_U=2.70$, $P=.007$) for subjects with an amputation than for control subjects. Opening the eyes also decreased CP velocity in control subjects ($Z_w=3.62$, $P<.001$) and in subjects with an amputation ($Z_w=3.41$, $P<.001$), who no longer oscillated faster than non-amputated subjects (RMS velocity: $Z_U=1.42$, $P=.157$) (Figure 3B).

Effect of contraction:

Once the subjects stood up after the contraction, they experienced involuntary lateral body leanings that pulled them away from the standing posture they had during the pre-contraction trials. This posteffect was observed in both groups of subjects. Figure 2 shows, for a single subject, the alteration of the CP displacement induced by muscle contraction and representative of the postural posteffects observed in the amputated subjects in the eyes open condition.

In healthy subjects with eyes closed, CP displacements (i.e. RMS position) increased in the first ($Z_w=2.438$, $P=.015$) and fourth ($Z_w=2.012$, $P=.044$) minutes post-contraction compared to pre-contraction trials (Figure 3A, black histograms left side). This postural effect was reflected as a trend to increase ($Z_w=1.78$, $P=.076$) the CP shift (Figure 3A grey histograms) in the first trial post-contraction (0.6cm) compared to the mean pre-contraction trials (0.2cm). Similar postural changes in CP displacement and CP shift could be observed in six out of fifteen subjects with an amputation, but the group values did not reach significant levels with the eyes closed (Figure 3A, right side). Because the direction of the CP shift was opposite (i.e. same or opposite side of the contracting muscles) across subjects, that is, some subjects went to the left and others to the right in either the amputated or control group of subjects, the mean CP position did not change in both groups of subjects.

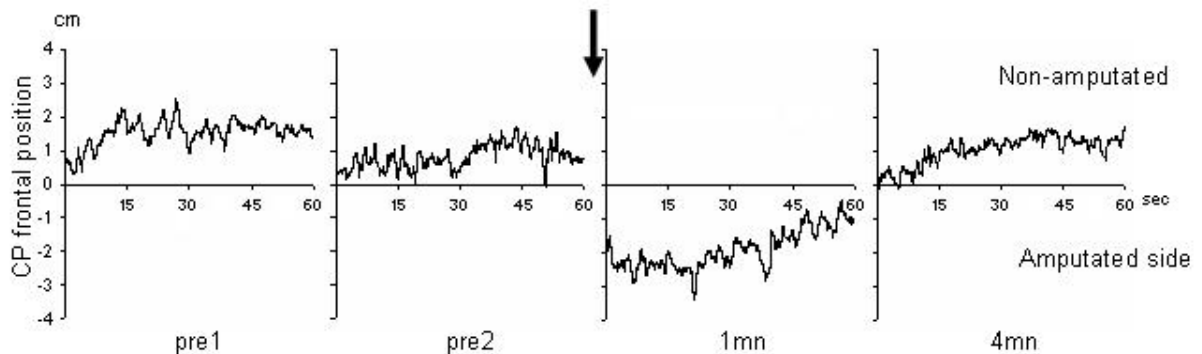


Figure 2: Example of centre of pressure (CP) frontal displacement during eyes open quiet standing test in one amputee before (pre1, pre2), 1mn and 4mn after the contraction (arrow) of the neck muscles on the amputated side. The CP is on the non-amputated side before the contraction and is shifted on the amputated side during the first minute after contraction.

In the eyes open condition, the isometric contraction increased the displacements of the CP (RMS position) of healthy subjects in the first ($Z_w=2.91$, $P=.004$) and fourth ($Z_w=2.30$, $P=.022$) minutes post-contraction and in the first minute post-contraction ($Z_w=2.90$, $P=.004$) for the subjects with an amputation (Figure 3B, black histograms). The intervention increased the mean CP shift in both groups in the first minute after contraction (Figure 3B, grey histograms). The mean CP shift was of 1cm immediately after the contraction compared to 0.2cm before the contraction for the subjects with an amputation ($Z_w=2.78$, $P=.005$), and 0.5cm compared to 0.2cm for the healthy subjects ($Z_w=2.53$, $P=.011$) (Figure 3B). Thus the CP shifts induced by the contraction in subjects with an amputation showed a tendency to be larger than in healthy subjects ($Z_w=1.83$, $P=.069$).

On individual data, eyes open, nine subjects with an amputation presented a CP shift of more than 0.7cm (up to 3.1cm for the patient presented in figure 2), 5 towards the prosthesis, 4 towards the non-amputated leg. All of them at least doubled their RMS

position value after the intervention. One other subject also doubled his RMS position value but his mean CP position did not shift indicating only an increase of oscillations around the same mean CP position. The other 5 subjects with an amputation showed an effect of less than 0.5cm of CP shift or no effect induced by the contraction.

Note that the mean CP velocity (RMS velocity) was similar before and after the contraction in both groups, under both vision conditions (figure 3, background white histograms).

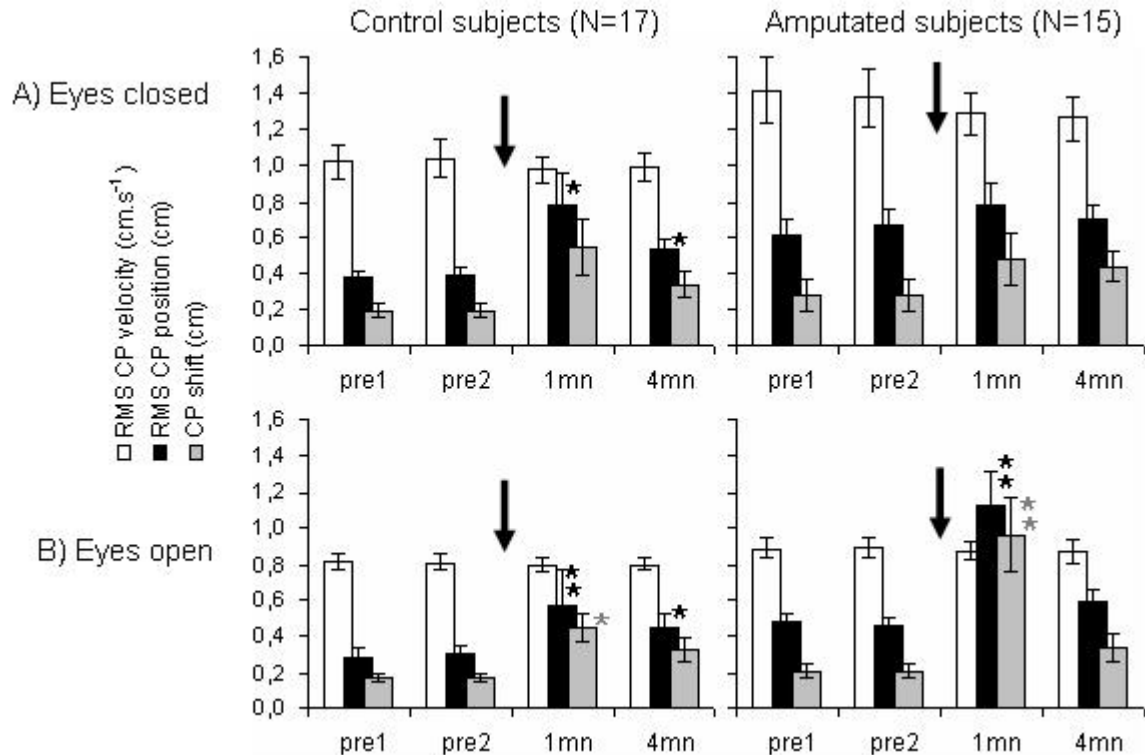


Figure 3: Centre of pressure (CP) shift from mean pre-contraction CP position (grey histograms), RMS CP position (black histograms) and RMS CP velocity (white histograms) before (pre1, pre2), 1mn and 4mn after neck muscle contraction (arrow) for eyes closed (A) and eyes open (B) quiet standing in healthy subjects (left column) and in amputees (right column). Values are expressed as mean \pm SEM. CP position is shifted after contraction without change in CP velocity.

Weight shifting test:

Before contraction

In the eyes closed condition before contraction, the total distance covered by the lateral (i.e. left-right) CP displacements was smaller ($Z_U=2.21$, $P=.027$) for amputated (24.5cm) than for control subjects (26.1cm) (Figure 4A, black histograms). When comparing the shift on both sides, only the healthy group showed a statistically larger ($Z_w=3.57$, $P<.001$) shift to the left than to the right, dominant side.

In the eyes open condition, no difference appeared between the total distance covered by the CP of the subjects with an amputation (25.0cm) and the one of the healthy subjects (26.2cm). However, the healthy subjects kept shifting further ($Z_w=3.19$, $P=.001$) to the left side (13.3cm) than to the right side (12.9cm).

Effect of contraction

Neck muscle contraction did not affect weight shifting in the control subjects in the eyes closed condition (Figure 4A left side). In the eyes open condition, the contraction increased the weight shift to the right in the first trial only (figure 4B, left side).

Contrary to what was observed in the healthy subjects, the contraction produced a much different behavior in the amputees, particularly evident in the eyes closed condition. The total distance of the weight shift for the subjects with an amputation decreased from 24.5cm to 22.9cm in the first minute ($Z_w=2.84$, $P=.004$) and to 23.1cm in the fourth minute ($Z_w=2.67$, $P=.007$) post-contraction in the eyes closed condition. This was due to a decreased shift to the left ($Z_w=2.32$, $P=.02$) and to the right ($Z_w=2.95$, $P=.003$) in both trials post-contraction. In the eyes open condition, the total distance also decreased, from 25.0cm to 24.2cm in the first minute ($Z_w=2.44$, $P=.015$) and 24.0cm in the fourth minute ($Z_w=2.33$, $P=.020$) after contraction in subjects with an amputation. This was produced by a decreased shift towards the right side ($Z_w=2.50$, $P=.012$) and a trend to decrease the shift toward the left side ($Z_w=1.87$, $P=.061$) for both trials post-contraction.

On individual data, in the eyes closed condition, the contraction induced a decrease of more than 0.5cm of the voluntary weight shift in fourteen amputees: six on both sides, five on the non-amputated leg only and three on the prosthetic side only. In the eyes open condition, the CP shift decreased in ten subjects with an amputation: six of them decreased their CP excursion of more than 0.5cm on both sides, one on the non-amputated leg and three on the prosthetic leg.

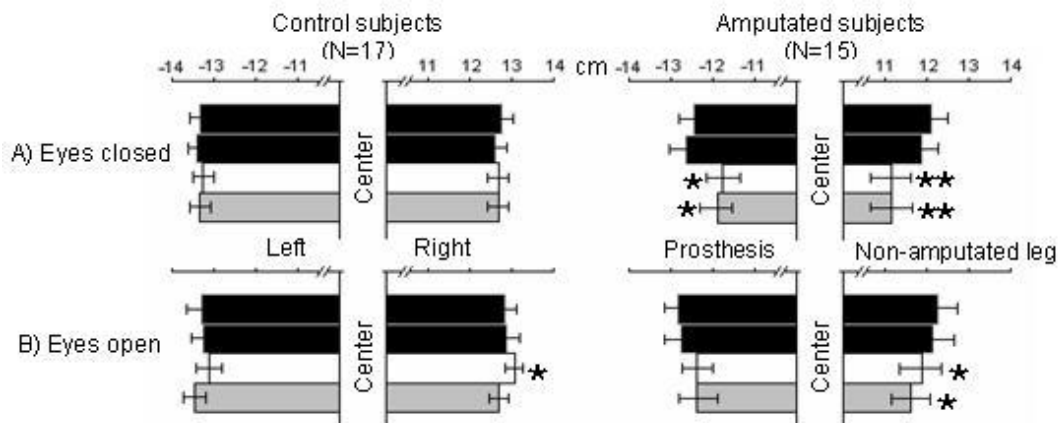


Figure 4: Maximum lateral weight shift position in 2 trials before (black) and in the first (white) and fourth (grey) minutes after voluntary contraction of neck muscles in healthy subjects (left column) and in amputees (right column). Lateral weight shift decreased on both sides after the contraction for the amputees only.

Repeating the experiment in amputated subjects:

Four subjects with an amputation, who showed strong post-effects with a CP shift of more than 0.7cm in eyes open quiet standing test, accepted to repeat the same experiment a second time three months later. All the subjects showed once again a strong post-effect, with the same CP shift direction as observed in the first session of quiet standing test (i.e. three towards the prosthesis, one towards the non-amputated leg). Interestingly, in the eyes closed condition, all experienced posteffects despite the fact that three of the four subjects had posteffects only in the eyes open condition in the first experiment. During the weight shifting test, the contraction again induced a decrease in the overall weight shifting amplitudes in the same three subjects who had a decreased amplitude in the first session. The fourth subject did not show a post-contraction effect in the weight shifting test, as in the first session.

Multi session repetition in healthy subjects

In order to test if the repetition of the session could change the posteffect and particularly increase its amplitude, four repetitive sessions, 3 to 4 days apart, were done with a new group of nine healthy subjects. The results show that the pattern of posteffect was the same as observed in the main initial experiment with the other control subjects and it remained similar across the sessions (Figure 5). Indeed, the ANOVAs showed that there was no change across sessions for CP shift (*session* factor: $F=.051$, $P=.98$), RMS position ($F=.550$, $P=.652$) or RMS velocity ($F=.30$, $P=.83$). The contraction induced an increase of the RMS position (*trial* factor: $F=14.38$, $P<.001$) in both trials at the first ($P<.001$) and fourth ($P=.006$) minutes post-contraction. It also induced an increase of the mean CP shift (*trial* factor: $F=17.93$, $P<.001$) in both post-contraction trials (post hoc $p<.001$). Note that the CP shifts are not shown in figure 5 in order to simplify the graphics and because the post-effects mimic those observed in the RMS CP position. The RMS velocity decreased across the four trials only in the eyes closed condition (*vision* x *trial* interaction: $F=3.67$, $P=.029$). The decrease appeared between the first precontraction trial and the first ($P=.026$) and the second ($P=.009$) trials postcontraction. Since this was not observed with the second pre-contraction trial and in the eyes open condition, this could be due to the habituation to the eyes closed condition¹⁸ (Tarantola et al., 1997). Opening the eyes decreased both the RMS position ($F=11.30$, $P<0.01$) and velocity of the centre of pressure ($F=29.9$, $P<.001$), and contraction induced a similar CP behavior alteration as in the eyes closed condition (i.e. no significant *vision* x *trial* interaction in CP shift and RMS position indexes) (compare Figure 5 A & B).

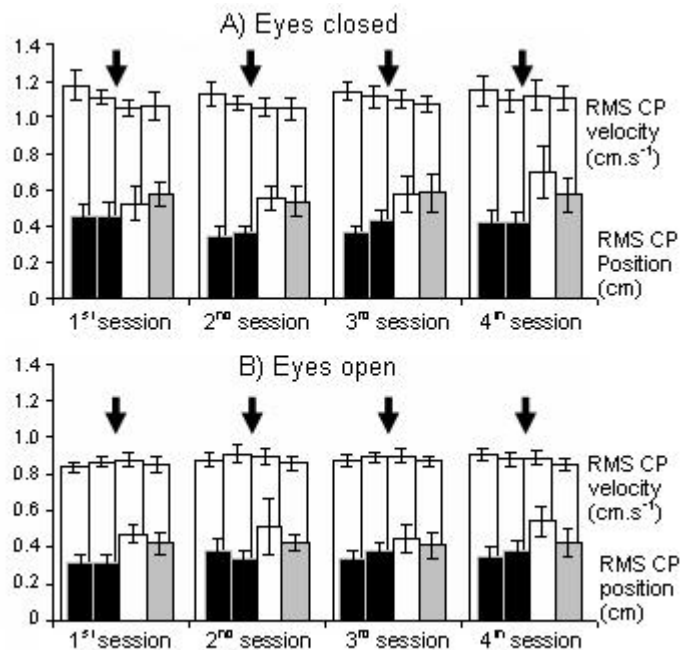


Figure 5: RMS CP velocity (white histograms in background, in $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) and RMS CP position (foreground, in cm) in four sessions, one every 3-4 days. For each session, the four histograms show data obtained before (2 trials, in black), 1mn (in white) and 4mn (in grey) after contraction (arrow) in 9 healthy subjects during eyes closed (A) and eyes open (B) quiet standing. Values are expressed as mean \pm SEM. In every session, contraction induced a similar increase of the RMS CP position without change in CP velocity.

Discussion

Asymmetrical weight bearing and postural deficits in amputees

The results obtained in this study confirmed the previous findings that, before the intervention, there is an asymmetrical weight bearing^{1 2 3 4} and larger CP oscillations in subjects with a lower leg amputation^{5 6 7 8}, compared to those of non-amputated subjects. Proprioceptive and cutaneous loss due to leg amputation probably contributes to the asymmetry since central integration of multiple sensory inputs arising from both body sides is known to be crucial for symmetrical posture¹⁹. Indeed, forced asymmetric pressure distribution under the two foot soles, induced either by anesthesia or by vibration, gives rise to an erroneous sensation of body inclination^{20 21} or to an actual body leaning to compensate for the virtual disequilibrium²².

Our data also confirm that visual information is useful in subjects with amputation to decrease CP displacement and velocity^{4 5 7 8}. However, even with the use of vision, the mean CP position of the patients was still away from the mean position of the control subjects (i.e. asymmetrical weight bearing). This suggests that the proprioceptive loss was not totally compensated for by visual information even many years after amputation. It has been shown that subjects with an amputation due to diabetes complications rely heavily on visual information at the beginning of the rehabilitation process and that this dependence is still present, but decreased, after prosthetic training while postural balance improves^{6 7}. Our results suggest that visual information is also used after a traumatic amputation even though the postural abilities have been shown to be better in unilateral traumatic amputees than in unilateral diabetic amputees⁸.

