Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie

École Doctorale Cerveau, Cognition et Comportement

présentée par

Christophe LALANNE

Pour l'obtention du grade de
Docteur de l'Université Pierre et Marie Curie

Spécialité Sciences Cognitives

Formes et mouvements : de la perception à l'action

Soutenue le 28/09/2006

devant le jury composé de :

Dr. Jean Lorenceau	Directeur de Thèse
Pr. Marie Vidailhet	Examinateur
Dr. Jacques Droulez	Examinateur
Dr. Agnès Roby-Brami	Examinateur
Dr. Guillaume Masson	Rapporteur
Dr. Édouard Gentaz	Rapporteur

A ma famille,

Seb, Denis, et l'un des trois de P. Valéry qui a quelque chose à faire...

Remerciements

Je souhaite en premier lieu remercier mon Directeur de Thèse, Jean Lorenceau, pour les discussions scientifiques que nous avons pu avoir ensemble et qui ont pour beaucoup contribué à la structuration progressive de ce travail de recherches ;

Je remercie également les responsables de mes deux laboratoires successifs, Yves Frégnac (UNIC, CNRS UPR 2191) et Bernard Renaud/Line Garnero (LENA, CNRS UPR 640), qui m'ont accueilli dans leurs locaux pour réaliser les expérimentations relatives à cette thèse ;

Je tiens également à adresser mes remerciements à l'ensemble des membres du jury, M^{mes} M. Vidailhet et A. Roby-Brami, *MM.* J. Droulez, G. Masson et E. Gentaz, qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'évaluer ce travail ;

J'adresse également mes plus amicaux souvenirs à l'ensemble des personnes que j'ai eu l'occasion de cotoyer durant ma thèse, au sein de ces deux laboratoires, ou dans la vraie vie : Alice, Piéro, Manu, Damien, Gilles, Cyril, Peggy, Adrien, Boris, Pierre, Laure, Marion, Anne, Cédric, Agnès, Yann, Zoé, Max, Laurence, Shasha, Jean-Didier... et que celles et ceux que j'ai oubliés me pardonne ;

Enfin, que soient également remerciés l'ensemble des sujets qui ont bien voulu consacrer de leur temps (souvent précieux) à mes expériences.

Résumé

Nous nous intéressons dans cette thèse aux interactions perceptivo-motrices dans le cadre d'actions intentionnelles visuellement guidées. L'influence de la cohérence perceptive visuelle et des informations contextuelles de mouvement sur les performances perceptives et sensorimotrices est étudiée parallèlement dans une série de six expériences utilisant deux classes de stimuli visuels et trois paradigmes visuo-moteurs différents. Nous montrons dans la première expérience que la manipulation de la cohérence perceptive induit des biais différentiels sur les performances de conduite et de poursuite de différentes cibles, bien caractérisées sur le plan spatial. Parallèlement, on constate une dégradation des performances perceptives en situation passive lors de la localisation spatiale relative du centre invisible de ces cibles. Dans trois autres expériences portant sur le pointage de ces mêmes cibles présentées statiquement ou en mouvement, nous montrons que cet effet de la cohérence perceptive est qualitativement similaire lors de jugements de localisation par pointage en comparaison des réponses catégorielles précédentes. Ces expériences permettent également de préciser la contribution relative des informations de mouvement et des indices géométriques dans les biais observés, en montrant que ces derniers sont mieux utilisés lorsqu'ils ne sont pas associés à des informations locales de mouvement.Enfin, les deux dernières expériences soulignent l'influence des informations contextuelles de mouvement dans la perception de la direction du mouvement d'une cible, mais également dans les performances de poursuite manuelle et le comportement oculomoteur. Ces résultats suggèrent que l'information traitée par le système visuel dans le cadre d'une décision perceptive est accessible et utilisée par les structures impliquées dans le contrôle de l'action intentionnelle.

Sommaire

Chapitre 1

Introduction

> La compréhension de l'esprit n'est peut-être pas une tâche aussi compliquée que l'a espéré notre vanité . . .

Le comportement humain se définit par ses mécanismes d'action et de perception, ainsi que ses capacités cognitives de représentation et d'interprétation du monde et des objets qui le composent. La perception est nécessairement multisensorielle, en raison de la convergence d'informations issues des capteurs proprioceptifs — qui renseignent sur l'état interne du sujet, et de capteurs extéroceptifs — modalités visuelle, auditive, tactilo-kinesthésique, assurant la prise d'informations dans l'environnement externe. Elle est par ailleurs considérée comme active, dans la mesure où elle constitue un processus de recherche d'informations, pertinentes pour la tâche en cours, répondant aux exigences d'un système adaptatif doté de capacités de représentation cognitive, qui formule des hypothèses sur les conséquences de l'action et cherche à y répondre. La planification et la réalisation de l'action nécessitent quant à elles l'accès à des ressources sensorielles et motrices précises, tenant compte à la fois des contraintes mécaniques et biologiques inhérentes à tout être humain, mais aussi de l'intégration spatiale et temporelle des informations traitées par les différentes modalités sensorielles. Sur le plan comportemental, les représentations associées à ces boucles sensorimotrices sont nécessairement à caractère réactif et prédictif, ou anticipateur, permettant ainsi un comportement individuel adapté à la situation.

L'articulation étroite, observée depuis quelques années, entre les sciences du comportement, comme la psychologie expérimentale, et les travaux réalisés en neurophysiologie, en biomécanique et en imagerie fonctionnelle, reflète sans aucun doute la volonté d'une approche intégrative dans l'étude du sujet humain, dans ses aspects tout autant perceptifs que cognitifs. Dans ce contexte, on admet l'hypothèse que les traitements perceptifs réalisés par l'organisme biologique contraignent d'une certaine manière les traitements cognitifs, dits de plus haut niveau, ces derniers se « réverbérant » sur les traitements précoces de traitement de l'information perceptive et motrice, et que l'ensemble de ces processus s'inscrivent au sein de boucles sensorimotrices dans lesquelles sont mis en oeuvre des représentations de l'information très flexibles. A ce titre, la saisie et la manipulation d'objets dans l'environnement (naturel ou virtuel) fait intervenir un ensemble de traitements visuo-moteurs hautement spécialisés, dont les modalités d'interaction sont encore mal comprises. L'intégration de multiples sources d'informations sensorielles (principalement visuelle et proprioceptive), associée à la production d'un comportement moteur précis, font de la coordination visuo-manuelle un sujet d'étude privilégié pour tenter de comprendre la nature de ces interactions. Dans ce cadre, les traitements visuels, parmi lesquels figurent la sélection et l'utilisation de l'information visuelle, par le biais du rétrocontrôle visuel, s'avèrent être hautement spécifiques du contexte dans lequel le geste moteur est réalisé, et apparaissent ainsi difficilement dissociables de l'action qu'ils guident ou permettent de contrôler. Ce travail de recherches a pour but d'étudier le rôle de la cohérence perceptive de différentes cibles visuelles et l'influence des informations contextuelles de mouvement à la fois sur les performances perceptives et sur les performances sensorimotrices.