The postural changes observed in the amputees could have an impact on their functional abilities. A high velocity of the CP is correlated with an increased risk of falling in the elderly²³ and especially during multitask activity in people with a history of falling²⁴. Moreover the increased load may augment the risk of arthritic joint degeneration of the non-amputated leg and thus the risk to impinge on the daily functional ability and quality of life of the lower-leg amputees¹¹. Conversely, the increased amplitude of oscillations could be an adaptation to the loss of the lower leg afferents because of the amputation. The postural oscillations may be used by the central nervous system to explore and define a new spatial reference frame^{25 26}. The increased oscillation amplitude could bring more information from the remaining sensory receptors and be used to partly compensate the sensory loss from the amputated foot. This adaptation is all the more important since it appears that the compensation strategy for the loss of sensory inputs in unilateral amputees doesn't come from an increased sensibility of the contralateral non-amputated leg. Indeed Kavounoudias et al. (2005)²⁷ have shown an increase of the proprioceptive and cutaneous thresholds in the remaining leg (i.e. decreased sensibility). This may require more postural oscillations to obtain enough sensory information necessary for efficient postural control.

The results also showed that the amputees had a smaller range of voluntary weight shifting than the control subjects. Surprisingly, weight shift was not decreased only towards the amputated side but also towards the non-amputated side and no differences were found between sides. This could be explained by a decreased stability and a fear to shift weight towards the amputated leg and a lower ability of the prosthetic leg to shift weight towards the non-amputated leg. Interestingly, the healthy subjects showed asymmetrical weight shifting. They shifted more weight towards the left leg, as if they were pushing more with the right dominant leg.

Postural posteffect after neck muscle contraction

The postural changes observed in the control subjects confirm that a 30s neck muscle contraction produces oriented posteffects and that they can persist at least 4 minutes after the end of the contraction¹². The majority (9/15) of the subjects with a lower leg amputation also showed alteration of weight bearing after the contraction of neck muscles. This postural deviation was only induced in the frontal plane. That a CP shift appeared in addition to an increase of the CP displacements indicates that the postural alteration was oriented in a specific direction, rather than only an increase of the CP oscillations.

Our preliminary results with four amputees, who experienced among the largest posteffects, suggest that the direction of the posteffects does not change across sessions. Although this will have to be confirmed with a larger group of amputees, this result supports the notion that the postural posteffect is oriented as a function of the contraction site^{12 14 28} and that this orientation is consistent over time^{28 29}.

Persistence after contraction is also a key characteristic of the posteffects^{12 14 28}. Among the 9 amputees who experienced a posteffect, six subjects showed a shift of their centre of pressure at the 4th minute postcontraction in the eyes open condition. This was insufficient to reach significant group effects because 9 subjects showed either no posteffects (N=4) or the effect could be observed only in the first minute (N=5) after contraction. Physical inability can not explain why the posteffects were not as long in amputees as in healthy subjects. Subjects with an amputation were able to shift their weight since all were able to voluntarily add weight on the prosthesis when asked to do so in the weight shifting test. None of them complained of pain due to increased pressure on the stump (an exclusion criterion in our study). Moreover, in another study, the same amputees and healthy subjects showed post-effects induced by vibration for a duration of more than 4 minutes with eyes closed³⁰. It is thus possible that the visual inputs, due to the eyes open condition, decreased the duration of or inhibited posteffects in the amputees who rely more on vision than healthy subjects, as stated above.

The question remains why the posteffect was experienced only by 6 of the subjects with an amputation during the quiet standing with eyes closed. Despite the use of a parachute-like harness, it is possible that amputees were fearful faced with this difficult situation of eyes closed tests. The higher CP velocity in the amputees before the contraction reflects their difficulties to maintain stability³¹. Because the posteffect can be easily counteracted on request²⁸, they may have inhibited the posteffect in order not to be further destabilized in a difficult standing posture. The fact that three of the four subjects with an amputation, who participated in the repeated session, showed posteffect in the eyes closed conditions in the second session but not in the first gives strength to this hypothesis. Once they have experienced that the posteffect is not too threatening for their stability in the first session, they may have let the posteffect appear in the second session. The appearance of the posteffects in the eyes closed condition of the second session does not seem to be due to an increase in the strength of the postural response due to repetition of the tests *per se* since there was no change in the posteffect amplitude of the amputees in the eyes open condition and no change with either the eyes open or closed in the four repeated sessions in the healthy subjects. The amputated subjects may thus need to test the posteffect in easy postural conditions first (e.g. eyes open) in order to experience it during more difficult situations.

The posteffect, induced after the contraction, also affected the voluntary weight shifting of the amputees. The amplitudes in this dynamic equilibrium task were reduced during the four minutes of the test, in eyes open as well as in eyes closed conditions. In contrast to the static equilibrium task of quiet standing, this posteffect was present during

the eyes closed test, and was still observed 4 mn after the contraction during the eyes open test. As in the eyes closed standing test, it is possible that the posteffect changed the postural reference and made the task more threatening than before the contraction. This could explain why the CP displacements were shorter towards both sides after the contraction.

Posteffects were recently reported on functional tasks. After subjects exerted an horizontal rotational effort at the pelvis level during 30 seconds, the direction of locomotion was reoriented in the direction of the preceding trunk contraction during the 20 to 40 following seconds³². Also, stepping in place³³ and walking³⁴ were affected after a prolonged vibration of muscles on the side of the neck in control subjects. However, their orientation was much more variable than the one described after contraction in the Ivanenko et al study. It must be noted that, in these last three studies, the vibration was applied to subjects while standing, as in Kluzik et al. (2005)²⁸ and contrary to our experimental setup.

Sustained proprioceptive afferents may lastingly modify the postural reference

The hypothesis we hold concerning the mechanisms of the posteffect is that a change of the postural reference^{12 14 28} is caused by the sustained 30s proprioceptive message that accompanies the isometric voluntary contraction^{35 36}.

The postural reference, and a control level, are the two parts of the postural system conceived as a two-level organization^{37 38 39} (or "conservative" and "operative" levels respectively, for³⁹). The reference level is a representation of the body configuration, fed with and continuously updated on the basis of different sensory inputs such as proprioceptive, foot sole, visual and vestibular afferents. The control level effectively organizes the body posture depending on the configuration set at the reference level.

The experimental indexes we used in this study are possibly related to these two levels of organization: the reference level could be cued by the RMS position index and the control level by the RMS velocity index⁴⁰. That we found an increased RMS position without increase of the RMS velocity values after the contraction supports the hypothesis of an adaptation of the reference whereas the control of the CP displacements was not affected. In other words, the subjects oscillated around a new mean position with the control level managing the body oscillations in the same way than before the contraction.

The reference frame may play an important role in the posteffect orientation. Even though both the control and the amputated subjects experienced a posteffect in the frontal plane only, it was oriented towards one side or the other depending on the subject. For example, in the eyes open condition, five amputees involuntarily bore more weight on their prosthesis compared to the pre-contraction posture when four others increased their weight bearing on the non-amputated leg. This kind of behavior has already been described in a posteffect study and was attributed to the preference of a different frame of reference. The reference frame was either preferentially gravitary, when subjects did not experience any posteffect, or preferentially proprioceptive, when subjects showed a posteffect that maintained the body configuration previously held by standing for 2.5 mn on a tilted platform²⁸.

However, our results showed behaviors in opposite directions rather than effect or no effect. This could be due to the position (i.e. seated) in which the isometric contraction was exerted. This contraction, if so, changed the standing postural reference without confrontation to the sensory afferents associated with standing position, contrary to the conditioning in Kluzik et al. (2005)²⁸. We speculate that because of this altered reference, the subjects who rely mainly on the proprioceptive frame of reference complied with this reference and leaned to the side of the contraction once they stood up. Contrarily, the

subjects who rely on a gravity-based reference frame would react against this altered reference, which would lead to asymmetrical inputs that do not fit with the gravity-based reference frame. Thus they leaned to the opposite of the modified postural reference to counter-balance it. Finally, the progressive decrease of the posteffect is due to confrontation to usual sensory information during standing, and progressive re-update of the reference to the actual standing conditions^{12 28}.

Conclusion

The posteffect, induced by a 30s voluntary isometric contraction of neck muscles, can involuntarily modify the standing posture of subjects with a lower leg amputation. In a single session, it led to an involuntary increase of weight bearing on the prosthetic side in half the subjects who experienced the posteffect, while the others showed an opposite behavior possibly because they were using a different frame of reference. More studies are needed to understand the determinants of these behaviors and the consequences of a regular training program involving the use of the contraction-induced posteffect in a full physical therapy treatment on postural symmetry of the amputees. A better understanding of the impact of the posteffect, particularly during dynamic equilibrium and functional activities, is also necessary to bring the maximum benefit to individuals with a lower leg amputation.

Acknowledgements

We are grateful to Christian Murie, for his clinical advice, Michel Goyette for his computer programming skills, Daniel Marineau for his technical assistance, from the Institut de Réadaptation de Montréal. This study was supported by Consulat Général de France au Québec/Ministère des Relations Internationales du Québec and CNRS (France) grants.

Reference List

1. Arsenault AB, Valiquette C. Etude de la statique posturale des amputés du membre inférieur: corrélations théoriques et pratiques de la mise en charge. *Physiother Can.* 1981; 33: 17-23.
2. Summers GD, Morrison JD, Cochrane GM. Foot loading characteristics of amputees and normal subjects. *Prosthet Orthot Int.* 1987; 11: 33-39.
3. Gauthier-Gagnon C, St-Pierre D, Drouin G, Riley E. Augmented feedback in the early training of standing balance of below-knee amputees. *Physiother Can.* 1986; 38: 137-142.
4. Nadollek H, Brauer S, Isles R. Outcomes after trans-tibial amputation: the relationship between quiet stance ability, strength of hip abductor muscles and gait. *Physiother Res Int.* 2002; 7: 203-214.
5. Fernie G.R., Holliday PJ. Postural sway in amputees and normal subjects. *J Bone Joint Surg.* 1978; 60-A: 895-898.
6. Geurts AC, Mulder TW, Nienhuis B, Rijken RA. Postural reorganization following lower limb amputation. Possible motor and sensory determinants of recovery. *Scand J Rehabil Med.* 1992; 24: 83-90.

7. Isakov E, Mizrahi J, Ring H, Susak Z, Hakim N. Standing sway and weight-bearing distribution in people with below-knee amputations. *Arch Phys Med Rehabil.* 1992; 73: 174-8.
8. Hermodsson Y, Ekdahl C, Persson BM, Roxendal G. Standing balance in trans-tibial amputees following vascular disease or trauma: a comparative study with healthy subjects. *Prosthet Orthot Int.* 1994;18:150-158.
9. Vittas D, Larsen TK, Jansen EC. Body sway in below-knee amputees. *Prosthet Orthot Int.* 1986; 10: 139-141.
10. Jones ME, Bashford GM, Bliokas VV. Weight-bearing, pain and walking velocity during primary transtibial amputee rehabilitation. *Clin Rehabil.* 2001; 15: 172-6.
11. Hagberg K, Branemark R. Consequences of non-vascular trans-femoral amputation: a survey of quality of life, prosthetic use and problems. *Prosthet Orthot Int.* 2001; 25: 186-94.
12. Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions. *Exp Brain Res.* 2004; 158: 58-66.
13. Gilhodes JC, Gurfinkel VS, Roll JP. Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neurosci Lett.* 1992; 135: 247-251.
14. Wierzbicka MM, Gilhodes J-C, Roll J-P. Vibration-induced postural posteffects. *J Neurophysiol.* 1998; 79: 143-150.
15. Berg KO, Wood-Dauphinee SL, Williams JI, Maki B. Measuring balance in the elderly: validation of an instrument. *Can J Public Health.* 1992; 83: S7-S11.
16. Berg KO, Wood-Dauphinee SL, Williams JI. The Balance Scale: reliability assessment with elderly residents and patients with an acute stroke. *Scand J Rehabil Med.* 1995; 27: 27-36.
17. Grise MC, Gauthier-Gagnon C, Martineau GG. Prosthetic profile of people with lower extremity amputation: conception and design of follow-up questionnaire. *Arch Phys Med Rehabil.* 1993; 74: 862-870.
18. Tarantola J, Nardone A, Tacchini E, Schieppati M. Human stance stability improves with the repetition of the task: effect of foot position and visual condition. *Neurosci Lett.* 1997; 228 (2): 75-78.
19. Geurts AC, Mulder TW. Reorganisation of postural control following lower limb amputation: Theoretical considerations and implications for rehabilitation. *Physiother Theory Pract.* 1992; 8: 145-57.
20. André-Dehays C, Revel M. Rôle sensoriel de la plante du pied dans la perception du mouvement et le contrôle postural. *Med Chir Pied.* 1988 4: 217-23.
21. Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness. *Neuroreport* 2002;13(15):1957-61.
22. Kavounoudias A, Roll R, Roll J-P. Specific whole-body shifts induced by frequency-modulated vibrations of human plantar soles. *Neurosci Lett.* 1999; 266 (3): 181-4.
23. Fernie GR, Gryfe CI, Holliday PJ, Llewellyn A. The relationship of postural sway in standing to the incidence of falls in geriatric subjects. *Age Ageing.* 1982; 11: 11-16.
24. Shumway-Cook A, Woollacott M, Kerns KA, Baldwin M. The effects of two types of cognitive tasks on postural stability in older adults with and without a history of falls. *J Gerontol.* 1997; 52: M232-240.
25. Gatev P, Thomas S, Kepple T, Hallett M. Feedforward ankle strategy of balance during quiet stance in adults. *J Physiol.* 1999; 514: 915-928.
26. Loram ID, Maganaris CN, Lakie M. Human postural sway results from frequent, ballistic bias impulses by soleus and gastrocnemius. *J Physiol* 2005; 564 (1): 295-311.

27. Kavounoudias A, Tremblay C, Gravel D, et al. Bilateral changes in somatosensory sensibility after unilateral below-knee amputation. *Arch Phys Med Rehabil* 2005; 86 (4): 633-40.
28. Kluzik J, Horak FB, Peterka RJ. Differences in preferred reference frames for postural orientation shown by after-effects of stance on an inclined surface. *Exp Brain Res*. 2005; 162 (4): 474-489.
29. Sapirstein MR, Herman RC, Wallace GB. A study of aftercontraction. *American J Physiol*. 1937; 119: 549-556.
30. Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, et al. Change in standing posture of lower limb amputees after muscle vibration: a potential tool for rehabilitation. *Gait Posture* .2005; 21 (Suppl. 1): S129.
31. Maki BE, Holliday PJ, Topper AK. A prospective study of postural balance and risk of falling in an ambulatory and independent elderly population. *J Gerontol* 1994; 49 (2): M72-M84.
32. Ivanenko YP, Wright WG, Gurfinkel VS, et al. Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements. *Exp Brain Res*. 2005; 169 (2): 255-60.
33. Bove M, Courtine G, Schieppati M. Neck muscle vibration and spatial orientation during stepping in place in humans. *J Neurophysiol*. 2002; 88: 2232-2241.
34. Bove M, Diverio M, Pozzo T, Schieppati M. Neck muscle vibration disrupts steering of locomotion. *J Appl Physiol*. 2001; 91: 581-588.
35. Vedel J-P, Roll J-P. Muscle spindle contribution to the coding of motor activities in Man. *Exp Brain Res*. 1983; Suppl. 7: 253-265.
36. Edin BB, Vallbo AB. Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J Neurophysiol*. 1990; 63 (6): 1307-13.
37. Massion J. Postural control systems in developmental perspective. *Neurosci Biobehav Rev*. 1998; 22: 465-472.
38. Horak FB, Macpherson JM. Postural orientation and equilibrium. Rowell L, Shepherd J. *Handbook of Physiology. Section 12. Exercise : Regulation and Integration of Multiple Systems*. New York: Oxford University Press; 1996: 255-292.
39. Gurfinkel VS, Ivanenko YuP, Levik YuS, Babakova IA. Kinesthetic reference for human orthograde posture. *Neuroscience*. 1995; 68: 229-243.
40. Prieto TE, Myklebust JB, Hoffmann RG, et al. Measures of postural steadiness: differences between healthy young and elderly adults. *IEEE Trans Biomed Eng*. 1996; 43: 956-966.

Vibration-induced posteffects: a means to improve postural asymmetry in lower leg amputees ?

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll JP, Forget R.

Abstract

Muscles vibration has been shown to induce long-lasting and oriented alteration of standing posture in healthy subjects. The postural alterations can last several minutes after the end of vibration and are called post-effects. The goal of this study was to test if persons with lower leg amputation that show persistent postural asymmetry after rehabilitation could experience these postural posteffects and if this could improve their weight bearing on the prosthesis.

Centre of pressure (CP) position was recorded before and up to 14 minutes after a 30s vibration applied to lateral neck (trapezius) or hip (gluteus medius) muscles in 14 subjects with unilateral lower leg amputation and 18 control subjects. Postural asymmetry of the amputees was confirmed before the vibration intervention. A CP displacement, without an increase in CP velocity, was observed in both groups of subjects over the 14 minutes after vibration. The CP shifts were directed in the frontal plane and were oriented towards the vibrated side or the opposite side for both the neck or hip vibration sites. This led to a decrease of the postural asymmetry in half the amputated subjects.

It is suggested that the posteffects are produced by a change of the postural reference due to the prolonged proprioceptive message induced by muscle vibration. The different orientation of the posteffects is discussed in relation with the notion of reference frame preference. All in all, because posteffects are adaptable, most of the persons with lower leg amputation could experience and benefit from postural posteffects. .

Keywords: Posteffect, vibration, amputees, postural reference, proprioception.

Introduction

Frequent clinical observations of postural asymmetry have directed the rehabilitation process of persons with unilateral lower limb amputation with the emphasis of improving symmetrical weight bearing on both the remaining limb and the prosthesis. This asymmetry was confirmed by studies that demonstrated a shift of the centre of pressure towards the non-amputated leg thus indicating preferred standing on the non-amputated leg^{1 2 3 4}.

To achieve maximum prosthetic weight bearing is of particular importance for amputees because it is a good indicator of walking velocity and thus of potential functional abilities after rehabilitation⁵. Furthermore, it was suggested that the additional stress imposed by the augmented weight bearing on the non-amputated leg could be at the origin of troubles often reported in this population such as pain in the back and in the non-amputated leg⁶ and increased circulatory problems in patients with vascular disease³. The consequences of this asymmetry thus threaten amputees' functional abilities and long term quality of life⁶. Unfortunately, its correction has been shown to be difficult to achieve through either usual rehabilitation^{7 8}, or training using augmented sensory feedback of limb load pressure³.

Recently, simple procedures, such as muscle vibration or isometric contraction, have been used in healthy subjects to induce involuntary changes of their standing posture. Wierzbicka et al. (1998)⁹ reported a long-lasting forward body leaning during standing after 30 seconds of posterior neck muscle vibration (splenii group) applied in sitting position. This "post-effect" was lasting a mean of eight to ten minutes and up to three hours for one subject, after the vibration ended. Sustained isometric voluntary muscle contractions are also able to induce segmental^{10 11 12} or whole-body postural posteffects¹³. These involuntary, oriented and long-lasting postural posteffect could be the motor consequence of a change in the postural reference^{9 13 14} induced by the 30s proprioceptive message accompanying the vibration^{15 16 17}, as well as the isometric voluntary contraction^{18 19}.

To determine if the amputees can experience posteffects in the frontal plane and if it could help them to correct their asymmetrical weight bearing, the effects of a 30s-vibration of trapezius neck muscle or medial gluteus muscle were assessed in control and amputated subjects by means of posturographic recordings.

Methods

Fourteen persons (43±10 years old) with a lower limb amputation (Table 1) were selected according to the following inclusion criteria: less than 60 years old, unilateral traumatic amputation, more than six months of prosthetic training and painless weight bearing on the prosthesis. Subjects were excluded if the amputation was of vascular origin and if their Berg Balance Scale score was less than 50/56. The amputation levels were trans-tibial (n=9), through-knee (n=1) and trans-femoral (n=4). Six subjects were amputated on the right leg, eight on the left leg. The average time since the amputation was five years and three months (from eight months to 21 years) at the time of the study. Eighteen healthy subjects of the same age (37±10 years old, p=0.11) participated as controls. The study was approved by the institutional ethics committee and informed consent to the experimental procedure was obtained for all participants.

All of the amputees scored high at Berg Balance Scale²⁰ with a mean of 55.0±1 (mean ± standard deviation) on a maximum of 56 points. Subjects experienced most of the difficulties in tandem standing (6 patients did not reach the maximal score) and forward reaching (5 patients). The control group obtained a mean of 55.9 at this test. Amputated

subjects were also asked to fill in the Prosthetic Profile of Amputees²¹ for information on their level of activity and use of their prosthesis: all amputees could put their prosthesis without aid, walk on all grounds (2 needed supervision), wear their prosthesis more than 8 hours a day (median: 14 hours; range: 8 to 16 hours) and all but the more recent femoral amputee were involved in physical activities (i.e. walking, golf, skating, hiking...) more than 4 hours per week.

Table 1: Clinical characteristics of the amputees

N°	Age	Time since amputation (months)	Amputation level	Side of amputation	Cause of amputation	Berg Balance Scale score (/56)
1	42	144	TT	R	Traumatic	55
2	58	53	TF	R	Traumatic	54
3	42	18	TT	R	Traumatic	55
4	26	38	TT	L	Traumatic	56
5	36	87	TT	R	Traumatic	55
6	43	72	TT	L	Traumatic	56
7	58	24	TF	L	Traumatic	52
8	33	18	TT	R	Traumatic	56
9	56	8	TT	L	Cancer	56
10	44	252	TF	L	Traumatic	55
11	45	68	TF	L	Traumatic	55
12	53	29	TT	R	Traumatic	55
13	35	10	TT	L	Traumatic	55
14	36	54	TK	L	Traumatic	55

Notes: TT=trans-tibial; TF=trans-femoral; TK=through-knee;R=right; L=left, Berg Balance Scale max score=56

Mechanical vibrations were applied on trapezius neck muscle or on gluteus medius muscle by means of an inertial vibrator at an 80 Hz frequency while subjects were in a sitting position. Amplitude of the vibration was less than 1mm. The precise location of the vibrator was determined depending on the patient report of movement illusion^{16 22}. The Equitest (Neurocom®) was used as a force platform to record centre of pressure (CP) displacements during the posturographic trials. Subjects were asked to "stand quietly, and as relaxed as possible", on the platform in order to allow themselves to oscillate as naturally and freely as possible. Their heels were wedged against the inner corners of a T-shaped block, placed at the back of the platform, to maintain a distance of 3 cm between the feet. Subjects had their eyes closed beneath a blindfold for two pre-vibration and seven post-vibration recording trials. A trial consisted in the recording of the CP displacements (100Hz sampling rate) in the frontal and antero-posterior planes during a one-minute period. The subjects had one minute of seated rest between each trial so that the last post-vibration recording trial started 13 minutes after the end of the muscle vibration. Both muscles were stimulated on the same day in this protocol, and the order of the sessions (i.e. trapezius or gluteus muscle vibration) was counter-balanced among subjects. A five-minute rest period separated these two sessions.

The following indexes were calculated from the CP coordinates over the minute of recording of the quiet standing trials: mean CP position, CP velocity (Root Mean Square (RMS) of the CP velocity) and CP shift (defined as the absolute value of the difference between mean CP position in each trial and the mean CP position of the two pre-vibration trials). To analyse the post-effects, the data were normalised for each subject by subtracting the mean CP position obtained before vibration to each sampled CP position before and

after vibration. It allows to show the effect of the vibration treatment independently of the mean CP position before treatment, that is variable in control and amputated subjects.

Mann-Whitney U tests were used to compare the three CP indexes between groups in corresponding trials both before and after vibration. Within each group, Friedman ANOVA, completed with Wilcoxon signed rank tests, were used to compare the CP indexes between trials, particularly before and after the vibration for the same muscle vibration condition, and between muscle vibration conditions for the same trials.

Results

As expected, before vibration, amputees showed a postural asymmetry with a mean CP position at 1.25 cm away from the centre of the platform, towards the non-amputated leg (Fig. 1). It differed from the control group whose CP position was 0.1 cm towards the right leg (Mann-Whitney U test, $Z_U=2.04$, $p<0.05$). Moreover, the centre of pressure of the amputees was oscillating faster, at $1.5\pm 0.2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (mean \pm SEM), than the control subjects' one at $1.0\pm 0.1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (RMS velocity: $Z_U=2.47$, $p<0.05$).

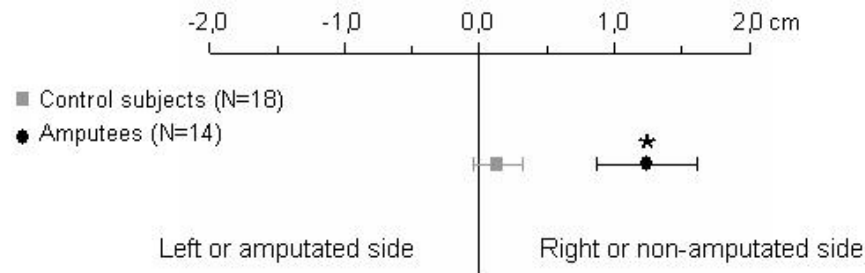


Figure 1: Mean CP position (\pm SEM) during two control posturographic recordings, before vibration treatment, for the control subject group (grey square) and the amputee group (black circle,). A clear postural asymmetry is shown in amputees with more weight on the non-amputated leg. * $p<0.05$.

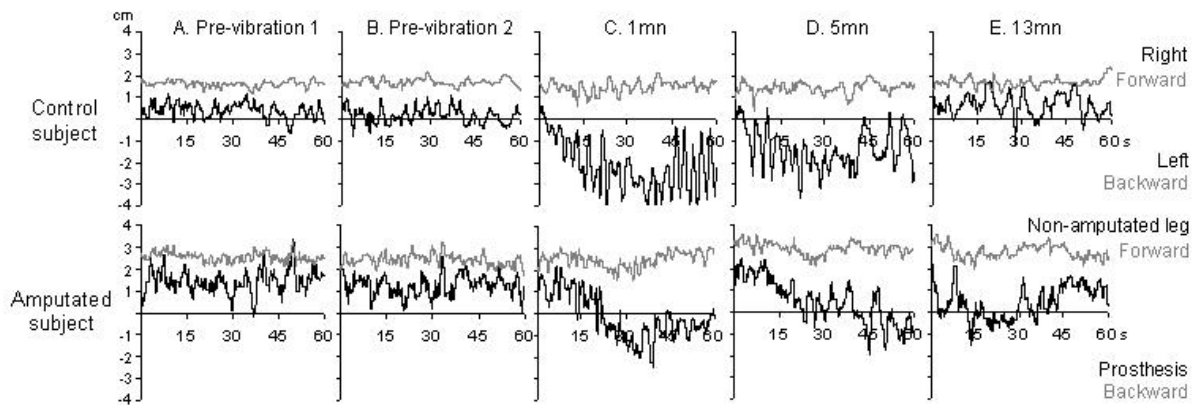


Figure 2: Examples of frontal (black) and sagittal (grey) CP displacement during 1mn of postural recordings before (A,B), in the first (C), fifth (D) and thirteenth minute (E) after the vibration in one healthy subject (upper row) and one amputee (lower row). The vibration induced a CP shift mainly in the frontal plane, towards the side of the vibration, that is on the prosthetic side for the amputated subject and on the left side for the healthy subject.

After the vibration treatment, both groups experienced long-lasting involuntary postural changes as expressed by marked CP displacements over the 14 minutes of the tests (Fig. 2 for examples). Whole body leanings appeared that translated in CP deviations away

from the previbration mean position. These deviations were induced only in the frontal plane, without significant effect on the antero-posterior plane. In both groups, the direction of these CP shifts was towards the side of the previously vibrated muscle for half of the subjects, and towards the opposite side for the other half, so that the mean CP position did not change after vibration for group values when direction was considered.

In the amputee group, trapezius muscle vibration produced significant changes in the CP shift (Friedman ANOVA, $X^2_{(14,7)}=16.9$, $p<0.05$) (Fig. 3, black histograms on the right). The increase was stable and maintained for the 14 minutes after vibration as it did not significantly vary in the 7 trials post-vibration ($X^2_{(14,6)}=6.9$, $p=0.32$). The mean CP shift value (0.6 ± 0.05 cm) was higher than before vibration (0.2 ± 0.1 cm) (Wilcoxon test: $Z_w=2.98$, $p<0.005$). With gluteus medius vibration, a similar but weaker phenomena was observed in the CP shift (Figure 4, black histograms on the right) since the CP changes did not reach significance when comparing all trials together ($X^2_{(14,7)}=13.2$, $p=0.07$). Nevertheless, the CP shift mean value (0.5 ± 0.1 cm) was higher after vibration compared to before vibration (0.2 ± 0.1 cm) ($Z_w=3.11$, $p<0.005$). It was constant in the 7 trials after vibration ($X^2_{(14,6)}=5.36$, $p=0.50$) and was still observed 13mn after vibration ($Z_w=2.17$, $p<0.05$). No difference in the CP shift amplitudes was observed in the amputated subjects when comparing the vibrations of the trapezius and gluteus muscles ($Z_w=0.85$, $p=0.40$).

In the control group, vibration of either muscle also increased the CP shift (Figs. 3 & 4, black histograms on the left). The vibration of gluteus medius induced CP variations where the mean amplitude of the CP shift after vibration (0.5 ± 0.1 cm) was larger ($X^2_{(18,7)}=24.9$, $p<0.001$) than before vibration (0.2 ± 0.04 cm) (Fig. 4, black histograms on the left). Although variable between the 7 trials after vibration ($X^2_{(18,6)}=14.14$, $p<0.05$) because the effect was decreasing with time, the CP shift amplitudes of each trial after vibration were nevertheless larger during the 14 minutes post-vibration than the amplitude before vibration (Wilcoxon tests, $p<0.05$). This was particularly evident in the first 5 minutes after vibration. With the trapezius vibration (Fig. 3, black histograms on the left), the CP displacements showed a strong tendency to change across all trials, when considering pre and post-vibration trials ($X^2_{(18,7)}=13.4$, $p=0.06$). The CP shift was relatively stable in the 7 trials after vibration ($X^2_{(18,6)}=5.31$, $p=0.50$), where its mean value (0.4 ± 0.05 cm) was higher than before vibration (0.2 ± 0.04 cm) ($Z_w=2.6$, $p<0.01$). The effect on the CP shift was not different after either trapezius or gluteus medius vibration in this group ($Z_w=1.41$, $p=0.16$).

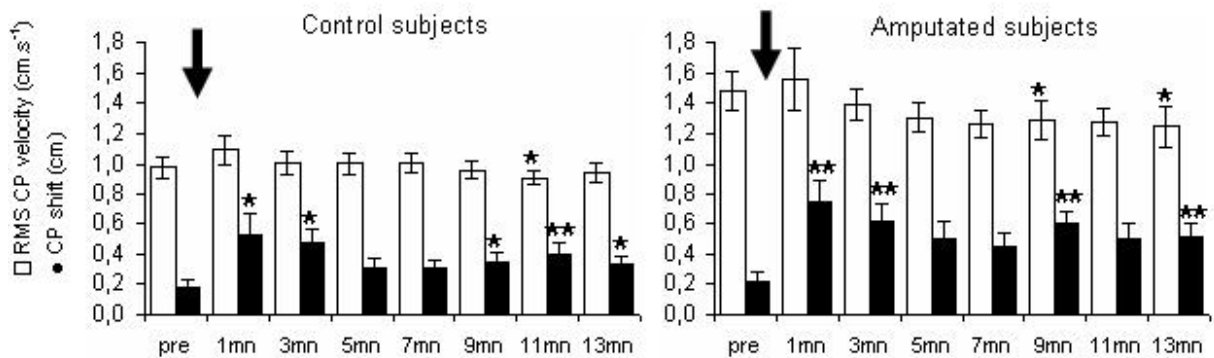


Figure 3: CP shift (black histograms) and CP velocity (white histograms) before and in the 7 trials after the vibration treatment (arrow) of the trapezius muscle group in control subjects (on the left) and in amputees (on the right). Values are expressed as mean \pm SEM. CP position is shifted during the 13mn after vibration without increase in CP velocity. * $p<0.05$, ** $p<0.01$ show differences between pre and post vibration trials.

No significant increase of the velocity of the CP oscillations was found after the vibration in either group (Figure 3 & 4, white histograms). However, across trials changes in CP velocities appeared in control subjects (trapezius : $X^2_{(18,7)}=14.6$, $p<0.05$; gluteus medius: $X^2_{(18,7)}=12.2$, $p=0.09$) and in amputees (trapezius : $X^2_{(14,7)}=22.2$, $p<0.005$; gluteus medius: $X^2_{(18,7)}=15.5$, $p<0.05$). More precisely, a small but significant decrease in CP velocity was observed mostly in the late post-vibration trials from 9 minutes after the vibration of the muscles. This was the case for the trapezius at 11 mn ($Z_w=2.46$, $p<0.05$) and the medius gluteus at 9 mn ($Z_w=2.1$, $p<0.05$) and 13 mn ($Z_w=2.0$, $p<0.05$) after vibration when compared to the pre-vibration values in the control group. A similar decrease was observed at 9 mn ($Z_w=2.1$, $p<0.05$) and 13 mn ($Z_w=2.0$, $p<0.05$) after vibration of the trapezius in the amputated subjects (Figure 3, white histograms on the right). In this latter group, the CP velocity started to decrease at the third minute after the vibration of the medius gluteus ($Z_w=2.1$, $p<0.05$) and this decrease was also significant at 7 mn ($Z_w=2.5$, $p<0.05$), 9 mn ($Z_w=2.1$, $p<0.05$) and 13 mn ($Z_w=2.0$, $p<0.05$) after vibration.

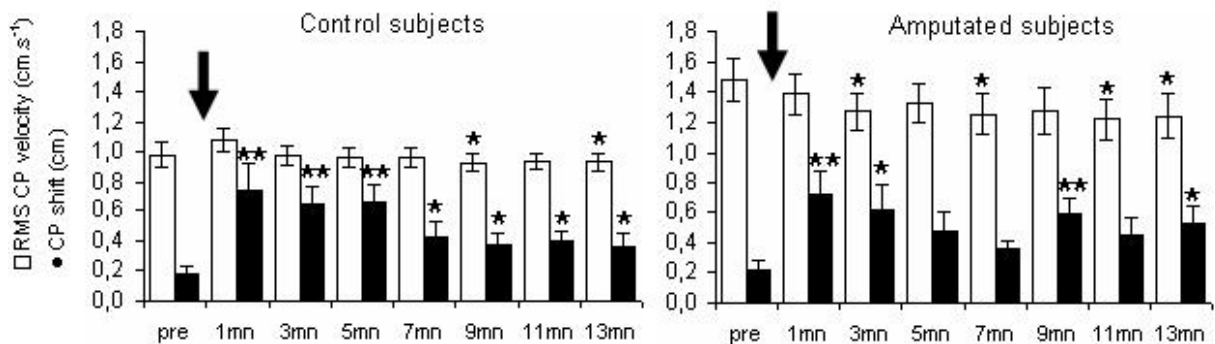


Figure 4: CP shift (black dots) and CP velocity (histograms) before and in the 7 trials after the vibration treatment (arrow) of the medius gluteus muscle group in control subjects (on the left) and in amputees (on the right). Values are expressed as mean \pm SEM. CP position is shifted during the 13mn after but without increase in CP velocity. * $p<0.05$, ** $p<0.01$ show differences between pre and post vibration trials.

Before vibration, the CP displacement (CP shift) was of the same amplitude in both groups of subjects ($Z_U=0.46$, $p=0.65$) despite a different mean position. Across the groups of subjects, CP shift values were larger in amputees (0.6 ± 0.05 cm) than in control subjects (0.5 ± 0.1 cm) after trapezius vibration ($Z_U=2.58$, $p<0.01$) while no difference appeared between both groups after gluteus medius vibration (0.5 ± 0.1 cm in each group) ($Z_U=0.41$, $p=0.68$). For the CP velocity, the values remained higher in amputees than in control subjects after the vibration of the trapezius ($Z_U=2.51$, $p<0.05$) and a similar tendency was observed after gluteus medius vibration ($Z_U=1.86$, $p=0.06$).