Nous présentons dans le chapitre 2 un cadre théorique incluant (i) un corpus de résultats expérimentaux attestant de l'étroite coordination entre les processus d'organisation perceptive et ceux assurant le contrôle de l'action volontaire, (ii) les principaux modèles interprétatifs proposés pour rendre compte des résultats observés, ainsi que (iii) les corrélats anatomiques et physiologiques de ces interactions senorimotrices. Dans un premier temps, nous nous intéresserons à l'étude des performances motrices lorsque la stimulation sensorielle concomittante est manipulée (§ 2.1.2). Puis, nous aborderons le rôle des mouvements actifs dans la structuration de l'espace perceptif et leur influence dans les processus de décision perceptive (§ 2.1.3), avant d'étudier les travaux plus récents où la réponse des systèmes perceptif et moteur est étudiée conjointement dans des tâches utilisant sur des configurations illusoires (§ 2.2.1) ou portant sur l'analyse de cibles en mouvement (§ 2.2.2). Ceux-ci fournissent des arguments expérimentaux amenant à s'interroger sur la nature des représentations guidant les activités perceptives et sensorimotrices (représentations séparées *vs.* partagées), et que nous considérons comme étant l'ancrage théorique central de la thèse. Un autre domaine d'études susceptible d'apporter un éclairage complémentaire sur ces processus dynamiques de couplage entre perception et action concerne la coordination oculo-manuelle, ce qui nous permettra de nous interroger également sur la nature des représentations spatiales élaborées dans le cadre d'une réponse sensorimotrice (§ 2.3). Finalement, les corrélats physiologiques et anatomo-fonctionnels, largement complémentaires des modèles théoriques précédents, seront abordés dans une dernière partie (§ 2.4). Nous préciserons ensuite la problématique générale de cette thèse et son positionnement théorique parmi l'ensemble des études évoquées (§ 2.5).

L'hypothèse de travail guidant ce travail est que le système oculomoteur et le système de contrôle manuel ont accès aux informations qui sont analysées par le système visuel et interprétées dans le cadre d'une décision perceptive. Pour tester ces hypothèses, nous utilisons des stimuli dont le mouvement perçu peut être manipulé soit en masquant partiellement certaines informations géométriques, soit en associant des informations contextuelles de mouvement congruentes au mouvement d'un stimulus cible. Nous mesurons alors *parallèlement* l'effet de ces manipulations sur les performances perceptives et sensorimotrices dans des double-tâches visuo-manuelle ou oculo-visuelle. Les expérimentations réalisées dans le cadre de cette thèse sont présentées dans les trois chapitres suivants (chap. 3–5). Nous étudions dans le chapitre 3 le rôle de la cohérence perceptive de différentes cibles visuelles dans une tâche purement perceptive (jugement de localisation spatiale) et dans deux tâches de coordination visuo-manuelle (conduite et poursuite de ces mêmes cibles). Avec le même matériel expérimental, nous étudions dans le chapitre 4 les performances de localisation spatiale de ces cibles lorsque la modalité de réponse est un geste manuel de pointage à l'aide d'un stylet, et que les cibles sont présentées soit en mouvement soit en position statique, avec des durées variables de présentation dans ce dernier cas. Finalement, dans le chapitre 5, nous utilisons une configuration de mouvement induit pour évaluer conjointement l'effet d'informations contextuelles de mouvement sur les performances visuo-manuelles et sur les performances oculo-visuelles de poursuite. En guise de conclusion (chap. 6), nous rappelons les principaux résultats de cette thèse et les perspectives qu'ils ouvrent au regard des modèles interprétatifs discutés dans le cadre théorique.

Chapitre 2

Cadre théorique : de la perception à l'action

2.1 Les interactions entre perception et action dans la coordination visuo-manuelle

2.1.1 Un couplage étroit entre les deux systèmes

Les théories sensorimotrices des dernières décennies ont émis l'hypothèse que la perception est contrainte par l'action, et réciproquement que l'action guide en retour la perception (Shepard, 1984; Gibson, 1979). Mais ce couplage entre perception et action, qui nécessite la mise en relation d'une information spatiale et d'une commande motrice, soulève le problème de la coordination, ou de la convergence, des informations issues des différents canaux sensori-moteurs considérés, permettant une représentation cohérente et unifiée de la réalité physique. En effet, la réalisation d'un mouvement précis nécessite l'intégration, préalablement à l'action, de signaux sensoriels et moteurs simultanés, structurés dans un cadre de référence propre, afin de calibrer, organiser et coordonner la configuration spatio-temporelle des membres effecteurs recrutés dans l'accomplissement de l'acte moteur : c'est le problème des transformations sensorimotrices et de « l'alignement des différents modes d'appréhension de l'espace » (Rossetti, 1997). Les cadres de référence, ou espaces de représentation, associés aux modalités sensorielles, somesthésiques et motrices ne sont néanmoins pas strictement superposables. De nombreux travaux expérimentaux confortent ainsi l'hypothèse de l'existence de plusieurs espaces de représentation non isomorphes à l'intérieur du cerveau (espace corporel, espace de l'objet, espace du monde physique, espace rétinien ; pour une revue, Paillard, 1991). On distinguera plus particulièrement un espace égocentrique, centré sur le corps et reposant sur des informations vestibulaires et musculo-articulaires, et un espace allocentrique, défini en coordonnées rétiniennes et portant sur les relations métriques entre les objets situés dans le champ visuel. Par exemple, la saisie d'une balle lancée selon une trajectoire particulière nécessite l'analyse visuelle de sa trajectoire (estimation de sa vitesse et du temps restant avant le contact), le déploiement des membres supérieurs et la création d'une pince de saisie pour l'attraper en plein vol. L'ensemble de ces étapes suppose par conséquent que le système moteur peut « interpréter » les informations spatiales traitées par le système visuel, afin de produire lui-même un déplacement coordonné de segments articulaires spécifiques, dans un espace dont la métrique lui est propre. D'autre part, ces mécanismes doivent être suffisamment flexibles pour permettre un codage de l'information visuelle dans l'un ou l'autre de ces référentiels, permettant par exemple de distinguer un objet approchant de soi d'un objet dont on s'approche.

Différentes théories ont donc été proposées pour expliquer l'apprentissage de cette mise en correspondance des coordonnées sensorielles relatives aux objets avec les coordonnées motrices de l'action vers ou sur ces objets. Piaget (1952, 1961) a proposé qu'à partir d'espaces séparés pour chaque modalité sensorielle, les bébés apprennent en associant, ou en intériorisant, les commandes motrices spontanément émises vers des objets situés dans l'espace extrapersonnel avec les conséquences sensorielles de ces actions spontanées. La théorie cognitive de l'invariance perceptive défendue par Gibson (1966, 1979) considère que c'est l'activité motrice, ou le mouvement propre, de l'individu qui structure la perception de l'environnement. La manière dont le sujet se déplace dans l'espace tridimensionnel et manipule les objets situés dans cet espace déterminerait et façonnerait sa vision du monde. Paillard (1986) avance quant à lui l'idée que l'espace proprioceptif, étroitement lié à la motricité, constitue le référentiel primaire à partir duquel se développent les représentations issues des informations sensorielles. Finalement, la théorie motrice de la perception prônée par Prinz (1997) postule que les modèles internes élaborés lors de la réalisation d'actes moteurs finalisés sont accessibles aux systèmes perceptifs, au travers d'un domaine (ou schéma) de représentation commun, et par l'intermédiaire duquel des signaux sensoriels et moteurs peuvent être mis en correspondance, malgré leur spécificité de codage lié au système physiologique considéré.

Ces théories de la construction des contingences sensorimotrices mettent toutefois l'accent sur le rôle prépondérant tenu par les activités motrices, et suggèrent d'une certaine manière que l'action « éduque » ou contraint la perception. Malgré tout, il n'existe pas encore de consensus sur la représentation centrale de ces informations sensorimotrices au sein du système nerveux, ni sur les mécanismes susceptibles d'assurer la convergence des informations sensorielles afférentes, guidant en sortie les productions motrices. Il n'en demeure pas moins que la question fondamentale est de savoir comment toutes les structures cérébrales impliquées dans le contrôle sensorimoteur s'organisent pour produire une réponse finalisée : existe-t-il un espace de représentation commun ou partagé pour les activités spatiales sensorimotrices et les activités « plus » cognitives, étroitement lié à un ou des mécanisme(s) d'intégration polysensorielle ; ou bien les traitements perceptifs sont-ils complètement ségrégés, sur le plan anatomique, fonctionnel et représentationnel, et indépendants, à la fois des activités motrices et des activités cognitives de l'individu ?

Pour tenter de répondre à ces interrogations, une première approche s'est centrée sur l'étude des interactions intermodales, spécifiquement impliquées dans la cognition spatiale et les activités sensorimotrices (pour une revue, Lalanne & Lorenceau, 2004). Ces études montrent que la coordination des différentes modalités sensorielles est hautement dépendante de la nature de la tâche (localisation spatiale, reconnaissance d'objets, analyse de scènes perceptives) et des relations entretenues par les indices sensoriels (proximité spatiale et temporelle, redondance *vs.* complémentarité des informations). Une combinaison adaptative des contributions de chacune des modalités sensorielles impliquées, selon leur sélectivité préferentielle ainsi que leur mode de recrutement, autoriserait l'« émergence » d'un percept multimodal. Cette voie de recherches est utile à la compréhension des interactions entre perception et action dans la mesure où la plupart des actes perceptifs sont rarement réalisés de manière complètement indépendante mais sont le plus souvent en relation avec une finalité motrice. C'est le cas par exemple lors de la reconnaissance d'un objet au travers de l'exploration manuelle, avec ou sans utilisation de la modalité visuelle. La modalité haptique est sans doute l'un des meilleurs exemples de couplage sensorimoteur, puisque celle-ci dessert à la fois la sphère perceptive, mais exerce également une influence dans le contrôle moteur. Par exemple, Wydoodt, Gentaz & Streri (2006) ont montré que la perception de la longueur d'un trajet virtuel exploré haptiquement est largement dépendante des forces produites au niveau des mouvements exploratoires manuels. D'un autre côté, le traitement des informations visuelle et proprioceptive s'avère, comme nous allons le voir, un facteur critique dans l'organisation et le contrôle des activités motrices, que ce soit la locomotion ou la réalisation de tâches manuelles complexes. Ces interactions ne semblent par ailleurs pas unidirectionnelles, et les mécanismes responsables du traitement de l'information sensorielle et des habiletés motrices doivent plutôt être abordés comme un ensemble de synergies caractéristiques du comportement adaptatif de l'individu.

De manière complémentaire, une deuxième approche s'oriente vers la caractérisation du comportement sensorimoteur dans des activités imposant la mise en relation des espaces perceptif et moteur. Celle-ci souligne l'importance de la disponibilité d'une information visuelle cohérente et congruente avec l'acte moteur, et la dépendance des traitements sensoriels servant le but de l'action au contexte dans lequel celle-ci s'inscrit (e.g. planification *vs.* contrôle). De manière générale, l'action visuellement guidée, intervenant dans de nombreuses activités réalisées par le sujet humain, possède une organisation hiérarchique et modulaire : elle consiste en une série de traitements perceptifs et moteurs élaborés incluant une phase de *préparation motrice*, la formulation d'un *plan moteur*, la *programmation du mouvement*, et l'*intégration du retour sensoriel* (Gallistel, 1980; Paillard, 1986; Jeannerod, 1997). Les mécanismes mis en œuvre dans la coordination oculo-visuo-manuelle constituent de ce fait un sujet d'étude privilégié pour aborder les relations entre cognition, perception et action. La contribution de l'information visuelle dans le contrôle des mouvements est suggérée par un ensemble cohérent et circonstancié d'observations expérimentales, exposées dans les paragraphes suivants. Néanmoins, il est vraisemblable, comme le souligne (Lacquaniti, 1996), que l'information visuelle « en ligne » ne suffit pas pour planifier une réponse motrice adéquate. Elle doit être intégrée et interprétée dans une élaboration cognitive pertinente pour le contexte spécifique d'un comportement visuomoteur donné (Jeannerod, 1988). Signalons d'une part que, si l'information visuelle semble jouer un rôle primordial dans l'organisation et la réalisation des actes moteurs, une question récurrente dans les théories du contrôle moteur est de déterminer si les mécanismes perceptifs visuels peuvent influencer les phases initiales du mouvement, à l'image des informations proprioceptives, ou s'ils ne jouent qu'un rôle de rétrocontrôle après l'exécution de la commande motrice (modèle direct en boucle fermée). En d'autres termes, ceci revient à postuler deux modes de traitement possibles pour le contrôle visuo-moteur, l'un sériel et fortement contraint par une hiérarchie de sous-traitements, et un autre, plus flexible et favorisant des mécanismes d'anticipation et de prédiction (Wolpert, 1997; Blakemore, Goodbody & Wolpert, 1998). Une autre interrogation porte sur la nature des informations auxquelles a accès le système moteur, notamment lors de la phase de contrôle d'un mouvement continu de type poursuite de cible, et en particulier sur la possibilité que les systèmes perceptif et moteur utilisent des *représentations partagées*. D'autre part, ces interactions entre système perceptif et système moteur ne semblent pas unidirectionnelles, mais au contraire réciproques dans la mesure où les activités motrices et les informations proprioceptives semblent elles-mêmes contribuer à la structuration de l'espace perceptif visuel (e.g. Wexler & Klam, 2001). Tout ceci amène à s'interroger (i) sur la façon dont se combinent les informations visuelles, proprioceptives et kinesthésiques, afin de produire une action finalisée adaptatée, et (ii) sur la nature des représentations sous-tendant cette coordination des traitements perceptifs et du comportement moteur.

Nous présentons dans les paragraphes suivants un ensemble de résultats susceptibles d'éclairer le lecteur sur la diversité et la richesse de ces interactions réciproques entre les traitements perceptifs et les productions motrices. L'objectif de cette revue bibliographique est de montrer que le système moteur peut accéder aux informations traitées par le système sensoriel et utiliser certaines des représentations élaborées guidant la décision perceptive.

2.1.2 Le rôle de l'information visuelle dans le contrôle de l'action

Différentes méthodes ont été employées pour étudier le rôle de l'information visuelle dans l'organisation des activités motrices, comme des tâches impliquant des mouvements d'atteinte, de pointage ou d'interception de cibles périphériques, ainsi que des mouvements plus élaborés de saisie, de transport et de manipulation d'objets (pour une revue, Wing, Haggard & Flanagan, 1996). Ces méthodes visent à déterminer les effets qualitatifs et quantitatifs de l'altération plus ou moins prolongée de l'espace perceptif visuel sur les performances motrices des sujets. D'une certaine manière, elles reposent sur le postulat que si la performance est affectée par le retrait d'une source particulière d'information, alors cette source d'information est très probablement nécessaire pour le contrôle du mouvement. Notons que dans ce cadre de recherches, seule la modulation des performances motrices en réponse à la manipulation de l'information visuelle est étudiée, et on ne dispose généralement pas de mesures quantitatives de l'effet de cette dernière sur une simple décision perceptive (situation passive). De telles manipulations du retour visuel ont porté principalement sur (i) la congruence du retour visuel avec l'événement moteur (synchronisation temporelle), ainsi que la durée du retour visuel (Pratt & Abrams, 1996; Elliot, Chua & Pollock, 1994; Chua & Elliot, 1993; Carlton, 1981; Smith & Bowen, 1980; Smith, 1972), (ii) les distorsions du champ visuel induites par le port de lentilles prismatiques (e.g. Elliot, Calvert, Jaeger & Jones, 1990, cf. également Welch (1978), pour une revue), et enfin (iii) l'occlusion du retour visuel, sous la forme du retrait de certains aspects de l'environnement visuel (e.g. Prablanc, Echallier, Jeannerod & Komilis, 1979).