Discussion

Postural asymmetry after amputation

In this study, the postural asymmetry of patients with a lower leg amputation was confirmed before any vibration treatment was applied^{1 2 3 4}. They were standing more on their non-amputated leg than on their prosthesis. Moreover their CP oscillations were faster than those of the healthy subjects. These postural alterations are more pronounced in eyes closed compared to eyes open conditions^{4 8 23 24} and are generally thought to be due to the loss of sensory inputs from the amputated leg^{7 8 25}. Indeed, temporary deafferentation with an air cuff above the knee induced similar posture alterations in healthy subjects²⁶. In spite of their maintained ability to voluntarily contract the muscles of their deafferented leg, the subjects in this latter study showed higher mediolateral CP velocity and a tendency to increase the body weight bearing towards the untreated leg 13-14mn after deafferentation. This result gives strength to the hypothesis of a major role of the sensory loss in postural changes of the amputees.

Oriented alteration of standing posture as posteffect of muscle vibration

After the 30s vibration of neck or hip muscles in a sitting position, patients and control subjects showed a long-lasting alteration of the standing posture in the frontal plane once they stood up. This was evidenced by the lateral shift of the centre of pressure during the 7 post-vibration trials compared to the mean position before the vibration treatment. The direction of the shift in the same plane as the vibrated muscles is consistent with the observations of Wierzbicka et al. (1998)⁹ of postural posteffect in the antero-posterior plane after vibration of neck extensors or flexors muscle groups in able-bodied subjects. However, two aspects differed particularly between these two studies. First, the induced postural deviations were not oscillatory-like in our study. This could be due to a less intense posteffect experienced by the subjects. Wierzbicka et al. (1998)⁹ described these slow oscillations as an oriented fall counteracted, once close to the postural stability limit, by a voluntary correction to the control posture. With a less intense posteffect, the subjects in our study may not have reached their postural stability limit, but simply a different position that did not threaten their equilibrium. Second, the orientation of the posteffect was not as homogeneous as in Wierzbicka et al.'s study⁹, in which 80-100% of the subjects (depending on the application site) deviated towards the side opposite to the vibrated muscles. In our study, the postural deviations experienced in the frontal plane by both our control and amputated subjects were oriented towards the side of the vibration for half the group or towards the opposite side for the other half. This means that half of the amputees benefited from the vibration in involuntarily increasing their weight bearing on the prosthesis, whereas the other half did not. However, it appears that the orientation of the posteffect is invariable for the same subject tested on different days^{10 14 27}. The strategy of the individual that produces the response direction being constant, the stimulation side might thus likely be chosen for the posteffect orientation to increase weight bearing on the prosthetic side.

On the origin and mechanisms of the posteffect

Two important questions are: what is the origin of the postural posteffect and what are their underlying mechanisms? Previous studies have suggested that the vibration induced Ia muscle afferent discharge is at the origin of the post-effect¹¹ and that this sustained proprioceptive input during vibration durably alters the postural reference^{9 13 14}. This hypothesis is compatible with the conception of the postural system as a hierarchic two-level organisation^{28 29}: a reference or "conservative" level, that represents the body configuration on the basis of sensory information (i.e. vision, vestibular system, plantar tact and proprioception); and a control or "operative level" that regulates the equilibrium on the basis of the reference level. The sustained proprioceptive message induced with the 30s-vibration treatment^{15 16 17} may change the reference level on which the postural control is based and thus induce body leanings oriented according to the site of the stimulation. The progressive return to the previous posture after the vibration may come from the confrontation to the usual sensory landscape during standing, thus re-setting the postural reference to the usual standing conditions^{9 13 14}.

Our results are in line with this assumption and the vibration effects on the CP shift without changing CP velocity could further indicate that the postural reference is changed by manipulating the reference level rather than the control level. Indeed, the CP indexes we used in this study are possibly related to these two levels of organization. It was previously suggested that the reference level could be cued by the RMS position index and the control level by the RMS velocity index³⁰. Because the CP velocity may reflect the amount of regulatory activity necessary to maintain the postural stability characterized by body oscillations, the absence of increase of CP velocity after the vibration would indicate that the control level was not affected after the vibration. In other words, the subjects were not destabilized but simply oscillated around a new reference position as shown by the shift of mean CP position after the vibration. Finally, because a decrease of CP velocity was observed after the vibration instead of an increase and because it started late after the end of the vibration, it is unlikely to be an effect of the vibration. It would rather be due to an habituation to the eyes closed experimental conditions³¹.

The alteration of the postural reference may have been dealt with differently in individuals showing different posteffect orientation. In both the amputee and control groups, subjects showed posteffect oriented either towards the same or towards the opposite side of the vibrated muscle. If the reference level is the key to the postural changes as we assumed above, then a different response could have been triggered because of a different reference frame preference, as supported by a previous study using another paradigm. Kluzik et al. (2005)¹⁴ reported a dual behaviour in posteffects elicited after standing on toe-up inclined support during 2.5mn. Some subjects leaned forward during up to 4mn once back on a flat floor whereas the others did not. The authors attributed these results to a preference for a proprioceptive or a gravity reference frame: the "leaners" were more relying on their proprioceptive information concerning their body-to-support orientation, whereas the "non-leaners" used more the gravity information to organize their posture. In our results, we speculate that the reference was modified by the proprioceptive inputs in all the subjects because the vibration was applied on subjects while seated. Once they stood up, half of them may have complied with this new reference by leaning to the side of the vibration, because they prefer the proprioceptive frame of reference. The other subjects, who showed opposite behaviour, may have preferred the gravity reference frame, based on

vestibular inputs, and may have fought the inclination towards the side of the vibration that would lead to a posture out of the gravity line. The opposite leaning permitted them to balance the postural reference and comply with a reference frame based on gravity.

In conclusion, the 30s-vibration of neck and hip lateral muscles can thus change the standing posture of amputees and shift their weight bearing. In addition to the possibility to adapt the side of the vibration, the ability to shift the posteffect orientation by a directed attention³² is likely to help most of the amputees to increase their weight bearing on the prosthesis. The question remains about the use of the vibration-induced posteffects in a complete rehabilitation training for the correction of their postural asymmetry on a long term.

Acknowledgements

We are grateful to Christian Murie, for his clinical advice, Michel Goyette for his computer programming skills, Daniel Marineau for his technical assistance, from the Institut de Réadaptation de Montréal. C. Duclos was supported by Consulat Général de France au Québec/Ministère des Relations Internationales du Québec grant.

Reference List

1. Arsenault AB, Valiquette C. Etude de la statique posturale des amputés du membre inférieur: corrélations théoriques et pratiques de la mise en charge. *Physiother Can* 1981; 33: 17-23.
2. Summers GD, Morrison JD, Cochrane GM. Foot loading characteristics of amputees and normal subjects. *Prosthet Orthot Int* 1987; 11: 33-39
3. Gauthier-Gagnon C, St-Pierre D, Drouin G, Riley E. Augmented feedback in the early training of standing balance of below-knee amputees. *Physiother Can* 1986; 38: 137-142
4. Nadollek H, Brauer S, Isles R. Outcomes after trans-tibial amputation: the relationship between quiet stance ability, strength of hip abductor muscles and gait. *Physiother Res Int* 2002; 7: 203-214
5. Jones ME, Bashford GM, Bliokas VV. Weight-bearing, pain and walking velocity during primary transtibial amputee rehabilitation. *Clin Rehabil* 2001; 15: 172-6
6. Hagberg K, Branemark R. Consequences of non-vascular trans-femoral amputation: a survey of quality of life, prosthetic use and problems. *Prosthet Orthot Int* 2001; 25: 186-94
7. Geurts AC, Mulder TW, Nienhuis B, Rijken RA. Postural reorganization following lower limb amputation. Possible motor and sensory determinants of recovery. *Scand J Rehabil Med* 1992; 24: 83-90
8. Isakov E, Mizrahi J, Ring H, Susak Z, Hakim N. Standing sway and weight-bearing distribution in people with below-knee amputations. *Arch Phys Med Rehabil* 1992; 73: 174-8
9. Wierzbicka MM, Gilhodes J-C, Roll J-P. Vibration-induced postural posteffects. *J Neurophysiol* 1998; 79: 143-150

10. Sapirstein MR, Herman RC, Wallace GB. A study of aftercontraction. *Am J Physiol* 1937; 119: 549-556
11. Gilhodes JC, Gurfinkel VS, Roll JP. Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neurosci Lett* 1992; 135: 247-251
12. Ghafouri M, Thullier F, Gurfinkel VS, Lestienne FG. Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. *Neurosci Lett* 1998; 250: 61-65
13. Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions. *Exp Brain Res* 2004; 158: 58-66
14. Kluzik J, Horak FB, Peterka RJ. Differences in preferred reference frames for postural orientation shown by after-effects of stance on an inclined surface. *Exp Brain Res* 2005; 162: 474-489
15. Burke D, Hagbarth KE, Lofstedt L, Wallin BG. The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J Physiol* 1976; 261: 673-693
16. Roll J-P, Vedel J-P. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res* 1982; 47: 177-190
17. Roll J-P, Vedel J-P, Ribot E. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 1989; 76: 213-222
18. Vedel J-P, Roll J-P. Muscle spindle contribution to the coding of motor activities in Man. *Exp Brain Res* 1983; Suppl. 7: 253-265
19. Edin BB, Vallbo AB. Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J Neurophysiol* 1990; 63: 1307-1313
20. Berg KO, Wood-Dauphinee SL, Williams JI, Maki B. Measuring balance in the elderly: validation of an instrument. *Can J Public Health* 1992; 83: S7-S11
21. Grise MC, Gauthier-Gagnon C, Martineau GG. Prosthetic profile of people with lower extremity amputation: conception and design of follow-up questionnaire. *Arch Phys Med Rehabil* 1993; 74: 862-870
22. Eklund G. General features of vibration-induced effects on balance. *Ups J Med Sci* 1972; 77: 112-124
23. Fernie GR, Holliday PJ. Postural sway in amputees and normal subjects. *J Bone Joint Surg* 1978; 60-A: 895-898
24. Hermodsson Y, Ekdahl C, Persson BM, Roxendal G. Standing balance in trans-tibial amputees following vascular disease or trauma: a comparative study with healthy subjects. *Prosthet Orthot Int* 1994; 18: 150-158
25. Geurts AC, Mulder TW. Reorganisation of postural control following lower limb amputation: Theoretical considerations and implications for rehabilitation. *Physiother Theory Pract* 1992; 8: 145-157
26. Imai S, Hase K, Imanaka K, Suzuki E, Tanaka N, Liu M. Motor strategies responsible for maintaining standing posture after deafferentation of the unilateral leg. *Arch Phys Med Rehabil* 2005; 86(10): 2027-2033
27. Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P, Forget R. Static and dynamic postural changes after sustained neck muscle contraction in persons with a lower leg amputation. Submitted article.
28. Horak FB, Macpherson JM. Postural orientation and equilibrium. In Rowell L, Shepherd J., eds. *Handbook of physiology. Section 12. Exercise: regulation and integration of multiple systems.* New York: Oxford University Press, 1996; 255-292
29. Massion J. Postural control systems in developmental perspective. *Neurosci Biobehav Rev* 1998; 22: 465-472

30. Prieto TE, Myklebust JB, Hoffmann RG, Lovett EG, Myklebust BM. Measures of postural steadiness: differences between healthy young and elderly adults. *IEEE Trans Biomed Eng* 1996; 43: 956-966
31. Tarantola J, Nardone A, Tacchini E, Schieppati M. Human stance stability improves with the repetition of the task: effect of foot position and visual condition. *Neurosci Lett* 1997; 228: 75-78
32. Craske B, Crake JD. Oscillator mechanisms in the human motor system: investigating their properties using the aftercontraction effect. *J Mot Behav* 1986; 18(2): 117-145

Discussion générale et Conclusions

Les résultats des quatre études rapportées dans ce travail de thèse montrent qu'une manœuvre prolongée, comme la contraction isométrique volontaire ou la vibration de différents groupes musculaires, pendant trente secondes, modifie l'organisation posturale de sujets sains et de patients présentant des troubles posturaux, tels que ceux liés à l'amputation d'un membre inférieur. Cette modification est **involontaire, durable** et **orientée** en fonction du groupe musculaire concerné par l'intervention.

Ces post-contractions et post-vibrations présentent de larges similitudes du double point de vue de leur expression motrice, qu'elle soit posturale ou segmentaire, et de celui des mécanismes mis en jeu. Elles engagent en particulier un réseau d'aires cérébrales, habituellement impliquées dans la commande volontaire et la représentation sensorimotrice du mouvement à laquelle participe notamment la sensibilité proprioceptive, activée intensément par les deux interventions. L'activité cérébelleuse spécifiquement présente au cours des posteffets, renforce l'idée d'un mécanisme d'adaptation de la référence posturale au changement prolongé des conditions sensorielles, représenté ici par les deux types de manoeuvres. Cet ensemble de résultats apporte de nouveaux arguments qui méritent d'être discutés à la lueur des questions posées, sans revenir en détail sur ceux développés dans les discussions des articles.

1 SUR L'ORIGINE DES POSTEFFETS

On l'a vu, les deux manœuvres inductrices des posteffets que sont la contraction isométrique volontaire et la vibration tendineuse sont très comparables par la nature du message sensoriel qu'elles évoquent et l'activité périphérique et cérébrale qui les accompagne. D'une part, ces deux traitements activent fortement les afférences fusoriales primaires, pendant toute la durée de la stimulation. D'autre part, comme la contraction volontaire, la vibration peut, elle aussi, induire tout au long de son application une réponse motrice tonique du muscle stimulé ou de son antagoniste. Enfin, toutes deux s'accompagnent également de l'activation d'aires cérébrales qui se recouvrent largement, tant au niveau du cortex sensoriel primaire, des aires prémotrice, motrice primaire et motrice supplémentaire, ainsi que des cortex cingulaire antérieur et pariétal postérieur.

1.1 L'expression des posteffets moteurs est contexte-dépendante

Malgré ces larges similitudes, la **durée**, l'**intensité** et l'**orientation** des posteffets diffèrent selon les conditions dans lesquelles les stimulations inductrices sont appliquées. Par exemple, la **position** des sujets au moment de la stimulation peut influencer sur la persistance des posteffets. Celle-ci était de plus d'une dizaine de minutes après une stimulation de seulement 30 secondes des muscles du cou, des hanches ou des chevilles appliquée en **position assise** (Duclos et al 2004, Wierzbicka et al 1998), alors que dans l'étude de Kluzik et al (2005), le posteffets ne durait jamais plus de 4 minutes après que les sujets soient restés **debout** sur un plan incliné pendant plusieurs minutes. Si donc, comme nous le proposons, les posteffets résultent de la modification de la référence posturale par la stimulation proprioceptive prolongée, il semble clair que leur expression dépend étroitement du contexte postural dans lequel cette stimulation intervient. C'est déjà le cas des réactions posturales immédiates à diverses stimulations proprioceptives dont on sait qu'elles peuvent être modulées en fonction de l'état postural du sujet. Elles sont, par exemple, beaucoup moins amples lorsque les sujets se tiennent debout sur un support instable que lorsqu'ils sont sur un support horizontal fixe (Ivanenko et al 1999b, 2000c, Hatzitaki et al 2004). En rendant les informations proprioceptives de la cheville moins "pertinentes" pour le contrôle de la posture érigée, la mobilité du support favoriserait une prise en compte plus importante d'autres informations, notamment vestibulaire et tactile, et n'affecterait que faiblement la référence posturale pour laquelle les informations proprioceptives sont largement majoritaires.

Une simple modification du **contexte sensoriel** peut aussi modifier l'**intensité** du posteffets. Par exemple, un léger contact tactile du doigt du sujet sur une surface stable alors que, debout, il reçoit une vibration prolongée au niveau des muscles cervicaux suffit à affaiblir le posteffets. Si légère soit-elle, cette entrée sensorielle supplémentaire limiterait l'altération de la référence en donnant une information de stabilité posturale (Bove et al 2005). Au contraire, Adamson et McDonagh (2004) montrent que l'intensité d'un post-effet moteur après une contraction isométrique est d'autant plus grande que le segment concerné peut se déplacer sous l'effet de la contraction involontaire. Selon ces auteurs, le feedback proprioceptif associé au mouvement serait à l'origine d'une potentialisation du post-effet, confortant par là l'hypothèse de l'implication majeure de la proprioception dans le développement de celui-ci.

Ainsi, la posture du sujet et plus largement le contexte sensoriel peuvent donc déterminer les paramètres des effets moteurs consécutifs. C'est aussi ce que montrent les résultats de Ghafouri et al (1998) puisque selon la posture assise ou debout des sujets, **l'orientation** des posteffets segmentaires survenant après le port d'une lourde charge sur l'épaule pendant six minutes s'inverse. De même, la manipulation du contexte visuel par ouverture ou fermeture des yeux dans les travaux de Gilhodes et al (1992) déplace les posteffets moteurs des muscles précédemment vibrés ou contractés vers leurs antagonistes.

Le niveau d'expression des posteffets moteurs dépend aussi de **facteurs cognitifs**. Ainsi, le posteffet moteur peut être transféré d'un bras à l'autre si le sujet concentre son attention sur le membre controlatéral (Craske et Craske 1986). L'expression d'un même posteffet sur des effecteurs différents en fonction du contexte ou de facteurs cognitifs suggère que les structures centrales génératrices des posteffets se situent bien en amont de celles plus directement responsables de leur expression motrice, comme le cortex moteur primaire.

Malgré cette susceptibilité par rapport aux différents contextes, il semble néanmoins que l'on puisse obtenir chez un même sujet des posteffets **reproductibles**, dont l'orientation reste stable pourvu que les conditions expérimentales soient suffisamment contrôlées (Sapirstein et al 1937). Kluzik et al (2005) l'ont confirmé chez des sujets sains, testés à plusieurs semaines ou mois d'intervalle et qui présentaient toujours le même type de posteffet après le maintien prolongé d'une posture érigée sur un plan incliné. C'est aussi le cas de quatre de nos sujets amputés qui ont répété la même session expérimentale à trois mois d'écart avec le même résultat.

On le voit, de nombreux facteurs d'ordre postural, sensoriel ou cognitif interviennent dans l'expression des posteffets et la détermination de leurs caractéristiques. Ce traitement contextuel des messages inducteurs des posteffets et de leur manifestation est cohérent avec les activations que nous avons observées dans le cortex pariétal postérieur au cours des stimulations comme pendant le déroulement des posteffets moteurs. En effet, cette région est connue pour son implication dans des tâches faisant appel à une représentation corporelle, elle-même basée sur une intégration sensorielle multi-modale et cognitive (Andersen et al 1997, Wise et al 1997, Vallar et al 1999, Andersen et Buneo 2002, Toni et al 2002, Lloyd et al 2003, Fink et al 2003).