Les effets de ces altérations expérimentales constituent une source riche d'informations sur les dimensions spatiales et temporelles des relations visuo-motrices. Smith et al. (1960) ont montré par exemple que la désynchronisation temporelle du retour visuel de l'action dans une tâche d'écriture de syllabes constituant des non-mots entraînait une dégradation caractérisée des performances motrices. Des recherches ultérieures ont montré que des délais excédant $200 - 250\,ms$ entraînent une diminution dans la précision du mouvement de poursuite, qui s'accompagne de surcroît d'altérations perceptives (Vercher & Gauthier, 1992), bien que ces altérations perceptives ne soient pas forcément perçues de manière consciente par le sujet (Slifkin & Vercher, 2001). Néanmoins, lorsque l'activité est réalisée en continu et que la trajectoire de la cible est connue, un nombre suffisant de répétitions permet d'observer un phénomène d'adaptation sensorimotrice. Foulkes & Miall (2000) ont réalisé une expérience de poursuite manuelle continue de cible visuelle, à l'aide d'un joystick, dans laquelle le retour visuel de la position du joystick était systématiquement retardé dans le temps (entre 0 et 300 ms). Les résultats montrent que les sujets s'adaptent à ce décalage temporel, cette adaptation se manifestant par une diminution des erreurs de poursuite au cours du temps.

De façon analogue, l'étude des distorsions spatiales du champ visuel a permis de mettre en évidence que l'altération du champ perceptif visuel — par exemple un décalage de 12° de l'ensemble du champ visuel induit par le port de lunettes prismatiques — entraînait des erreurs de positionnement du membre effecteur dans l'espace dans des tâches de pointage de cible. Ces erreurs correspondent à une correction motrice biaisée par l'information visuelle (e.g. Smith & Bowen, 1980). En revanche, lorsque la stimulation visuelle est prolongée (quelques heures à quelques jours selon les situations, Welch, 1978), un phénomène d'adaptation sensorimotrice apparaît et la précision des mouvements dans l'espace est à peu près comparable aux situations normales. Lors de tests dits de post-adaptation, c'est-à-dire en présence d'un champ visuel redevenu normal, on observe des erreurs de pointage symétriques et opposées en direction par rapport à celles survenues dans la phase de pré-adaptation, reflétant une recalibration biaisée des représentations proprioceptives. L'observation de ces temps d'adaptation, sur le plan spatial et temporel, relativement courts dans les mécanismes de recalibation sensorimotrice suggèrent une étroite coordination entre les espaces de représentation proprioceptif (égocentré) et visuel (allocentré). Il semblerait que cette coordination soit pour une large part tributaire de l'alignement du second sur le premier, la proprioception jouant un rôle particulier dans la planification des séquences motrices. Certains auteurs ont ainsi postulé un rôle important des mouvements actifs dans les activités de recalibration des référentiels mis en jeu dans les processus sensori-moteurs : ce recalage des référentiels serait induit par des informations proprioceptives ou par des copies des commandes motrices traitées par les centres sensoriels. Ces observations suggèrent donc un rôle effectif mais *non exclusif* de l'information visuelle sur l'action en cours de réalisation, bien qu'il y ait de fortes contraintes temporelles, ou de congruence, au niveau de ces activités perceptivo-motrices. Or ces informations visuelles sur la position de la cible ou du membre effecteur ne semblent pas « intégrées » dans les phases initiales de la programmation motrice, la durée totale de l'exécution d'un geste rapide étant en moyenne de $150 - 200\,ms$, tandis que des ajustements moteurs « en-ligne » (non-conscients) peuvent intervenir dans une fenêtre de temps de $80\,ms$ (Jeannerod, 1994; Castiello, Paulignan & Jeannerod, 1991). En particulier, dans des tâches d'interception et de poursuite de cibles, lorsque la vitesse de la cible est aléatoire, i.e. imprévisible, les mouvement de la main débutent avant que le traitement visuel du mouvement ne soit achevé et la réponse initiale de poursuite semble ne pas être influencée par la position de la cible (van Donkelaar, Lee & Gellman, 1992). Dans ce cas, on peut supposer soit que le sujet ne tient pas compte de l'intégralité de l'information visuelle, soit que le contrôle moteur s'effectue par le biais de différentes représentations internalisées de l'action qui permettent au sujet d'accomplir des séquences motrices relativement complexes, en réaction à une situation standardisée : les informations sensorielles périphériques ne constitueraient ainsi pas les seules sources d'information disponibles pour le contrôle moteur. Cette hypothèse concorde par ailleurs avec l'observation que les mécanismes anticipateurs de prédiction de la position future exercent une influence non négligeable sur les capacités humaines de poursuite ou d'interception de cible visuelle (McIntyre, Zago, Berthoz & Lacquaniti, 2001; Berthoz, 1997, pour une revue). Cette anticipation des conséquences sensorielles de l'action pourrait par conséquent être à l'origine des effets observés dans les tâches de poursuite ou d'interception de cibles visuelles. Un corrélat physiologique plausible de ces informations non sensorielles pourrait être les commandes efférentes dénommées « décharges corollaires » (Sperry, 1950) ou « copies d'efférences » dans le modèle de von Holst & Mittelstaedt (1950) (cf. également von Holst, 1954). Ces décharges corollaires pourraient de plus constituer la base de ce que l'on appelle les « modèles internes » de l'action et participer aux processus d'anticipation et de prédiction du comportement en réaction au changement d'état d'une cible externe.

Dans ce cadre, une interprétation possible est que la coordination visuo-manuelle implique l'intégration complexe d'informations multisensorielles afin d'établir des représentations cognitives des variables présentes dans la tâche (Georgopoulos, 1986; Jeannerod, 1997). Les représentations internes des propriétés physiques de l'objet externe sur lequel agir et de celles du membre effecteur sont utilisées par le cerveau pour construire un modèle de référence de l'interaction dynamique future (Lacquaniti, 1996). De tels modèles de référence peuvent être présents sous forme d'images internes qui permettent l'exploration simulée (ou virtuelle) de l'environnement et l'adaptation anticipatoire des réponses motrices aux changements de l'environnement avant qu'ils ne se produisent effectivement. L'existence d'une importante flexibilité dans l'ajustement entre les propriétés de l'environnement et les propriétés du système responsable de l'action rend par conséquent les solutions spécifiques hautement dépendantes du contexte. Le système « action » accèderait à ces représentations internes sur un mode direct ('*feedforward*') par rapport aux cibles prédictibles, mais celles-ci pourraient être réactualisées grâce aux informations périphériques afin de produire des réponses adaptées comme le proposent Ghez, Gordon, Ghilardi, Christakos & Cooper (1990). Ceci est en accord avec les travaux récents de Khan & Franks (2000) qui montrent que les sujets effectuant des tâches en présence de retour visuel de leur mouvements obtiennent de meilleures performances, en termes de précision des mouvements de pointage, par rapport aux sujets ne bénéficiant pas de retour visuel. Khan, Franks & Goodman (1998) ont proposé par ailleurs qu'avec l'entraînement, une interdépendance se développe entre la programmation du mouvement et le traitement du retour sensoriel. Ceci rejoint d'une certaine manière l'hypothèse émise par Elliot, Chua, Pollock & Lyons (1995) selon laquelle les sujets développent des stratégies de contrôle procurant une utilisation optimale du retour sensoriel.

L'ensemble de ces résultats suggèrent donc que l'information visuelle participe à l'élaboration des réponses motrices de l'individu, mais que le contrôle moteur repose également sur d'autres types d'informations comme les afférences proprioceptives ou des représentations internalisées, assimilables à des modèles de l'action. Ils révèlent en outre que les activités motrices ne sont pas de simples *productions* motrices, mais qu'elles participent de manière active aux boucles sensorimotrices impliquées dans les habiletés visuo-motrices, comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant.

2.1.3 L'influence des activités motrices dans la structuration perceptive

L'ensemble des expériences réalisées par Viviani et coll. (Viviani & Terzuolo, 1982; Viviani & McCollum, 1983; Lacquaniti, Terzuolo & Viviani, 1983; Soechting, Lacquaniti & Terzuolo, 1986) a illustré de façon remarquable les caractéristiques invariantes du geste manuel intentionnel. La mise en évidence de la relation entre la vitesse du mouvement et la courbure de la trajectoire, connue sous le nom de « loi de puissance deux-tiers », découle d'expériences réalisées dans le domaine du geste d'écriture (Viviani & Terzuolo, 1982) et du geste graphique (Viviani & McCollum, 1983), dans lesquelles il est apparu que la cinématique du geste est hautement corrélée avec la trajectoire du mouvement : la vitesse tangentielle instantanée augmente dans les parties les moins courbes de la trace et, inversement, diminue dans les parties de plus forte courbure. Ce constat ne se limite pas au geste manuel puisque le même phénomène a été observé avec les mouvements oculaires de poursuite (de'Sperati & Viviani, 1997). Ce résultat montre d'une part que la trajectoire globale du mouvement peut être décomposée en différentes unités, ou segments, selon leur rayon de courbure local, et d'autre part que la vitesse du geste associée à ces segments est en relation avec leur rayon de courbure. Par ailleurs, ces règles de segmentation de la trajectoire et de covariation vitesse-courbure ne semblent pas spécifiquement liées aux propriétés biomécaniques de déplacement des membres, ni au type d'effecteur considéré, et semblent plutôt intervenir au niveau des processus centraux de la commande motrice, comme en attestent les résultats de Massey, Lurito, Pellizzer & Georgopoulos (1992) montrant que celles-ci se retrouvent également dans des tâches de gestes graphiques isométriques. D'autre part, Schwartz & Moran (1999) ont enregistré une activité électromyographique corrélée à la direction du mouvement de la main lors du dessin de formes élémentaires (cercle, ellipse, lemniscate[1]), suggérant ainsi que non seulement la cinématique du geste est en relation avec la trajectoire à reproduire, ou du moins la représentation que s'en fait le sujet, mais également avec les aspects cinétiques de la commande motrice.

Ces régularités observées au travers de ces invariants cinématiques ont été interprétées en termes de connaissance implicite des contraintes motrices permettant de surcroît des mécanismes d'anticipations motrices « en-ligne ». L'ensemble de ces invariants constituerait à la fois une signature du geste manuel humain et permettrait par ailleurs l'accès aux représentations abstraites du programme moteur. Mais, cela pose également le problème de savoir comment le système visuel pourrait utiliser ces informations issues de la commande motrice. Des expériences ont donc été réalisées dans le but d'étudier l'influence de ces contraintes cinématiques, en particulier la relation vitesse-courbure, sur la perception visuelle. Ainsi, Viviani & Stucchi (1992) ont présenté à des sujets un spot lumineux décrivant une trajectoire ellipsoïdale dont le profil de vitesse respectait le principe de covariation vitesse-courbure. Lorsque la trajectoire du stimulus visuel décrivait non plus une ellipse mais tendait progressivement vers une forme circulaire, le profil de vitesse restant par ailleurs identique et conforme à la loi de puissance deux-tiers correspondant à l'ellipse initiale, les sujets percevaient malgré tout une ellipse. Par contre, lorsque la trajectoire du spot était représentée à l'écran sous forme statique, les sujets discriminaient correctement les trajectoires ellipsoïdales vs. circulaires. Ces résultats tendent à montrer que la cinématique du mouvement peut influencer directement les mécanismes visuels de discrimination du mouvement. Plus particulièrement, ils laissent supposer que les mécanismes de planification et de production motrices pourraient, si ce n'est contraindre, du moins interférer avec le traitement perceptif de la forme des trajectoires dans l'espace. Remarquons par ailleurs que ces expériences ont été reproduites dans la modalité proprioceptive et ont conduit à

[1] i.e. figure géométrique en forme de huit, e.g. 8 ou ∞.

des résultats similaires (Viviani, Baud-Bovy & Redolfi, 1997) : le déplacement artificiel (passif) du bras du sujet par un moteur-couple selon une trajectoire plus ou moins circulaire entraînait des phénomènes d'illusion perceptive lorsque le sujet reproduisait (de manière active) le mouvement perçu avec le bras controlatéral. L'ensemble de ces résultats a amené les auteurs à privilégier une interprétation sensorimotrice reposant sur la présence d'un système amodal de convergence des entrées perceptives, et à postuler l'existence d'une « grammaire de l'action » accessible par les autres systèmes perceptifs et analysable dans leur cadre de référence propre.

D'un autre côté, les travaux de M. Wexler et coll. ont montré que les informations extra-rétiniennes jouent un rôle dans la perception de l'orientation de structure planaire (van Boxtel, Wexler & Droulez, 2003) ou dans la perception du mouvement de structures tri-dimensionnelles (Wexler, 2003). De même, celles-ci sont essentielles lorsque l'observateur est en déplacement (e.g. Panerai, Cornilleau-Pérès & Droulez, 2002). La capacité du cerveau à recourir à différents types d'informations susceptibles de faciliter une interprétation cohérente et unitaire de la scène perceptive, ou d'assurer la constance perceptive, se retrouve également dans les situations où l'on crée artificiellement des percepts bistables. Par exemple, Ishimura & Shimojo (1994) ont conduit des expériences dans lesquelles le mouvement perçu d'un stimulus bistable (mouvement apparent alternativement perçu comme horizontal ou vertical) était biaisé par les mouvements concomitants effectués par les mains (non visibles) des sujets (voir également Ishimura, 1995). Ils en concluent à une « capture par l'action » qui serait probablement mise en oeuvre dans les mouvements visuellement guidés entraînant, de manière directe ou par l'intermédiaire de processus attentionnels, une augmentation sélective de la sensibilité visuelle dans le plan et la direction du mouvement intentionnel de la main. Wohlschläger (2000) a obtenu des résultats comparables pour des trajectoires circulaires dans des tâches d'amorçage perceptivo-moteur, et ses conclusions s'orientent vers une hypothèse selon laquelle l'interprétation de l'information visuelle viserait à être congruente avec l'acte moteur préalablement exécuté, ainsi que certaines dimensions cognitives, comme l'assimilation (cognitive) entre l'acte moteur et sa représentation symbolique (e.g. entre « tourner à gauche » et un mouvement anti-horaire). Plus récemment, Miall, Stanley, Todhunter, Levick, Lindo & Miall (2006) ont mis en évidence des effets d'amorçage similaires en demandant à des sujets d'effectuer des actions manuelles spécifiques tout en discriminant des images de postures manuelles projetées sur un écran : les temps de réaction associés à la discrimination de ces images était significativement réduit lorsque les actions réalisées par les sujets étaient synchrones et congruentes avec celles perçues visuellement. L'ensemble de ces résultats suggère que le cerveau peut utiliser le résultat des prédictions sensorielles fournies par des modèles directs de l'action, dans le cadre d'une décision perceptive.