1.2 Les posteffets, manifestation d'un mécanisme fondamental de l'organisation motrice

Si l'on s'accorde sur le fait que les posteffets s'expriment à différents niveaux du système sensorimoteur, en modifiant involontairement l'activité musculaire, la perception du corps ou la posture érigée, leur rôle fonctionnel a fait l'objet de deux hypothèses principales qui sont suffisamment générales pour expliquer l'ensemble de ces manifestations. Celles-ci méritent d'être discutées, à partir de l'idée directrice que les posteffets sont l'expression d'un mécanisme de base de l'organisation sensorimotrice.

La manifestation d'oscillateurs neuraux ?

Pour Craske et Craske (1986), les posteffets seraient la manifestation de l'activité **d'oscillateurs neuraux** mis en route par les stimulations inductrices des posteffets à l'instar des générateurs de rythme (CPG), responsables des activités motrices automatiques (voir Grillner et al 2005a,b). En effet, les posteffets segmentaires et posturaux ont été décrits, à plusieurs reprises, comme un phénomène oscillant. Par exemple, après un effort pour écarter le bras pendant plusieurs dizaines de secondes, le bras s'élève et s'abaisse involontairement, de façon rythmique, à condition que ses déplacements ne soient pas limités par le positionnement du segment concerné (Craske et Craske 1986). Lorsque les manœuvres inductrices de posteffets sont bi- ou multidirectionnelles, les posteffets peuvent combiner leur organisation directionnelle et reproduire leurs caractéristiques temporelles. Un tel résultat laisse supposer que plusieurs oscillateurs sont alors à l'œuvre et que leur activité se cumule au niveau des effecteurs concernés (Craske et Craske 1986).

Il est intéressant de remarquer que dans tous les cas, **l'information directionnelle** fournie par la stimulation est préservée dans le posteffet, même si celui-ci est transféré d'un membre à un autre grâce à une focalisation attentionnelle (Craske et Craske 1986). Concernant nos travaux, ce dernier point est particulièrement important si l'on se souvient que la contraction musculaire inductrice, bien qu'isométrique, est elle-même spatialement dirigée et que l'asymétrie de la stimulation vibratoire simule une action dirigée dans le sens d'un "allongement" du muscle vibré. En outre, la possibilité de transférer le posteffet d'un membre à l'autre sous l'effet de l'attention laisse supposer que les oscillateurs concernés ne sont pas spécifiques à un effecteur donné mais se situent à un **niveau plus élevé** de la programmation motrice. Selon Craske et Craske, cette dernière propriété confère à un

ensemble d'oscillateurs la possibilité de s'associer d'une manière versatile pour programmer une quelconque action.

On notera toutefois que le caractère oscillant des posteffets ne se manifeste pas toujours et que ces derniers se développent et se maintiennent pendant une durée plus ou moins longue dans une seule direction (Sapirstein et al 1937, Gurfinkel et al 1989, Gilhodes et al 1992, Ghafouri et al 1998, Adamson et McDonagh 2004).

S'agissant des posteffets posturaux, qui s'expriment dans un système régulateur, **aucune caractéristique oscillante** n'a été retrouvée. Même si leur manifestation, qui conduit à une inclinaison corporelle, induit une correction posturale volontaire qui se répète jusqu'à ce que l'intensité du posteffet diminue avec le temps, le sujet adopte finalement une posture statique inclinée, perçue comme étant confortable (Wierzbicka et al 1998, Duclos et al 2004).

Au total, il ne semble pas y avoir de contradiction dans le fait qu'au niveau segmentaire, les posteffets puissent présenter un caractère oscillant que l'on ne retrouve pas au niveau postural dès lors que ces deux systèmes moteurs n'ont pas la même finalité comportementale.

La manifestation d'une composante posturale du mouvement ?

L'idée que les posteffets puissent représenter la "composante posturale" du mouvement nous semble plus attractive (Hess 1943, cité par Adamson et al 2004, Gurfinkel et al 1989, 1998, Gurfinkel et Levik 1991, Gilhodes et al 1992, Adamson et McDonagh 2004). Dans le prolongement de l'organisation hiérarchique du contrôle postural, cette interprétation repose sur une conception du contrôle moteur en deux composantes interactives : une **composante posturale** qui organise le tonus pour stabiliser automatiquement les segments corporels impliqués de façon indirecte dans la **composante dynamique** qui, elle, contrôle les mouvements spécifiques de l'action à réaliser (Cordo et al 2000, Brown et al 2003). Le message proprioceptif **intense, prolongé et asymétrique** généré par la manœuvre inductrice des posteffets activerait des structures "tonogéniques" responsables de la composante posturale, qui, en se maintenant actives, permettraient l'apparition d'un posteffet une fois que l'action volontaire est terminée (Gurfinkel et al 1989, 1998). Pour ces auteurs, ces centres tonogéniques seraient situés dans le tronc cérébral ou dans le cervelet. Nos résultats montrent l'implication du cervelet dans les posteffets moteurs, mais aussi l'intervention d'aires corticales associées à la commande motrice

volontaire et à la représentation du mouvement. De ce fait, la "composante posturale" du mouvement pourrait faire partie intégrante de la commande motrice **d'origine corticale**. L'absence d'activation que nous avons observée dans l'aire motrice supplémentaire au cours du posteffets permet de supposer que cette aire soit, quant à elle, plus directement impliquée dans la composante dynamique alors que le cortex moteur primaire, le cortex prémoteur organiseraient davantage la composante posturale.

Il reste que, quels que soient la validité et l'intérêt de cette hypothèse explicative, la question des conditions de l'apparition des posteffets reste posée. La **durée de la stimulation** est certainement un point clef de l'induction des posteffets. Cette durée, le plus souvent d'au moins trente secondes, dépasse largement celle des mouvements habituels généralement inférieurs à la seconde. Pour Gurfinkel et al (1995), la durée minimale pour **intervenir sur la référence posturale** serait supérieure à 10 secondes. Cette affirmation s'appuie sur le fait que celle-ci correspond au temps nécessaire pour observer les conséquences posturales d'un changement très lent de l'orientation du support sur lequel des sujets se tiennent debout. C'est aussi ce que proposent Bove et al (2002) pour lesquels il faut une durée équivalente pour voir l'adaptation de l'orientation de la marche ou du piétinement sur place sous l'effet de la vibration de muscles du cou. **L'intensité** du message proprioceptif est elle aussi sans doute déterminante pour l'induction d'un posteffets, puisque, comme l'ont montré plusieurs travaux, son intensité augmente avec celle de la contraction (Sapirstein et al 1937, Parkinson et McDonagh 2006). Néanmoins, intensité et durée de la contraction musculaire inductrice doivent être combinées de façon judicieuse pour ne pas provoquer de fatigue qui pourrait diminuer les posteffets (Sapirstein et al 1937).

L'agencement spatial des afférences serait un troisième point clef de la genèse des posteffets. En effet, au cours des stimulations inductrices, le message proprioceptif est totalement **asymétrique**, provenant seulement d'un groupe musculaire, sans participation des afférences des groupes antagonistes. Or, on sait qu'au cours de mouvements habituels, les informations proprioceptives proviennent de différents groupes musculaires, répartis autour d'une articulation. D'ailleurs, la co-contraction comme la co-vibration à la même fréquence de groupes musculaires antagonistes ne génèrent pas de posteffets moteurs (Gilhodes et al 1992).

Enfin, la manipulation de l'entrée proprioceptive musculaire ne devrait pas constituer le seul moyen susceptible de modifier le cadre de référence postural,

modification à l'origine du réalignement involontaire du corps sur cette nouvelle référence. Si l'on en croit Hlavackà et al (1996) et Maurer et al (2000), une stimulation durable des modalités sensorielles visuelle ou vestibulaire devrait induire des post-effets posturaux similaires, ces deux systèmes sensoriels contribuant également à l'élaboration et la réactualisation permanente de la référence posturale interne.

1.3 Posteffets, mémoire motrice et apprentissage

La durée singulièrement longue du phénomène évoque nécessairement la question des relations entre posteffets moteurs, mémoire motrice et apprentissage.

Les posteffets se manifestent à la suite d'une action dirigée intense et durable, de sa simulation sensorielle ou de son imagination. Ces posteffets semblent donc prolonger l'action volontaire dans le temps. Ils cessent d'ailleurs dès lors qu'une autre action est entreprise.

Cette action involontaire et durable est sous-tendue au niveau cérébral par l'activité d'un réseau de structures qui sont celles impliquées à la fois dans la représentation de l'action, sa programmation, son exécution et son adaptation. La question centrale est de savoir quelle est la fonction de cette activité motrice rémanente qui prolonge **involontairement** une action **volontaire** préalable.

Une interprétation serait que l'activité rémanente et prolongée des structures cérébrales, des effecteurs et aussi des réafférences sensorielles ait pour but de marquer durablement les réseaux sensorimoteurs responsables d'une action donnée. Les posteffets pourraient alors être conçus comme l'expression d'une opération de "mémorisation motrice" susceptible de laisser à terme des "traces cellulaires" durable d'une action à la fois dans ses composantes **perceptive** et **motrice**. Les mécanismes synaptiques impliqués pourraient alors être ceux de la potentialisation à long terme (LTP), hypothèse déjà avancée pour expliquer les posteffets posturaux induits par vibration (Wierzbicka et al 1998) ou, dans un autre contexte, le décours temporel du posteffet consécutif à l'adaptation prismatique (Hatada et al 2006). Celle-ci est d'ailleurs à rapprocher de nos résultats puisque les conséquences visuo-motrices immédiates du port de prismes visuels et les posteffets consécutifs qu'il entraîne impliqueraient le cervelet. En effet, différentes études montrent que ni l'adaptation ni le posteffet ne sont possibles chez des patients présentant une **lésion cérébelleuse** (Thach et al 1992, Redding et al 2005).

A cause du rôle bien connu du cervelet dans l'apprentissage moteur (Thach et al 1992, Wolpert et al 1998b, Doya 2000, Ungerleider et al 2002, Doyon et al 2002) et en raison de l'activation spécifique de celui-ci que nous avons observée pendant toute la durée du posteffets, la question du lien entre posteffets moteurs et apprentissage mérite aussi d'être posée.

La tâche d'adaptation motrice à une perturbation dynamique du mouvement par un **champ de force** est le paradigme d'apprentissage moteur qui se rapproche le plus des posteffets tels que nous les avons étudiés. Elle consiste en une série de mouvements vers une cible, alors qu'une force extérieure perturbe la dynamique de déplacement de la main et est aussi à l'origine d'un posteffets, à l'arrêt de la perturbation. Or, différents travaux ont montré que dans ce cas, le cervelet serait actif tout au long de l'apprentissage du mouvement, et particulièrement lors de la phase de **consolidation**, c'est-à-dire plusieurs heures après l'entraînement. A ce stade, on considère que l'apprentissage est stable car il est difficile à modifier par une autre tâche (Shadmehr et Holcomb 1997, Doyon et al 2003, Doyon et Benali 2005). Les posteffets, qui résultent eux aussi d'une confrontation du sujet à une modification durable des conditions dans lesquelles il se trouve, s'accompagnent également d'une activation du cervelet. Enfin, puisque des mouvements volontaires du poignet suffisent pour les arrêter, les posteffets pourraient être la première étape d'un apprentissage, qui nécessite encore d'être "consolidé".

L'étude de l'impact de la **répétition** des posteffets sur l'organisation motrice, posturale ou segmentaire, de même que sur l'excitabilité corticale, sera nécessaire pour apporter de nouveaux arguments sur cette question du rôle des posteffets dans l'apprentissage moteur.

2 SUR LA POSSIBLE UTILISATION DES POSTEFFETS A DES FINS REEDUCATIVES

Chez les personnes amputées

Le fait que la contraction volontaire ou la vibration de 30 secondes des muscles latéraux du cou, tout comme la vibration des muscles des hanches, aient modifié involontairement et pendant plusieurs minutes la posture érigée de la plupart des sujets que nous avons testés est particulièrement intéressant dans une perspective rééducative. On se souvient en effet que le positionnement postural des personnes amputées est décalé vers

leur jambe non-amputée. Or nos résultats montrent que le posteffet se manifeste principalement par un déplacement de la position moyenne du centre de pression par rapport à sa position initiale, tandis que sa **vitesse moyenne** de déplacement reste inchangée. Nous serions donc en présence d'une **modification de la référence posturale** sous l'effet d'un message proprioceptif massif, plutôt que d'une simple déstabilisation orientée des sujets. Si cette interprétation s'avère exacte, ces résultats sont d'un intérêt certain pour les personnes amputées.

En effet, même si les relations entre représentation corporelle et déficits posturaux des amputés ne sont pas clairement établies, l'amputation d'une partie du corps modifie inéluctablement la **représentation corporelle** de ces patients (Ramachandran et al 1992, Ramachandran et Rogers-Ramachandran 2000, Hunter et al 2003). La perte des informations somatosensorielles, dont on sait qu'elles alimentent principalement cette représentation, pourrait largement contribuer à l'installation de l'asymétrie posturale des amputés. Dès lors, on peut s'attendre à ce que la **modification répétée** du cadre de référence postural par l'utilisation régulière de posteffets moteurs posturaux dans la période de réadaptation puisse corriger durablement cette asymétrie posturale qui perdure plusieurs années après leur amputation.

Il semble notamment que le fait que les posteffets posturaux soient **involontaires, orientés et durables** et qu'ils se manifestent également **yeux ouverts**, comme nous l'avons montré, soit prometteur de leur efficacité en réadaptation posturale. Il faut savoir que, même assistées par un système d'indication de la répartition de l'appui entre les deux pieds, les **techniques habituelles de réadaptation** sont souvent insuffisantes pour corriger ce défaut postural (Gauthier-Gagnon et al 1986, Geurts et al 1992, Isakov et al 1992). Celles-ci font toutes appel à une **correction volontaire** de l'asymétrie posturale et nécessitent donc une **attention accrue** de la part du sujet pour augmenter l'appui sur la prothèse.

Utiliser les posteffets moteurs lors d'exercices en position debout, ou même lors de tâches plus dynamiques, augmenterait le temps d'appui sur la prothèse par modification inconsciente et automatique de la référence posturale. L'apprentissage d'une nouvelle posture pourrait alors être obtenu grâce à une exposition fréquente du sujet aux posteffets. Le retour sensoriel par le biais de l'appui prothétique, augmenté et prolongé par rapport aux méthodes classiques, devrait favoriser la correction posturale à long terme. Cette hypothèse s'appuie notamment sur les résultats de Roll et al (1998) portant sur l'adaptation posturale

en microgravité. Dans ces conditions, comparables à l'amputation par la **perte d'informations sensorielles** qu'elles induisent, les réactions posturales provoquées par vibration des muscles des chevilles sont considérablement atténuées, voire absentes. Par contre, elles réapparaissent très rapidement si une gravité est recréée artificiellement par des tendeurs qui maintiennent les astronautes au plancher de la station, ou lors du retour sur terre (Roll et al 1998). Selon ces auteurs, la rapidité avec laquelle le système postural s'adapte aux nouvelles conditions environnementales créées par la microgravité et se réadapte à l'environnement terrestre, artificiellement recréé ou après le vol, laisse penser que deux modèles internes peuvent cohabiter et être sélectionnés en fonction du contexte. Par analogie avec la **persistance du cadre de référence** "terrestre" en apesanteur, on peut espérer qu'une référence posturale "normale" puisse se maintenir après l'amputation d'un membre pour peu qu'on intervienne au moyen des posteffets. Cette manœuvre rééducative simple pourrait faciliter le retour d'une organisation posturale "normale" correspondant à la situation de pré-amputation. Si, comme nous le pensons, la référence posturale "normale" disparaît progressivement avec la perte définitive des informations sensorielles du membre inférieur amputé, la précocité de la rééducation posturale, renforcée par l'utilisation des posteffets, constituerait alors un atout pour redonner une posture symétrique aux patients amputés.

Chez d'autres populations pathologiques

Les posteffets induits par vibration prolongée des muscles du cou ont déjà montré leur **efficacité** sur d'autres pathologies. Karnath et al (2000c) montrent qu'elle est de plus de 7 minutes sur la correction du torticolis spasmodique d'un patient. La même stimulation est également capable d'améliorer **l'héminégligence spatiale** de patients hémiparétiques, au cours de la vibration, mais aussi au cours de la période post-vibration (Karnath 1995). Un effet positif a même pu être démontré à **très long terme**, chez deux groupes de patients, pour une durée supérieure à un an, après une période d'induction régulière de posteffets, seuls ou en association avec un tâche visant à contraindre les sujets à explorer visuellement l'hémi-espace négligé (Schindler et al 2002, Johannsen et al 2003). Sachant que le syndrome d'héminégligence est généralement associé à une **lésion** pariétale (Vallar et al 1999, Chokron 2003, Karnath et al 2005), l'activation du **cortex pariétal postérieur** que nous avons observée au cours des stimulations et des posteffets consécutifs apparaît d'autant plus cohérente. L'atteinte de la jonction temporo-pariétale chez certains patients

cérébrolésés est d'ailleurs corrélée positivement à un déficit marqué de l'équilibre assis dans le plan frontal (Perennou et al 2000).

Outre ces pathologies, les posteffets pourraient aussi être utilisés pour rééduquer les patients hémiparétiques atteints du **syndrome dit du "pusher"**, décrit pour la première fois par Davies en 1985 (voir Pedersen et al 1996). Ces patients présentent une posture asymétrique du tronc en position assise, qu'ils maintiennent activement inclinée du côté hémiparétique. De plus, ils résistent à toute tentative de correction passive de leur posture assise et érigée, bien qu'elle soit particulièrement instable (Karnath et al 2000a,b, Lafosse et al 2005). Ce syndrome peut apparaître dans 40 à 50% des cas de lésions cérébrales, droites ou gauches, et serait la plupart du temps associé à des déficits sensoriels. Alors que, dans sa phase précoce, il s'accompagne très souvent d'une hémiparésie contralésionnelle, quel que soit l'hémisphère lésé, ce syndrome régresserait plus facilement après une lésion cérébrale gauche, laissant 20% de patients "pushers" (Pedersen et al 1996, Danells et al 2004, Lafosse et al 2005). Enfin, il est intéressant de noter que ces patients présentent une **perception altérée de l'orientation de leur corps**, qui est décalée d'environ 18° par rapport à la verticale, du côté ipsilésionnel, sans atteinte de la perception de la verticale visuelle (Karnath et al 2000a,b, Perennou et al 2002).

L'appréciation de la verticale visuelle, qui s'opère essentiellement à partir d'informations en provenance des systèmes visuel et vestibulaire, étant préservée, elle est utilisée dans l'une des **approches rééducatives** de ce syndrome. A l'aide de rétroactions visuelles sur l'orientation réelle du corps, les thérapeutes cherchent à convaincre le patient de la pertinence de ces informations par rapport à celles, erronées, qui concernent la position de leur propre corps (Karnath et Broetz 2003, Broetz et Karnath 2005). Le déficit de perception du corps de ces patients pourrait être compensé par l'établissement d'une nouvelle référence posturale grâce aux posteffets posturaux. L'approche thérapeutique, consistant à s'intéresser davantage au système déficitaire, est particulièrement plébiscitée par Bohannon ou Panturin dans les réponses que font ces auteurs à l'article de Broetz et Karnath (2005). Ces techniques auraient notamment l'avantage de raccourcir la durée de la réadaptation des patients "pushers", qui est en général supérieure de près d'un mois à celle des patients hémiparétiques "non-pushers" (Pedersen et al 1996).

Loin d'être un phénomène anecdotique comme peut le laisser supposer l'intérêt sporadique qu'ils ont suscité, les posteffets seraient la manifestation d'un traitement particulier des informations proprioceptives dû à la durée inhabituelle des stimulations inductrices. Ce traitement, en grande partie cortical, prendrait en compte le contexte sensoriel et cognitif lors de l'induction et de l'expression des posteffets en vue d'adapter la référence posturale corporelle à ces conditions sensorielles anormalement prolongées. Cette intégration de multiples paramètres explique sans doute la variabilité des manifestations des posteffets.

*D'un point de vue fondamental, il pourrait s'agir d'un mécanisme adaptatif correspondant à une composante automatique de l'organisation motrice, difficile à approcher dans les conditions habituelles, car en interaction étroite avec la composante volontaire du mouvement, organisée directement vers le but de la tâche. Plus généralement, ces résultats se rapportent directement à la **problématique de la commande volontaire** du mouvement. Ils rejoignent l'interprétation de Freund (2002) pour qui le mouvement volontaire serait organisé en fonction de la représentation de son but, avec une intervention importante de la SMA, alors que les processus moteurs pour atteindre ce but seraient réglés de façon inconsciente, en particulier par les cortex prémoteur et moteur primaire (Scott 2004). La présence des posteffets, lorsque l'intention d'agir n'existe plus, fournirait ainsi un paradigme original d'étude des bases neurophysiologiques de la **"volonté"**.*

D'un point de vue clinique, la possibilité de déclencher un mouvement involontaire, segmentaire ou de l'ensemble du corps, dont on peut prédire globalement l'orientation et la durée, par une contraction ou une stimulation artificielle simple à exercer, offre de nombreuses perspectives rééducatives.

Références bibliographiques

- Adamson G, McDonagh M. Human involuntary postural aftercontractions are strongly modulated by limb position. *European Journal of Applied Physiology* 2004 ; 92(3): 343-51.
- Allum JHJ, Bloem BR, Carpenter MG, Hulliger M, Hadders-Algra M. Proprioceptive control of posture: a review of new concepts. *Gait & Posture* 1998; 8(3) : 214-42.
- Allum JHJ, Honegger F. Interactions between vestibular and proprioceptive inputs triggering and modulating human balance-correcting responses differ across muscles. *Experimental Brain Research* 1998 ; 121(4) : 478-94.
- Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J. Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience* 1997 ; 20(1) : 303-30.
- Andersen RA, Buneo CA. Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience* 2002 ; 25(1) : 189-220.
- André-Dehays C, Revel. M. Rôle sensoriel de la plante du pied dans la perception du mouvement et le contrôle postural. *Medecine Et Chirurgie Du Pied* 1988 ; 4 : 217-23.
- Anstis S, Verstraten FAJ, Mather G. The motion aftereffect. *Trends in Cognitive Sciences* 1998 ; 2(3) : 111-7.
- Arsenault AB, Valiquette C. Etude de la statique posturale des amputés du membre inférieur: corrélations théoriques et pratiques de la mise en charge. *Physiotherapy Canada* 1981 ; 33(1) : 17-23.
- Azar B. Why can't this man feel whether or not he's standing up? *American Psychological Association Monitor* 1998 ; 26(9).
- Ball T, Schreiber A, Feige B, Wagner M, Lucking CH, Kristeva-Feige R. The role of higher-order motor areas in voluntary movement as revealed by high-resolution EEG and fMRI. *NeuroImage* 1999 ; 10(6) : 682-94.
- Belenkii VE, Gurfinkel VS, Paltsev EI. Control elements of voluntary movements. *Biofizika* 1967 ; 12(1) : 135-41.
- Berg KO, Wood-Dauphinee SL, Williams JI, Maki B. Measuring balance in the elderly: validation of an instrument. *Canadian Journal of Public Health* 1992 ; 83(Suppl 2) : S7-S11.
- Berg KO, Wood-Dauphinee SL, Williams JI. The Balance Scale: reliability assessment with elderly residents and patients with an acute stroke. *Scandinavian Journal of Rehabilitation Medicine* 1995 ; 27(1) : 27-36.
- Bloem BR, Allum JHJ, Carpenter M, Verschuren J, Honneger F. Triggering of balance corrections and compensatory strategies in a patient with total leg proprioceptive loss. *Experimental Brain Research* 2002 ; 142(1) : 91-107.
- Blouin J, Vercher JL, Gauthier GM, Paillard J, Bard C, Lamarre Y. Perception of passive whole-body rotations in the absence of neck and body proprioception. *Journal of Neurophysiology* 1995 ; 74(5) : 2216-9.
- Bouisset S, Zattara M. Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *Journal of Biomechanics* 1987 ; 20(8) : 735-42.

- Bove M, Diverio M, Pozzo T, Schieppati M. Neck muscle vibration disrupts steering of locomotion. *Journal of Applied Physiology* 2001 ; 91(2) : 581-8.
- Bove M, Courtine G, Schieppati M. Neck muscle vibration and spatial orientation during stepping in place in humans. *Journal of Neurophysiology* 2002 ; 88(5) : 2232-41.
- Bove M, Bricchetto G, Abbruzzese G, Marchese R, Schieppati M. Neck proprioception and spatial orientation in cervical dystonia. *Brain* 2004 ; 127(12) : 2764-78.
- Bove M, Trompetto C, Bonzano L, Abbruzzese G, Schieppati M. Light finger touch can suppress postural effects induced by neck muscle vibration. *Gait and Posture, Abstracts of the XVIIIth Conference of Posture and Gait Research* 2005 ; 21 (Suppl. 1) : S23.
- Bradshaw JL. *Evolution humaine, une perspective neuropsychologique*. Bruxelles, Belgique : De Boeck Université, 2003.
- Broetz D, Karnath HO. New aspects for the physiotherapy of pushing behaviour. *NeuroRehabilitation* 2005 ; 20(2) : 133-8.
- Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL. Limb position drift: implications for control of posture and movement. *Journal of Neurophysiology* 2003 ; 90(5) : 3105-18.
- Burke D, Hagbarth KE, Lofstedt L, Wallin BG. The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *Journal of Physiology* 1976 ; 261(3) : 673-93.
- Calvin-Figuere S., Romaguere P., Gilhodes J.-C., Roll J.-P. Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Experimental Brain Research* 1999 ; 124(3) : 342-50.
- Calvin-Figuere S, Romaguere P, Roll J-P. Relations between the directions of vibration-induced kinesthetic illusions and the pattern of activation of antagonist muscles. *Brain Research* 2000 ; 881(2) : 128-38.
- Cathers I, Day BL, Fitzpatrick RC. Otolith and canal reflexes in human standing. *Journal of Physiology* 2005 ; 563(1) : 229-34.
- Chaudhuri A. A motion illusion generated by afternystagmus suppression. *Neuroscience Letters* 1990 ; 118(1) : 91-5.
- Chokron S. Right parietal lesions, unilateral spatial neglect, and the egocentric frame of reference. *NeuroImage* 2003 ; 20(Supplement 1) : S75-S81.
- Clement G, Gurfinkel VS, Lestienne F, Lipshits MI, Popov KE. Adaptation of postural control to weightlessness. *Experimental Brain Research* 1984 ; 57(1) : 61-72.
- Cole J. *Pride and a Daily Marathon*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 1995.
- Collins JJ, De Luca CJ. Open-loop and closed-loop control of posture: A random-walk analysis of center-of-pressure trajectories. *Experimental Brain Research* 1993 ; 95(2) : 308-18.
- Collins JJ, De Luca CJ. The effects of visual input on open-loop and closed-loop postural control mechanisms. *Experimental Brain Research* 1995 ; 103(1) : 151-63.
- Coltheart M. The persistences of vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 1980 ; 290(1038) : 57-69.
- Cordo PJ, Gurfinkel VS, Bevan L, Kerr GK. Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. *Journal of Neurophysiology* 1995 ; 74(4) : 1675-88.

- Cordo PJ, Gurfinkel VS, Levik Y. Position sense during imperceptibly slow movements. *Experimental Brain Research* 2000 ; 132(1) : 1-9.
- Courtine G, Pozzo T, Lucas B, Schieppati M. Continuous, bilateral Achilles' tendon vibration is not detrimental to human walk. *Brain Research Bulletin* 2001 ; 55(1) : 107-15.
- Craske B, Craske JD. Oscillator mechanisms in the human motor system: investigating their properties using the aftercontraction effect. *Journal of Motor Behaviour* 1986 ; 18(2) : 117-45.
- Cratty BJ, Duffy KE. Studies of movement aftereffects. *Perceptual and Motor Skills* 1969 ; 29(3) : 843-60.
- Culham JC, Dukelow SP, Vilis T, Hassard FA, Gati JS, Menon RS, et al. Recovery of fMRI activation in motion area MT following storage of the motion aftereffect. *Journal of Neurophysiology* 1999 ; 81(1) : 388-93.
- Danells CJ, Black SE, Gladstone DJ, McIlroy WE. Poststroke "pushing": natural history and relationship to motor and functional recovery. *Stroke* 2004 ; 35(12) : 2873-8.
- Day RH, Wade NJ. Involvement of neck proprioceptive system in visual after-effect from prolonged head tilt. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1968 ; 20(3) : 290-3.
- de Dreuille O, Maszelin P, Foehrenbach H, Bonardel G, Gaillard JF. Principe et technique de la tomographie par émission de positons (TEP). *Encyclopédie Médico-Chirurgicale, Radiodiagnostic - Principes Et Techniques D'Imagerie*, Elsevier SAS, Paris 2002 ; 35-310-A-10.
- Decety J. Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Cognitive Brain Research* 1996 ; 3(2) : 87-93.
- Decety J, Chaminade T. Neural correlates of feeling sympathy. *Neuropsychologia* 2003 ; 41(2) : 127-38.
- Deiber M-P, Ibanez V, Honda M, Sadato N, Raman R, Hallett M. Cerebral processes related to visuomotor imagery and generation of simple finger movements studied with positron emission tomography. *NeuroImage* 1998 ; 7(2) : 73-85.
- Deloison Y. L'Homme ne descend pas d'un primate arboricole ! Une évidence méconnue. *Biométrie Humaine Et Anthropologie* 1999 ; 17(3-4) : 147-50.
- Dettmers C, Adler T, Rzanny R, van Schayck R, Gaser C, Weiss T, et al. Increased excitability in the primary motor cortex and supplementary motor area in patients with phantom limb pain after upper limb amputation. *Neuroscience Letters* 2001 ; 307(2) : 109-12.
- Dobkin BH. Do electrically stimulated sensory inputs and movements lead to long-term plasticity and rehabilitation gains? *Current Opinion in Neurology* 2003 ; 16(6) : 685-91.
- Dong C, Swindale NV, Cynader MS. A contingent aftereffect in the auditory system. *Nature Neuroscience* 1999 ; 2(10) : 863-5.
- Doya K. Complementary roles of basal ganglia and cerebellum in learning and motor control. *Current Opinion in Neurobiology* 2000 ; 10(6) : 732-9.
- Doyon J, Song AW, Karni A, Lalonde F, Adams MM, Ungerleider LG. Experience-dependent changes in cerebellar contributions to motor sequence learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2002 ; 99(2) : 1017-22.
- Doyon J, Penhune V, Ungerleider LG. Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia* 2003 ; 41(3) : 252-62.

- Doyon J, Benali H. Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology* 2005 ; 15(2) : 161-7.
- Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions. *Experimental Brain Research* 2004 ; 158(1) : 58-66.
- Edin BB, Vallbo AB. Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *Journal of Neurophysiology* 1990 ; 63(6) : 1307-13.
- Eklund G. General features of vibration-induced effects on balance. *Upsala Journal of Medical Sciences* 1972 ; 77(2) : 112-24.
- Engstrom B, Van de Ven C. *Physiotherapy for amputees, The Roehampton approach*. 2nd ed. Edinburgh, Scotland: Churchill Livingstone, 1993.
- Ephraim PL, Wegener ST, MacKenzie EJ, Dillingham TR, Pezzin LE. Phantom pain, residual limb pain, and back pain in amputees: results of a national survey. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 2005 ; 86(10) : 1910-9.
- Feldman AG, Latash ML. Inversions of vibration-induced senso-motor events caused by supraspinal influences in man. *Neuroscience Letters* 1982 ; 31(2) : 147-51.
- Fernie G.R., Holliday PJ. Postural sway in amputees and normal subjects. *The Journal of Bone and Joint Surgery* 1978 ; 60-A(7) : 895-8.
- Fink GR, Marshall JC, Weiss PH, Stephan T, Grefkes C, Shah NJ, et al. Performing allocentric visuospatial judgments with induced distortion of the egocentric reference frame: an fMRI study with clinical implications. *NeuroImage* 2003 ; 20(3) : 1505-17.
- Fitzpatrick R, Burke D, Gandevia SC. Task-dependent reflex responses and movement illusions evoked by galvanic vestibular stimulation in standing humans. *Journal of Physiology* 1994 ; 478(2) : 363-72.
- Flor H, Elbert T, Knecht S, Wienbruch C, Pantev C, Birbaumer N, et al. Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature* 1995 ; 375(6531) : 482-4.
- Flor H, Denke C, Schaefer M, Grusser S. Effect of sensory discrimination training on cortical reorganisation and phantom limb pain. *The Lancet* 2001 ; 357(9270) : 1763-4.
- Flor H. Phantom-limb pain: characteristics, causes, and treatment. *The Lancet Neurology* 2002 ; 1(3) : 182-9.
- Flor H. Remapping somatosensory cortex after injury. *Advances in Neurology* 2003 ; 93 : 195-204.
- Forget R, Lamarre Y. Anticipatory postural adjustment in the absence of normal peripheral feedback. *Brain Research* 1990 ; 508(1) : 176-9.
- Fransson PA, Kristinsdottir EK, Hafstrom A, Magnusson M, Johansson R. Balance control and adaptation during vibratory perturbations in middle-aged and elderly humans. *European Journal of Applied Physiology* 2004 ; 91(5-6) : 595-603.
- Freund H-J. Mechanisms of voluntary movements: 6th International Symposium on the Treatment of Parkinsonism and Related Disorders. *Parkinsonism & Related Disorders* 2002 ; 9(1) : 55-9.
- Gailey RS, Clark CR. *Physical therapy*. Smith DG, Michael JW, Bowker JH. Atlas of amputations and limb deficiencies. Surgical, prosthetic, and rehabilitation principles. 3rd ed. Rosemont, Illinois, USA: American Academy of Orthopaedic Surgeons, 2004 : 589-619.
- Gandevia SC, Petersen N, Butler JE, Taylor JL. Impaired response of human motoneurons to corticospinal stimulation after voluntary exercise. *Journal of Physiology* 1999 ; 521(3) : 749-59.

- Gatev P, Thomas S, Kepple T, Hallett M. Feedforward ankle strategy of balance during quiet stance in adults. *Journal of Physiology* 1999 ; 514(3) : 915-28.
- Gauthier-Gagnon C, St-Pierre D, Drouin G, Riley E. Augmented feedback in the early training of standing balance of below-knee amputees. *Physiotherapy Canada* 1986 ; 38(3) : 137-42.
- Gauthier-Gagnon C, Grise MC. Prosthetic profile of the amputee questionnaire: validity and reliability. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 1994 ; 75(12) : 1309-14.
- Geurts AC, Mulder TW. Reorganisation of postural control following lower limb amputation: Theoretical considerations and implications for rehabilitation. *Physiotherapy Theory and Practice* 1992 ; 8 : 145-57.
- Geurts AC, Mulder TW, Nienhuis B, Rijken RA. Postural reorganization following lower limb amputation. Possible motor and sensory determinants of recovery. *Scandinavian Journal of Rehabilitation Medicine* 1992 ; 24(2) : 83-90.
- Geurts AC, Nienhuis B, Mulder TW. Intrasubject variability of selected force-platform parameters in the quantification of postural control. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 1993 ; 74(11) : 1144-50.
- Geyer S, Matelli M, Luppino G, Zilles K. Functional neuroanatomy of the primate isocortical motor system. *Anatomy and Embryology* 2000 ; 202(6) : 443-74.
- Ghafouri M, Thullier F, Gurfinkel VS, Lestienne FG. Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. *Neuroscience Letters* 1998 ; 250(1) : 61-5.
- Gilhodes J-C, Gurfinkel VS, Roll J-P. Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neuroscience Letters* 1992 ; 135(2) : 247-51.
- Gilroy LA, Blake R. The interaction between binocular rivalry and negative afterimages. *Current Biology* 2005 ; 15(19) : 1740-4.
- Giraux P, Sirigu A. Illusory movements of the paralyzed limb restore motor cortex activity. *NeuroImage* 2003 ; 20(Supplement 1) : S107-S111.
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PB. The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain* 1972 ; 95(4) : 705-48.
- Grasso R, Ivanenko Y, Lacquaniti F. Time course of gaze influences on postural responses to neck proprioceptive and galvanic vestibular stimulation in humans. *Neuroscience Letters* 1999 ; 273(2) : 121-4.
- Gregoric M, Takeya T, Baron JB, Bessineton JC. Influence of vibration of neck muscles on balance control in man. *Agressologie* 1978 ; 19(A) : 37-8.
- Gregory JE, Morgan DL, Proske U. Changes in size of the stretch reflex of cat and man attributed to aftereffects in muscle spindles. *Journal of Neurophysiology* 1987 ; 58(3) : 628-40.
- Gregory JE, Morgan DL, Proske U. Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *Journal of Neurophysiology* 1988 ; 59(4) : 1220-30.
- Gregory JE, Mark RF, Morgan DL, Patak A, Polus B, Proske U. Effects of muscle history on the stretch reflex in cat and man. *Journal of Physiology* 1990 ; 424 : 93-107.
- Grezes J, Armony JL, Rowe J, Passingham RE. Activations related to "mirror" and "canonical" neurones in the human brain: an fMRI study. *NeuroImage* 2003 ; 18(4) : 928-37.