Ces études tendent à souligner le rôle prépondérant des informations extra-rétiniennes médiées par l'activité motrice volontaire dans laquelle est engagé le sujet au regard du traitement de l'information spatiale visuelle. D'une certaine manière, on retrouve une notion de « vision active », ou sensorimotrice, de l'espace. De même, les effets de l'altération de la qualité de l'information visuelle dans le contrôle visuo-moteur confirment la nécessité de disposer de représentations flexibles et d'une bonne correspondance entre les espaces perceptifs et moteurs. Notons toutefois que ces travaux se focalisent sur l'étude des modifications observées au niveau soit des performances motrices, soit de la décision perceptive. Une compréhension plus fine des représentations guidant ces deux activités est fournie par les résultats observés dans des paradigmes de double-tâche, mesurant la réponse des systèmes perceptif et sensorimoteur à la même stimulation visuelle. Nous les présentons dans la partie suivante, que nous considérons comme le principal ensemble d'observations expérimentales justifiant nos propres travaux de recherches.

2.2 Quelles représentations pour la perception et l'action ?

Nous avons vu que l'action volontaire est placée sous le contrôle des afférences sensorielles, en particulier les informations proprioceptives et visuelles, lorsqu'il s'agit d'actions visuellement guidées ou dirigées vers une cible visuelle. Cette étroite coordination observée entre les mécanismes d'action et de perception présuppose que les informations de nature spatiales sont « interprétables » par les deux systèmes considérés. Si les modèles proposés considèrent généralement que le comportement du sujet humain, être biologique et cognitif, repose sur des représentations internes du corps et de l'environnement, ils se distinguent quant à la nature des représentations susceptibles de guider les activités perceptives et motrices. Dans ce cadre, plusieurs auteurs ont suggéré que les signaux visuels sont transformés différemment selon que la tâche est de nature purement perceptive (cognitive) ou motrice. Ces modèles reposent principalement sur l'observation de dissociations entre les réponses perceptives et sensorimotrices avec le même matériel expérimental. D'un autre côté, l'observation d'une co-variation de ces deux types de réponse a amené un certain nombre d'auteurs à envisager, au contraire, une hypothèse de représentations partagées pour la perception et l'action.

2.2.1 Modèle dichotomique de traitement de l'information visuelle pour la perception et l'action

Un premier argument en faveur de l'hypothèse de représentations séparées pour la perception et l'action vient des études réalisées par Bridgeman et coll. qui visaient à caractériser les réponses perceptives et sensorimotrices dans des configurations illusoires de mouvement apparent, ou mouvement induit. Dans ce type de paradigme, une cible circulaire immobile est présentée au centre d'un cadre qui est déplaçé horizontalement vers la droite ou vers la gauche ; le sujet perçoit un mouvement de la cible (en réalité immobile) en sens opposé (Fig. 2.1c). Lorsque les sujets doivent indiquer verbalement (jugement perceptif, ou cognitif) la position de la cible, on observe un biais spatial lié au stimulus inducteur. En revanche, lorsque la réponse consiste en un geste de pointage vers la position de la cible, considéré comme un jugement sensorimoteur, Bridgeman, Kirch & Sperling (1981) n'observent pas ce type de biais. Dans une variante de ce paradigme, Bridgeman, Peery & Anand (1997b) ont montré que cette dissociation s'observe également lorsque le cadre entourant la cible est décalé par rapport à l'axe sagittal du sujet : dans ces conditions, la position perçue de la cible est jugée excentrée dans le sens opposé au décalage axial du cadre (effet Roelofs induit, Fig. 2.1d), mais les réponses de pointage manuel semblent relativement insensibles à cet effet contextuel d'un cadre de référence. Ces résultats témoignent, selon ces auteurs, de l'existence de deux représentations distinctes de l'espace : une carte spatiale cognitive, sur laquelle reposeraient les jugements perceptifs et qui est sensible aux illusions perceptives et aux informations contextuelles, et une carte spatiale sensorimotrice, guidant le comportement visuo-moteur et représentant le monde physique de manière plus ou moins « véridique » (Bridgeman et al., 1997b; Bridgeman, Gemmer, Forsman & Huemer, 2000).

L'effet des illusions optico-géométriques, telle que l'illusion de Titchener ou de Müller-Lyer, sur les performances perceptives et motrices est un sujet d'études plus récent, qui a permis également de mettre en évidence des réponses différentielles de ces deux systèmes (e.g. Carey, 2001; Glover, 2004, pour des revues). Alors que les réponses perceptives des sujets sont biaisées par ce type de configurations illusoires, les gestes manuels de saisie ou de pointage semblent relativement insensibles à de telles distorsions du percept. Ainsi par exemple, Haffenden & Goodale (1998) ont utilisé des cercles de Titchener/Ebbinghaus (Fig. 2.1, gauche), qui entraînent une mésestimation (perceptive) de la taille apparente d'un cercle entouré d'autres cercles. L'estimation manuelle passive (par écartement pouce-index) de la taille des disques cibles était biaisée en faveur de la taille apparente illusoire, tandis que l'amplitude de la pince de saisie formée lors du geste de saisie de ces mêmes objets était plus corrélée à la taille réelle du stimulus. Ces auteurs concluent en faveur de processus distincts de traitement pour la préhension visuellement guidée et la perception visuelle. Ces arguments s'ajoutent à ceux développés à la suite d'une étude neuropsychologique montrant qu'un patient possédant une lésion de la voie ventrale manifestait des difficultés perceptives d'analyse des attributs d'un objet visuel (forme, orientation, taille), tout en conservant un contrôle précis de ses mouvements manuels de saisie de ce même objet (Goodale, Milner, Jakobson & Carey, 1991). Ces observations, entre autres, servent de base à un modèle, proposé dès le début des années 90, dans lequel Goodale et coll. considèrent que la voie occipito-temporale, ou ventrale, resterait purement visuelle et destinée à l'identification des objets et des évènements survenant dans l'environnement, tandis que la voie occipito-pariétale, ou dorsale, qui utilise des informations « en-ligne » successives sur la localisation et la disposition des objets dans un espace rapporté au corps de l'individu (i.e. égocentré), permettrait le contrôle visuel direct des actions orientées vers un but (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995; Goodale & Humphrey, 1998).