- Grillner S, Hellgren J, Menard A, Saitoh K, Wikstrom MA. Mechanisms for selection of basic motor programs - roles for the striatum and pallidum. *Trends in Neurosciences* 2005a ; 28(7) : 364-70.
- Grillner S, Markram H, De Schutter E, Silberberg G, LeBeau FEN. Microcircuits in action - from CPGs to neocortex. *Trends in Neurosciences* 2005b ; 28(10) : 525-33.
- Grise MC, Gauthier-Gagnon C, Martineau GG. Prosthetic profile of people with lower extremity amputation: conception and design of follow-up questionnaire. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 1993 ; 74(8) : 862-70.
- Gurfinkel VS, Levik YS, Lebedev MA. Immediate and remote postactivation effects in the human motor system. *Neurophysiology* 1989 ; 21(3) : 343-51.
- Gurfinkel VS, Levick YS. Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. Paillard J. *Brain and Space*. New York : Oxford Science Publications, 1991 : 147-62.
- Gurfinkel VS, Ivanenko YuP, Levik YuS, Babakova IA. Kinesthetic reference for human orthograde posture. *Neuroscience* 1995 ; 68(1) : 229-43.
- Gurfinkel VS, Levik YS, Kazennikov OV, Selionov VA. Locomotor-like movements evoked by leg muscle vibration in humans. *European Journal of Neuroscience* 1998 ; 10(5) : 1608-12.
- Gurfinkel VS, Ivanenko YP, Levik YS, Kazennikov OV, Selionov VA. The neural control of posture and locomotion: a lock with two keys. Gantchev GN, Mori S, Massion J. *Motor control today and tomorrow*. Sofia : Academic Publishing House, 1999 : 113-21.
- Hagbarth KE, Nordin M. Postural after-contractions in man attributed to muscle spindle thixotropy. *Journal of Physiology* 1998 ; 506 Part 3 : 875-83.
- Hagberg K, Branemark R. Consequences of non-vascular trans-femoral amputation: a survey of quality of life, prosthetic use and problems. *Prosthetics and Orthotics International* 2001 ; 25(3) : 186-94.
- Han BS, Jang SH, Chang Y, Byun WM, Lim SK, Kang DS. Functional magnetic resonance image finding of cortical activation by neuromuscular electrical stimulation on wrist extensor muscles. *American Journal of Physical Medicine and Rehabilitation* 2003 ; 82(1) : 17-20.
- Harris AJ. Cortical origin of pathological pain. *The Lancet* 1999 ; 354(9188) : 1464-6.
- Harris CS. Adaptation to displaced vision: visual, motor, or proprioceptive change? *Science* 1963 ; 140 : 812-3.
- Harris LR, Morgan MJ, Still AW. Moving and the motion after-effect. *Nature* 1981 ; 293(5828) : 139-41.
- Harris RA, O'Carroll DC. Afterimages in fly motion vision. *Vision Research* 2002 ; 42(14) : 1701-14.
- Hatada Y, Miall RC, Rossetti Y. Two waves of a long-lasting aftereffect of prism adaptation measured over 7 days. *Experimental Brain Research* 2006 ; 169(3) : 417-26.
- Hatzitaki V, Pavlou M, Bronstein AM. The integration of multiple proprioceptive information: effect of ankle tendon vibration on postural responses to platform tilt. *Experimental Brain Research* 2004 ; 154(3) : 345-54.
- Hayashi R, Miyake A, Watanabe S. The functional role of sensory inputs from the foot: stabilizing human standing posture during voluntary and vibration-induced body sway. *Neuroscience Research* 1988 ; 5(3) : 203-13.

- Hermodsson Y, Ekdahl C, Persson BM, Roxendal G. Standing balance in trans-tibial amputees following vascular disease or trauma: a comparative study with healthy subjects. *Prosthetics and Orthotics International* 1994 ; 18(3) : 150-8.
- Hlavacka F, Mergner T, Krizkova M. Control of the body vertical by vestibular and proprioceptive inputs. *Brain Research Bulletin* 1996 ; 40(5-6) : 431-4.
- Hoke ES, Hoke M, Ross B. Neurophysiological correlate of the auditory after-image ('Zwicker tone'). *Audiology & Neuro-Otology* 1996 ; 1(3) : 161-74.
- Hollins M, Favorov O. The tactile movement aftereffect. *Somatosensory and Motor Research* 1994 ; 11(2) : 153-62.
- Horak FB, Nashner LM. Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations. *Journal of Neurophysiology* 1986 ; 55(6) : 1369-81.
- Horak FB, Macpherson JM. Postural orientation and equilibrium. Rowell L, Shepherd J. *Handbook of physiology*. Section 12. Exercise : regulation and integration of multiple systems. New York : Oxford University Press, 1996 : 255-92.
- Hulsmann E, Erb M, Grodd W. From will to action: sequential cerebellar contributions to voluntary movement. *NeuroImage* 2003 ; 20(3) : 1485-92.
- Hunter JP, Katz J, Davis KD. The effect of tactile and visual sensory inputs on phantom limb awareness. *Brain* 2003 ; 126(3) : 579-89.
- Hutton RS, Smith JL, Eldred E. Postcontraction sensory discharge from muscle and its source. *Journal of Neurophysiology* 1973 ; 36(6) : 1090-103.
- Imai S, Hase K, Imanaka K, Suzuki E, Tanaka N, Liu M. Motor strategies responsible for maintaining standing posture after deafferentation of the unilateral leg. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 2005 ; 86(10) : 2027-33.
- Isakov E, Mizrahi J, Ring H, Susak Z, Hakim N. Standing sway and weight-bearing distribution in people with below-knee amputations. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 1992 ; 73(2) : 174-8.
- Ivanenko YP, Grasso R, Lacquaniti F. Effect of gaze on postural responses to neck proprioceptive and vestibular stimulation in humans. *Journal of Physiology* 1999a ; 519 Part 1 : 301-14.
- Ivanenko YP, Talis VL, Kazennikov OV. Support stability influences postural responses to muscle vibration in humans. *European Journal of Neuroscience* 1999b ; 11(2) : 647-54.
- Ivanenko YP, Grasso R, Lacquaniti F. Influence of leg muscle vibration on human walking. *Journal of Neurophysiology* 2000a ; 84(4) : 1737-47.
- Ivanenko YP, Grasso R, Lacquaniti F. Neck muscle vibration makes walking humans accelerate in the direction of gaze. *Journal of Physiology* 2000b ; 525(3) : 803-14.
- Ivanenko YP, Solopova IA, Levik YS. The direction of postural instability affects postural reactions to ankle muscle vibration in humans. *Neuroscience Letters* 2000c ; 292(2) : 103-6.
- Ivanenko YP, Wright WG, Gurfinkel VS, Horak F, Cordo P. Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements. *Experimental Brain Research* 2006 ; 169(2) : 255-60.

- Jacobs R, Branemark R, Olmarker K, Rydevik B, Van Steenberghe D, Branemark PI. Evaluation of the psychophysical detection threshold level for vibrotactile and pressure stimulation of prosthetic limbs using bone anchorage or soft tissue support. *Prosthetics and Orthotics International* 2000 ; 24(2) : 133-42.
- Jahn K, Deutschlander A, Stephan T, Strupp M, Wiesmann M, Brandt T. Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage* 2004 ; 22(4) : 1722-31.
- Jeannerod M. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage* 2001 ; 14(1) : S103-S109.
- Jeka J, Oie KS, Kiemel T. Multisensory information for human postural control: integrating touch and vision. *Experimental Brain Research* 2000 ; 134(1) : 107-25.
- Jelic M, Eldar R. Rehabilitation following major traumatic amputation of lower limbs - A review. *Critical Reviews in Physical and Rehabilitation Medicine* 2003 ; 15(3&4) : 235-52.
- Jensen TS, Krebs B, Nielsen J, Rasmussen P. Phantom limb, phantom pain and stump pain in amputees during the first 6 months following limb amputation. *Pain* 1983 ; 17(3) : 243-56.
- Johannsen L, Ackermann H, Karnath HO. Lasting amelioration of spatial neglect by treatment with neck muscle vibration even without concurrent training. *Journal of Rehabilitation Medicine* 2003 ; 35(6) : 249-53.
- Jones ME, Bashford GM, Bliokas VV. Weight-bearing, pain and walking velocity during primary transtibial amputee rehabilitation. *Clinical Rehabilitation* 2001 ; 15(2) : 172-6.
- Jueptner M, Weiller C. A review of differences between basal ganglia and cerebellar control of movements as revealed by functional imaging studies. *Brain* 1998 ; 121(8) : 1437-49.
- Karnath HO, Christ K, Hartje W. Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline. *Brain* 1993 ; 116(2) : 383-96.
- Karnath H-O. Subjective body orientation in neglect and the interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation. *Brain* 1994 ; 117(Pt 5) : 1001-12.
- Karnath H-O, Sievering D, Fetter M. The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective "straight ahead" orientation in man. *Experimental Brain Research* 1994 ; 101(1) : 140-6.
- Karnath H-O. Transcutaneous electrical stimulation and vibration of neck muscles in neglect. *Experimental Brain Research* 1995 ; 105(2) : 321-4.
- Karnath HO, Ferber S, Dichgans J. The neural representation of postural control in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2000a ; 97(25) : 13931-6.
- Karnath HO, Ferber S, Dichgans J. The origin of contraversive pushing: evidence for a second graviceptive system in humans. *Neurology* 2000b ; 55(9) : 1298-304.
- Karnath HO, Konczak J, Dichgans J. Effect of prolonged neck muscle vibration on lateral head tilt in severe spasmodic torticollis. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry* 2000c ; 69(5) : 658-60.
- Karnath H-O, Reich E, Rorden C, Fetter M, Driver J. The perception of body orientation after neck-proprioceptive stimulation. Effect of time and of visual cueing. *Experimental Brain Research* 2002 ; 143(3) : 350-8.

- Karnath HO, Broetz D. Understanding and treating "pusher syndrome". *Physical Therapy* 2003 ; 83(12) : 1119-25.
- Karnath H-O, Baier B, Nagele T. Awareness of the functioning of one's own limbs mediated by the insular cortex? *Journal of Neuroscience* 2005 ; 25(31) : 7134-8.
- Kasai T, Yahagi S, Shimura K. Effect of vibration-induced postural illusion on anticipatory postural adjustment of voluntary arm movement in standing humans. *Gait & Posture* 2002 ; 15(1) : 94-100.
- Kavounoudias A, Roll R, Roll J-P. The plantar sole is a 'dynamometric map' for human balance control. *Neuroreport* 1998 ; 9(14) : 3247-52.
- Kavounoudias A, Gilhodes JC, Roll R, Roll J-P. From balance regulation to body orientation: two goals for muscle proprioceptive information processing? *Experimental Brain Research* 1999 ; 124(1) : 80-8.
- Kavounoudias A, Roll R, Roll J-P. Foot sole and ankle muscle inputs contribute jointly to human erect posture regulation. *Journal of Physiology* 2001 ; 532(3) : 869-78.
- Kluzik J, Horak FB, Peterka RJ. Differences in preferred reference frames for postural orientation shown by after-effects of stance on an inclined surface. *Experimental Brain Research* 2005 ; 162(4) : 474-89.
- Koenig E, Dichgans J. Aftereffects of vestibular and optokinetic stimulation and their interaction. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1981 ; 374 : 434-45.
- Kohnstamm O. Demonstration einer Katatonieartigen Erscheinung beim Gesunden (Katatonusversuch). *Neurol. Zentralbl.* 1915 ; B1 34S : 290-1.
- Lackner JR, Graybiel A. Visual and postural motion aftereffects following parabolic flight. *Aviation, Space, and Environmental Medicine* 1980 ; 51(3) : 230-3.
- Lackner JR. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain* 1988 ; 111(2) : 281-97.
- Lafosse C, Kerckhofs E, Troch M, Vereeck L, Van Hoydonck G, Moeremans M, et al. Contraversive pushing and inattention of the contralesional hemisphere. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology* 2005 ; 27(4) : 460-84.
- Lajoie Y, Teasdale N, Cole JD, Burnett M, Bard C, Fleury M, et al. Gait of a deafferented subject without large myelinated sensory fibers below the neck. *Neurology* 1996 ; 47(1) : 109-15.
- Ledin T, Hafstrom A, Fransson PA, Magnusson M. Influence of neck proprioception on vibration-induced postural sway. *Acta Otolaryngologica* 2003 ; 123(5) : 594-9.
- Lee DN, Lishman JR. Visual proprioceptive control of stance. *Journal of Human Movement Studies* 1975 ; 1 : 87-95.
- Lekhel H, Popov K, Anastasopoulos D, Bronstein A, Bhatia K, Marsden CD, et al. Postural responses to vibration of neck muscles in patients with idiopathic torticollis. *Brain* 1997 ; 120(4) : 583-91.
- Lloyd DM, Shore DI, Spence C, Calvert GA. Multisensory representation of limb position in human premotor cortex. *Nature Neuroscience* 2003 ; 6(1) : 17-8.
- Loram ID, Maganaris CN, Lakie M. Paradoxical muscle movement in human standing. *Journal of Physiology* 2004 ; 556(3) : 683-9.
- Loram ID, Maganaris CN, Lakie M. Active, non-spring-like muscle movements in human postural sway: how might paradoxical changes in muscle length be produced? *Journal of Physiology* 2005a ; 564(1) : 281-93.

- Loram ID, Maganaris CN, Lakie M. Human postural sway results from frequent, ballistic bias impulses by soleus and gastrocnemius. *Journal of Physiology* 2005b ; 564(1) : 295-311.
- Lotze M, Grodd W, Birbaumer N, Erb M, Huse E, Flor H. Does use of a myoelectric prosthesis prevent cortical reorganization and phantom limb pain? *Nature Neuroscience* 1999 ; 2(6) : 501-2.
- Lucy SD, Hayes KC. Postural sway profiles: normal subjects and subjects with cerebellar ataxia. *Physiotherapy Canada* 1985 ; 37(3) : 140-8.
- Lund S. Postural effects of neck muscle vibration in man. *Experientia* 1980 ; 36(12) : 1398.
- Lund S, Broberg C. Effects of different head positions on postural sway in man induced by a reproducible vestibular error signal. *Acta Physiologica Scandinavica* 1983 ; 117(2) : 307-9.
- Maki BE, Holliday PJ, Topper AK. A prospective study of postural balance and risk of falling in an ambulatory and independent elderly population. *Journal of Gerontology* 1994 ; 49(2) : M72-M84.
- Malouin F, Richards CL, Jackson PL, Dumas F, Doyon J. Brain activations during motor imagery of locomotor-related tasks: a PET study. *Human Brain Mapping* 2003 ; 19(1) : 47-62.
- Massion J. Postural control systems in developmental perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 1998 ; 22(4) : 465-72.
- Massion J, Alexandrov A, Frolov A. Why and how are posture and movement coordinated? *Progress in Brain Research* 2004 ; 143 : 13-27.
- Mathis J, Gurfinkel VS, Struppler A. Facilitation of motor evoked potentials by postcontraction response (Kohnstamm phenomenon). *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control* 1996 ; 101(4) : 289-97.
- Mattay VS, Weinberger DR. Organization of the human motor system as studied by functional magnetic resonance imaging. *European Journal of Radiology* 1999 ; 30(2) : 105-14.
- Mattingley JB, Husain M, Rorden C, Kennard C, Driver J. Motor role of human inferior parietal lobe revealed in unilateral neglect patients. *Nature* 1998 ; 392(6672) : 179-82.
- Maurer C, Mergner T, Bolha B, Hlavacka F. Vestibular, visual, and somatosensory contributions to human control of upright stance. *Neuroscience Letters* 2000 ; 281(2-3) : 99-102.
- Maurer C, Peterka RJ. A new interpretation of spontaneous sway measures based on a simple model of human postural control. *Journal of Neurophysiology* 2005 ; 93(1) : 189-200.
- Mazzaro N, Grey MJ, Sinkjaer T. Contribution of afferent feedback to the soleus muscle activity during human locomotion. *Journal of Neurophysiology* 2005 ; 93(1) : 167-77.
- Melzack R,Coderre TJ, Katz J, Vaccarino AL. Central neuroplasticity and pathological pain. *Annals of New York Academy of Science* 2001 ; 933(1) : 157-74.
- Meyer PF, Oddsson LI, De Luca CJ. The role of plantar cutaneous sensation in unperturbed stance. *Experimental Brain Research* 2004 ; 156(4) : 505-12.
- Mima T, Sadato N, Yazawa S, Hanakawa T, Fukuyama H, Yonekura Y, et al. Brain structures related to active and passive finger movements in man. *Brain* 1999 ; 122(10) : 1989-97.
- Nadollek H, Brauer S, Isles R. Outcomes after trans-tibial amputation: the relationship between quiet stance ability, strength of hip abductor muscles and gait. *Physiotherapy Research International* 2002 ; 7(4) : 203-14.

- Nair DG, Purcott KL, Fuchs A, Steinberg F, Kelso JAS. Cortical and cerebellar activity of the human brain during imagined and executed unimanual and bimanual action sequences: a functional MRI study. *Cognitive Brain Research* 2003 ; 15(3) : 250-60.
- Naito E, Ehrsson HH, Geyer S, Zilles K, Roland PE. Illusory arm movements activate cortical motor areas: A positron emission tomography study. *Journal of Neuroscience* 1999 ; 19(14) : 6134-44.
- Naito E, Ehrsson HH. Kinesthetic illusion of wrist movement activates motor-related areas. *Neuroreport* 2001 ; 12(17) : 3805-9.
- Naito E, Roland PE, Ehrsson HH. I feel my hand moving: a new role of the primary motor cortex in somatic perception of limb movement. *Neuron* 2002 ; 36(5) : 979-88.
- Naito E, Roland PE, Grefkes C, Choi HJ, Eickhoff S, Geyer S, et al. Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinesthesia. *Journal of Neurophysiology* 2004 ; 19(14) : 6134-44.
- Ouchi Y, Okada H, Yoshikawa E, Nobezawa S, Futatsubashi M. Brain activation during maintenance of standing postures in humans. *Brain* 1999 ; 122(2) : 329-38.
- Ouchi Y, Okada H, Yoshikawa E, Futatsubashi M, Nobezawa S. Absolute changes in regional cerebral blood flow in association with upright posture in humans: an orthostatic PET study. *Journal of Nuclear Medicine* 2001 ; 42(5) : 707-12.
- Paillard J, Jordan P, Brouchon M. Visual motion cues in prismatic adaptation: evidence of two separate and additive processes. *Acta Psychologica* 1981 ; 48(1-3) : 253-70.
- Parkinson A, McDonagh M. Evidence for positive force feedback during involuntary aftercontractions. *Experimental Brain Research* 2006. Sous presse.
- Pedersen PM, Wandel A, Jorgensen HS, Nakayama H, Raaschou HO, Olsen TS. Ipsilateral pushing in stroke: Incidence, relation to neuropsychological symptoms, and impact on rehabilitation. The Copenhagen stroke study. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 1996 ; 77(1) : 25-8.
- Peinemann A, Reimer B, Loer C, Quartarone A, Munchau A, Conrad B, et al. Long-lasting increase in corticospinal excitability after 1800 pulses of subthreshold 5 Hz repetitive TMS to the primary motor cortex. *Clinical Neurophysiology* 2004 ; 115(7) : 1519-26.
- Penhune VB, Doyon J. Dynamic cortical and subcortical networks in learning and delayed recall of timed motor sequences. *Journal of Neuroscience* 2002 ; 22(4) : 1397-406.
- Perennou DA, Leblond C, Amblard B, Micallef JP, Rouget E, Pelissier J. The polymodal sensory cortex is crucial for controlling lateral postural stability: evidence from stroke patients. *Brain Research Bulletin* 2000 ; 53(3) : 359-65.
- Perennou DA, Amblard B, Laassel EM, Benaïm C, Herisson C, Pelissier J. Understanding the pusher behavior of some stroke patients with spatial deficits: A pilot study. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 2002 ; 83(4) : 570-5.
- Piéron H. *Vocabulaire de la psychologie*. 2nde ed. Paris: Presses Universitaires de France, 1957.
- Popov K, Lekhel H, Bronstein A, Gresty M. Postural responses to vibration of neck muscles in patients with unilateral vestibular lesions. *Neuroscience Letters* 1996 ; 214(2-3) : 202-4.
- Prieto TE, Myklebust JB, Hoffmann RG, Lovett EG, Myklebust BM. Measures of postural steadiness: differences between healthy young and elderly adults. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering* 1996 ; 43 (9) : 956-66.

- Radovanovic S, Korotkov A, Ljubisavljevic M, Lyskov E, Thunberg J, Kataeva G, et al. Comparison of brain activity during different types of proprioceptive inputs: a positron emission tomography study. *Experimental Brain Research* 2002 ; 143(3) : 276-85.
- Ramachandran VS, Stewart M, Rogers-Ramachandran DC. Perceptual correlates of massive cortical reorganization. *Neuroreport* 1992 ; 3(7) : 583-6.
- Ramachandran VS, Rogers-Ramachandran D. Phantom limbs and neural plasticity. *Archives of Neurology* 2000 ; 57(3) : 317-20.
- Reason J, Wagner H, Dewhurst D. A visually-driven postural after-effect. *Acta Psychologica* 1981 ; 48(1-3) : 241-51.
- Redding GM, Wallace B. Effects of movement duration and visual feedback on visual and proprioceptive components of prism adaptation. *Journal of Motor Behavior* 1994 ; 26(3) : 257-66.
- Redding GM, Rossetti Y, Wallace B. Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 2005 ; 29(3) : 431-44.
- Ribot-Ciscar E, Tardy-Gervet M-F, Vedel J-P, Roll J-P. Post-contraction changes in human muscle spindle resting discharge and stretch sensitivity. *Experimental Brain Research* 1991 ; 86(3) : 673-8.
- Ribot-Ciscar E, Roll JP, Gilhodes J-C. Human motor unit activity during post-vibratory and imitative voluntary muscle contractions. *Brain Research* 1996 ; 716(1-2) : 84-90.
- Ribot-Ciscar E, Rossi-Durand C, Roll J-P. Muscle spindle activity following muscle tendon vibration in man. *Neuroscience Letters* 1998 ; 258(3) : 147-50.
- Riley MA, Wong S, Mitra S, Turvey MT. Common effects of touch and vision on postural parameters. *Experimental Brain Research* 1997 ; 117(1) : 165-70.
- Rogers DK, Bendrups AP, Lewis MM. Disturbed proprioception following a period of muscle vibration in humans. *Neuroscience Letters* 1985 ; 57(2) : 147-52.
- Roland PE. Cortical organization of voluntary behavior in man. *Human Neurobiology* 1985 ; 4(3) : 155-67.
- Roll J-P, Gilhodes J-C, Tardy-Gervet M-F. Effets perceptifs et moteurs des vibrations musculaires chez l'homme normal : mise en evidence d'une reponse des muscles antagonistes. *Archives Italiennes De Biologie* 1980 ; 118 : 51-71.
- Roll J-P, Vedel J-P. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Experimental Brain Research* 1982 ; 47(2) : 177-90.
- Roll J-P, Roll R. Extraocular proprioception as an element of postural reference and spatial coding of retinal information. *Agressologie* 1987 ; 28(9) : 905-12.
- Roll J-P, Roll R. From eye to foot : A proprioceptive chain involved in postural control. Amblard B, Berthoz A, Clarac F. *Posture and Gait : Development, adaptation and modulation*. Amsterdam : Excerpta Medica, 1988 : 155-64.
- Roll J-P, Vedel J-P, Ribot E. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Experimental Brain Research* 1989a ; 76(1) : 213-22.
- Roll J-P, Vedel J-P, Roll R. Eye, head and skeletal muscle spindle feedback in the elaboration of body references. *Progress in Brain Research* 1989b ; 80 : 113-23 Discussion 57-60.
- Roll J-P, Roll R, Velay J-L. Proprioception as a link between body space and extra-personal space. Paillard J. *Brain and Space*. New York : Oxford Science Publications, 1991 : 112-32.

- Roll R, Gilhodes J-C, Roll J-P, Popov K, Charade O, Gurfinkel VS. Proprioceptive information processing in weightlessness. *Experimental Brain Research* 1998 ; 122(4) : 393-402.
- Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness. *Neuroreport* 2002 ; 13(15) : 1957-61.
- Roll J-P, Roll R. A la recherche du corps perdu. *Cerveau & Psycho* 2004 ; 5 : 62-7.
- Romaiguere P, Anton J-L, Roth M, Casini L, Roll J-P. Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Cognitive Brain Research* 2003 ; 16(1) : 74-82.
- Romaiguere P, Calvin S, Roll J-P. Transcranial magnetic stimulation of the sensorimotor cortex alters kinaesthesia. *Neuroreport* 2005 ; 16(7) : 693-7.
- Roux FE, Lotterie JA, Cassol E, Lazorthes Y, Sol JC, Berry I. Cortical areas involved in virtual movement of phantom limbs: comparison with normal subjects. *Neurosurgery* 2003 ; 53(6) : 1342-52 + voir 1352-3.
- Sakuma A, Aihara Y. Influence of proprioceptive input from leg, thigh, trunk and neck muscles on the equilibrium of standing. *Nippon Jibiinkoka Gakkai Kaiho* 1999 ; 102(5) : 643-9.
- Samii A, Wassermann EM, Ikoma K, Mercuri B, Hallett M. Characterization of postexercise facilitation and depression of motor evoked potentials to transcranial magnetic stimulation. *Neurology* 1996 ; 46(5) : 1376-82.
- Samii A, Wassermann EM, Hallett M. Post-exercise depression of motor evoked potentials as a function of exercise duration. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control* 1997 ; 105(5) : 352-6.
- Sapirstein MR, Herman RC, Wallace GB. A study of aftercontraction. *American Journal of Physiology* 1937 ; 119 : 549-56.
- Schindler I, Kerkhoff G, Karnath H-O, Keller I, Goldenberg G. Neck muscle vibration induces lasting recovery in spatial neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry* 2002 ; 73(4) : 412-9.
- Schneider C, Lavoie BA, Capaday C. On the origin of the soleus H-reflex modulation pattern during human walking and its task-dependent differences. *Journal of Neurophysiology* 2000 ; 83(5) : 2881-90.
- Scott SH. Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. *Nature Review Neuroscience* 2004 ; 5(7) : 532-46.
- Shadmehr R, Holcomb HH. Neural correlates of motor memory consolidation. *Science* 1997 ; 277(5327) : 821-5.
- Sherrington CS. *Integrative action of the Nervous System*. 1st ed. London : Constable, 1906.
- Shu ZJ, Swindale NV, Cynader MS. Spectral motion produces an auditory after-effect. *Nature* 1993 ; 364(6439) : 721-3.
- Slijper H, Latash ML. The effects of muscle vibration on anticipatory postural adjustments. *Brain Research* 2004 ; 1015(1-2) : 57-72.
- Slobounov S, Hallett M, Stanhope S, Shibasaki H. Role of cerebral cortex in human postural control: an EEG study. *Clinical Neurophysiology* 2005 ; 116(2) : 315-23.
- Smith MA, Shadmehr R. Intact ability to learn internal models of arm dynamics in huntington's disease but not cerebellar degeneration. *Journal of Neurophysiology* 2005 ; 93(5) : 2809-21.

- Snijders HJ, Holmes NP, Spence C. Direction-dependent integration of vision and proprioception in reaching under the influence of the mirror illusion. *Neuropsychologia* 2006 ; Sous presse.
- Sorensen KL, Hollands MA, Patla E. The effects of human ankle muscle vibration on posture and balance during adaptive locomotion. *Experimental Brain Research* 2002 ; 143(1) : 24-34.
- Staines WR, McIlroy WE, Brooke JD. Cortical representation of whole-body movement is modulated by proprioceptive discharge in humans. *Experimental Brain Research* 2001 ; 138(2) : 235-42.
- Stal F, Fransson PA, Magnusson M, Karlberg M. Effects of hypothermic anesthesia of the feet on vibration-induced body sway and adaptation. *Journal of Vestibular Research* 2003 ; 13(1) : 39-52.
- Steyvers M, Levin O, Verschueren SM, Swinnen SP. Frequency-dependent effects of muscle tendon vibration on corticospinal excitability: a TMS study. *Experimental Brain Research* 2003 ; 151(1) : 9-14.
- Stuart M, Butler JE, Collins DF, Taylor JL, Gandevia SC. The history of contraction of the wrist flexors can change cortical excitability. *Journal of Physiology* 2002 ; 545(3) : 731-37.
- Summers GD, Morrison JD, Cochrane GM. Foot loading characteristics of amputees and normal subjects. *Prosthetics and Orthotics International* 1987 ; 11 : 33-9.
- Thach WT, Goodkin HP, Keating JG. The cerebellum and the adaptive coordination of movement. *Annual Review of Neuroscience* 1992 ; 15(1) : 403-42.
- Thoumie P, Do MC. Changes in motor activity and biomechanics during balance recovery following cutaneous and muscular deafferentation. *Experimental Brain Research*. 1996 Jul ; 110(2) : 289-97.
- Toni I, Shah NJ, Fink GR, Thoenissen D, Passingham RE, Zilles K. Multiple movement representations in the human brain: an event-related fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience* 2002 ; 14(5) : 769-84.
- Turner RS, Desmurget M, Grethe J, Crutcher MD, Grafton ST. Motor subcircuits mediating the control of movement extent and speed. *Journal of Neurophysiology* 2003 ; 90(6) : 3958-66.
- Ungerleider LG, Doyon J, Karni A. Imaging brain plasticity during motor skill learning. *Neurobiology of Learning and Memory* 2002 ; 78(3) : 553-64.
- Vallar G, Lobel E, Galati G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D. A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Experimental Brain Research* 1999 ; 124(3) : 281-6.
- Vallbo AB. Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contractions. Amplitude relations between spindle frequency and torque. *Acta physiologica. Scandinavica*. 1974 ; 90(2) : 319-36.
- van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P. When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Current Biology* 2002 ; 12(10) : 834-7.
- Vedel J-P, Roll J-P. Muscle spindle contribution to the coding of motor activities in Man. *Experimental Brain Research*, 1983 ; Suppl. 7 : 253-65.
- Verschueren SM, Cordo PJ, Swinnen SP. Representation of wrist joint kinematics by the ensemble of muscle spindles from synergistic muscles. *Journal of Neurophysiology* 1998 ; 79(5) : 2265-76.
- Verschueren SM, Swinnen SP, Desloovere K, Duysens J. Effects of tendon vibration on the spatiotemporal characteristics of human locomotion. *Experimental Brain Research* 2002 ; 143(2) : 231-9.
- Vogels IM, Kappers AM, Koenderink JJ. Haptic aftereffect of curved surfaces. *Perception* 1996 ; 25(1) : 109-19.

- Wall JT, Xu J, Wang X. Human brain plasticity: an emerging view of the multiple substrates and mechanisms that cause cortical changes and related sensory dysfunctions after injuries of sensory inputs from the body. *Brain Research Reviews* 2002 ; 39(2-3) : 181-215.
- Wardman DL, Taylor JL, Fitzpatrick RC. Effects of galvanic vestibular stimulation on human posture and perception while standing. *Journal of Physiology* 2003 ; 551(3) : 1033-42.
- Weiller C, Juptner M, Fellows S, Rijntjes M, Leonhardt G, Kiebel S, et al. Brain representation of active and passive movements. *NeuroImage* 1996 ; 4(2) : 105-10.
- Wexler BE, Fulbright RK, Lacadie CM, Skudlarski P, Kelz MB, Constable RT, et al. An fMRI study of the human cortical motor system response to increasing functional demands. *Magnetic Resonance Imaging* 1997 ; 15(4) : 385-96.
- Wierzbicka MM, Gilhodes J-C, Roll J-P. Vibration-induced postural posteffects. *Journal of Neurophysiology* 1998 ; 79(1) : 143-50.
- Wilson LR, Gandevia SC, Burke D. Increased resting discharge of human spindle afferents following voluntary contractions. *Journal of Physiology* 1995 ; 488 (Pt 3) : 833-40.
- Winter DA. Human balance and posture control during standing and walking. *Gait & Posture* 1995 ; 3(4) : 193-214.
- Winter DA, Prince F, Frank JS, Powell C, Zabjek KF. Unified theory regarding A/P and M/L balance in quiet stance. *Journal of Neurophysiology* 1996 ; 75(6) : 2334-43.
- Wise SP, Boussaoud D, Johnson PB, Caminiti R. Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annual Review of Neuroscience* 1997 ; 20(1) : 25-42.
- Woldag H, Hummelsheim H. Evidence-based physiotherapeutic concepts for improving arm and hand function in stroke patients: a review. *Journal of Neurology* 2002 ; 249(5) : 518-28.
- Wolpert DM, Goodbody SJ, Husain M. Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience* 1998a ; 1(6) : 529-33.
- Wolpert DM, Miall RC, Kawato M. Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences* 1998b ; 2(9) : 338-47.

Crédits iconographiques

Figure 1 : Reprinted, with permission, from the Annual Review of Neuroscience, Volume 15 © 1992 by Annual Reviews. www.annualreviews.org

Figures 2 et 3 : Reprinted from Neuroscience Letters, 135(2), Gilhodes J-C, Gurfinkel VS, Roll J-P. Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis, 247-251. © 1992, with permission from Elsevier

Figure 4 : Reprinted from Journal of Neurophysiology, 79(1), Wierzbicka MM, Gilhodes J-C, Roll J-P. Vibration-induced postural posteffects, 143-150. © 1998, used with permission from the American Psychological Society

Figure 5 : Experimental Brain Research, 169(2), 2006, 255-260, Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements, Ivanenko YP, Wright WG, Gurfinkel VS, Horak F, Cordo P. Figure 1. © Springer-Verlag 2005. With kind permission of Springer Science and Business Media.

Figure 6 : Reprinted from Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 22(4), Massion J. Postural control systems in developmental perspective, 465-472. © 1998, with permission from Elsevier

Figure 7 : Experimental Brain Research, 124(1), 1999, 80-88, From balance regulation to body orientation: two goals for muscle proprioceptive information processing?, Kavounoudias A, Gilhodes J-C, Roll R, Roll J-P Figure 3. © Springer-Verlag 1999. With kind permission of Springer Science and Business Media.

Figure 8 : Reprinted from Journal of Physiology 1999519 Part 1, Ivanenko YP, Grasso R, Lacquaniti F. Effect of gaze on postural responses to neck proprioceptive and vestibular stimulation in humans, 301-14. © 1999 used with permission from Blackwell Publishing

Figure 9 : Kavounoudias A, Roll R, Roll J-P. The plantar sole is a 'dynamometric map' for human balance control. Neuroreport, 9(14), 3247-3252. © 1998, with kind permission from Lippincott Williams & Wilkins

Roll R, Kavounoudias A, Roll, J-P. Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness Neuroreport 13(15) 1957-1961. © 2002, with kind permission from Lippincott Williams & Wilkins

Article

Experimental Brain Research, 158(1), 2004, 58-66, Long-lasting body leanings following neck muscle isometric contractions, Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll J-P. © Springer-Verlag 2004. With kind permission of Springer Science and Business Media