Cette idée que le système sensorimoteur utilise des représentations spécifiques est également confortée par les travaux réalisés par l'équipê de Y. Rossetti qui ont montré que les informations cutanées et proprioceptives peuvent être intégrées et utilisées au niveau sensorimoteur sans qu'une représentation de la localisation des stimulus ne soit utilisée (e.g. Rossetti, Rode, Pisella, Farné, Li, Boisson & Perenin, 1998). Selon ces auteurs, l'information sensorielle employée pour guider une action n'est pas toujours accessible à la traduction vers d'autres modalités, et n'est de même pas toujours interprétée selon une représentation supramodale de l'espace. L'idée est alors que le cerveau disposerait non seulement d'une représentation sensorielle de l'espace, mais également d'une représentation motrice de l'espace d'action. Ces représentations dynamiques opéreraient sur des échelles de temps très rapide, autorisant ainsi la mise en œuvre de méca-

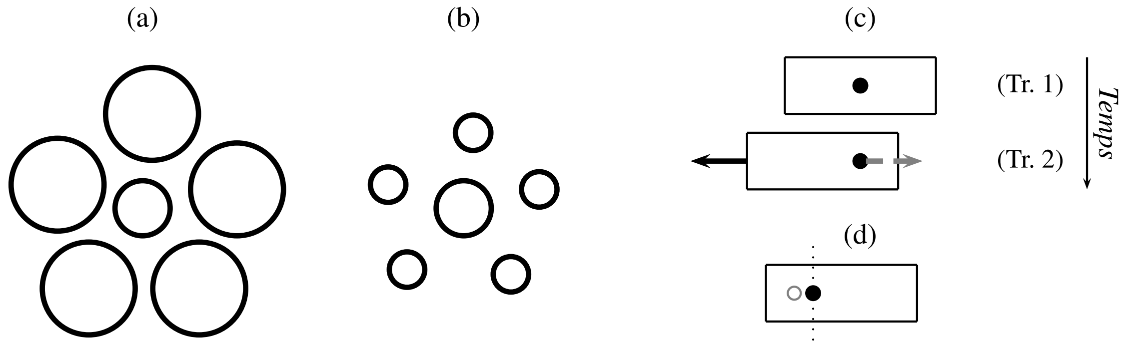


FIG. 2.1. – (Gauche) *Illusion de Titchener. Le cercle central dans la configuration (a) est jugé plus petit que le cercle central de la configuration (b), alors que les deux ont en réalité le même diamètre.* (Droite) *Paradigme de mouvement induit et effet Roelofs.* (c) *Un cadre entourant symétriquement un disque positionné au centre de l'écran (Trame 1) est affiché peu de temps après dans une position légèrement décalée (Trame 2) par rapport au centre de l'écran, la position du disque n'ayant pas été modifiée. Le percept rapporté par les sujets est un déplacement du disque dans la direction opposée à celle du déplacement apparent du cadre (mouvement induit). Dans la configuration (d), le disque est situé dans la partie gauche d'un cadre décalé par rapport à l'axe sagittal du sujet, mais la position apparente du disque (modélisée ici par un cercle) semble être décalée dans le sens opposé à celui du cadre (effet Roelofs induit). Le segment vertical (en pointillés) représente l'axe sagittal du sujet.*

nismes d'anticipation et de correction perfectionnés et adaptés au contrôle moteur. Un autre argument en faveur de ce modèle est apporté par les travaux de Castiello et al. (1991) qui ont montré que, lors de tâches d'atteinte de cibles périphériques mobiles, la voie dorsale est capable d'opérer en l'absence de l'expérience phénoménologique de la conscience de l'objet visuel. Ce clivage entre deux canaux de traitements visuo-moteurs dédiés à l'identification des objets et à une action sur ceux-ci, ainsi que leurs conditions de mise en oeuvre (contexte de l'action, référentiels spatiaux etc.), suggèrent l'existence de représentations associées, respectivement cognitive et sensorimotrice, des objets dans l'environnement.

2.2.2 Arguments en faveur de représentations partagées pour la perception et l'action

Bien que séduisant et étayé sur le plan expérimental, le modèle dichotomique précédent peut être remis en question à plusieurs égards. D'une part, cette dissociation entre les réponses perceptives et sensorimotrices n'apparaît pas aussi clairement dans d'autres études expérimentales (e.g. Pavani, Boscagli, Benvenuti, Rabuffetti & Farnè, 1999; Vishton, Rea, Cutting & Nunez, 1999, dans le cas de l'illusion de Titchener et de l'illusion horizontal-vertical, respectivement), et l'examen du profil des mouvements en direction de ces objets d'interaction a révélé un effet de la configuration illusoire, comparable à celui observé au niveau des jugements perceptifs, dans les premières phases du mouvement (Glover & Dixon, 2001, 2002). Une interprétation alternative des données présentées dans le paragraphe précédent a été développée par Smeets et coll. (Smeets & Brenner, 1995; Smeets, Brenner, de Grave & Cuijpers, 2002; López-Moliner, Smeets & Brenner, 2003a,b).

Celle-ci repose sur l'idée que les performances perceptives et sensorimotrices observées dans les expériences précédentes révèlent l'usage spécifique de différents attributs de l'image visuelle utiles pour formuler une réponse adaptée (taille, orientation, position, mouvement, etc.) plus qu'ils ne supportent l'hypothèse d'une transformation des informations visuelles selon que la tâche est perceptive ou sensorimotrice. Le système action et le système perception pourraient ainsi accèder de manière sélective à certaines informations portées par un même objet, celles-ci donnant lieu à une même représentation unitaire de celui-ci. Selon ces auteurs, lorsque la tâche consiste, par exemple, à former une pince de saisie en direction d'un objet, seules les informations de position (liées aux bords de l'objet) sont réellement utiles, alors que les informations de taille apparente peuvent être utilisée par le système visuel dans le cadre d'une réponse perceptive portant sur la taille perçue. De même, lorsque le sujet doit pointer la position d'une cible lors de son extinction, il n'est pas nécessaire de considérer les informations préalables de mouvement apparent[2], ce qui expliquerait l'absence de biais dans les réponses sensorimotrices mentionnées par Bridgeman et al. (1981). Les informations de position semblent donc préférentiellement utilisées par le système action, mais ce n'est pas forcément le cas dans la plupart

[2]Notons qu'il s'agit bien d'indiquer la position de la cible dès son extinction, et pas d'effectuer une tâche d'interception nécessitant le plus souvent d'anticiper son mouvement.

des tâches perceptives proposées aux sujets (pour une revue, Smeets et al., 2002). Par ailleurs, il a été proposé que ces informations renseignant sur différentes propriétés de l'objet participeraient de manière différente à la planification et au contrôle « en-ligne » des mouvements : les informations définissant les propriétés structurales ou non-spatiales de l'objet visuel (texture, poids, etc.), associées aux informations contextuelles, seraient plutôt intégrées lors de la phase de planification motrice, tandis que les informations de nature spatiale (taille, orientation, position, etc.) seraient utilisées et réactualisées lors du contrôle du mouvement (Glover & Dixon, 2001, 2002). En conclusion, plutôt que des représentations séparées destinées à l'identification perceptive, ou à la décision cognitive, et au contrôle visuo-moteur, ces considérations amènent à envisager une représentation unitaire de l'objet visuel, dont certains attributs seraient utilisés préférentiellement dans le cadre d'une réponse perceptive ou sensorimotrice (Smeets & Brenner, 1995, 2001; Glover, 2004).

Parallèlement, plusieurs résultats attestent d'une certaine synergie des performances perceptives et sensorimotrices en réponse à des stimuli en mouvement. Ainsi, les travaux de López-Moliner et al. (2003a) ont permis de montrer que les mouvements de poursuite manuelle d'une cible sont influencés par la présence d'informations statiques (externes) de profondeur, et que les évaluations de la trajectoire perçue de la cible, à l'aide d'une méthode d'ajustement, présentent des biais d'amplitude comparable. Dans leur tâche, ces auteurs utilisent une cible se déplaçant selon une trajectoire elliptique en présence d'un arrière-plan texturé procurant des informations de perspective et de profondeur. Ce gradient de profondeur induit une modification de la taille apparente de la trajectoire (sur- ou sous-estimation des amplitudes latérale et sagittale). Dans des sessions séparées, les sujets doivent poursuivre manuellement la cible (en boucle ouverte), et évaluer la trajectoire de celle-ci en ajustant une ellipse. Ces auteurs ont trouvé une forte corrélation entre les amplitudes latérale × sagittale relevées dans la tâche de poursuite et dans la tâche d'évaluation perceptive. Le même type d'expérience manipulant ces informations de profondeur de manière dynamique (par expansion/contraction de la cible lors de son déplacement) a donné des résultats similaires (López-Moliner et al., 2003b). Par ailleurs, lorsqu'une cible se déplace horizontalement sur un arrière-plan animé d'un mouvement en sens opposé, on observe également une chute du gain en vitesse du mouvement de poursuite manuelle (Masson, Proteau & Mestre, 1995). Ces interactions entre la perception visuelle et le contrôle manuel ne se limitent pas aux informations de mouvement pures, mais s'observent également en conjonction avec des attributs « de plus bas niveau » de l'image visuelle. En effet, dans une tâche de pilotage d'une cible de contraste de luminance variable, Li, Sweet & Stone (2005) ont constaté un effet de la diminution de contraste sur les performances de contrôle en boucle fermée d'un segment dont l'amplitude verticale de mouvement était perturbée dynamiquement. L'augmentation du gain et la diminution du retard de phase des ajustements manuels lorsque le contraste de la cible est plus élevé suggère que le contrôle visuo-manuel est, comme le système perceptif, sensible à la gamme dans laquelle ce paramètre est susceptible de varier.

D'autre part, en utilisant des plaids[3] en mouvement, Beutter & Stone (1998) ont mesuré les biais directionnels perceptifs liés à la configuration géométrique des ouvertures derrière lesquelles étaient présentés ces stimuli. L'analyse des mouvements oculaires évoqués avec les mêmes stimuli a révélé des biais directionnels comparables à ceux observés pour les réponses perceptives (voir aussi Beutter & Stone, 2000). D'un autre côté, Stone, Beutter & Lorenceau (2000) ont mis en évidence que les réponses perceptives et oculaires manifestent des biais directionnels comparables avec des stimuli partiellement visibles en mouvement circulaire (Stone et al., 2000). Dans cette étude, Stone et coll. utilisent des contours d'objets présentés derrière des ouvertures rectangulaires, de sorte que les coins de ces stimuli, fournissant des informations non ambigües de mouvement, sont masqués (Fig. 2.2). Il en résulte que les différentes informations locales de mouvement, portées par chacun des segments visibles, doivent être intégrées ensemble pour percevoir de manière cohérente un mouvement global de translation circulaire (Lorenceau & Shiffrar, 1992; Lorenceau, 1998; Lorenceau & Shiffrar, 1999; Lorenceau & Alais, 2001). Dans ces conditions, Stone et al. (2000) ont observé que la direction des mouvements de poursuite oculaire de ces « stimuli-ouvertures » est fortement dépendante de la direction *et* de la cohérence perçues du mouvement par les sujets, un résultat comparable à ce qui a été observé dans le cas de trajectoires rectilinéaires (Beutter & Stone, 1997, cf. Fig. 2.3). Lorsque ces stimuli sont présentés derrière des ouvertures contrastées, les sujets sont capables de percevoir le mouvement de ces stimuli de manière cohérente, et les yeux suivent de manière précise la trajectoire 2D de leur centre (invisible). Par contre, la présentation de ces stimuli derrière des ouvertures invisibles rend l'interprétation perceptive de leur mouvement global difficile, et le comportement

[3]obtenus par la convolution de deux réseaux sinusoïdaux de luminance

oculaire des sujets est biaisé par le mouvement local (vertical) des segments visibles.

Ces résultats sont intéressants car ils démontrent que la *cohérence perceptive*, une propriété importante de l'objet visuel sous-tendue par des traitements élaborés impliquant probablement des interactions complexes entre la voie ventrale et la voie dorsale (Lorenceau & Alais, 2001), module à la fois les réponses perceptives et le comportement oculomoteur. En conclusion, il semble que le système de maintien de la poursuite oculaire et le système analysant le mouvement d'objets visuels bien caractérisés sur le plan spatial dépendent tous les deux de la même information de mouvement global. Ceci suggère indirectement que ces deux systèmes ont accès à une même représentation « intégrée » de l'information visuelle (Krauzlis & Stone, 1999; Stone et al., 2000; Stone & Krauzlis, 2003), même s'il a été proposé que ces deux systèmes pourraient être contrôlés indépendememnt et inclure des sources de bruit différentes (Gegenfurtner, Xing, Scott & Hawken, 2003).

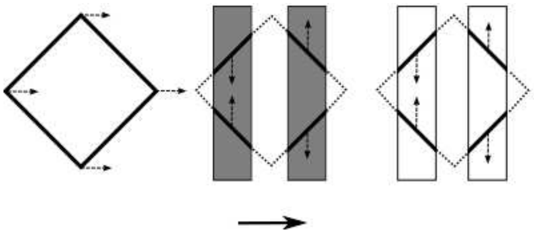


Fig. 2.2. – *Exemple de « stimulus-ouvertures ». Lorsque le stimulus se déplaçe horizontalement vers la droite, comme indiqué par la flèche noire, les coins lorsqu'ils sont visibles (à gauche) signalent la trajectoire correcte du carré, mais lorsque celui-ci est présenté derrière des ouvertures (milieu et droite), les coins ne sont plus visibles et seules sont accessibles les informations de mouvement portées par les bords orientés. Or celles-ci sont verticales et doivent être combinées ensemble pour identifier la direction du mouvement physique du stimulus.*

Ces observations ne sont pas en désaccord avec la théorie de Smeets et coll., puisqu'avec ce type de « stimuli-ouvertures », la position correcte des stimuli ne peut être estimée que lorsque le mouvement global est perçu correctement. Puisque dans ce type de configuration, l'erreur et le glissement rétiniens ne fournissent pas d'informations correctes sur le déplacement du stimulus, le système de poursuite ne peut reposer sur les seules informations de position et dépend de l'intégration préalable des informations de mouvement. En revanche, les mouvements de poursuite oculaire restent insensibles aux informations contextuelles de mouvement liées à un stimulus extérieur se déplaçant de manière synchrone avec la cible (paradigme de mouvement induit). En effet, dans ce cas, les informations d'erreur et de glissement rétiniens sont précises et peuvent être utilisées pour réguler le contrôle de la poursuite oculaire (Zivotofsky, Rottach, Averbuch-Heller, Kori, Thomas, Dell'Osso & Leigh, 1996). Mais les saccades anticipatrices, elles, sont biaisées par ce type de mouvement illusoire puisque, pour anticiper la position future de la cible, il est nécessaire de tenir compte des informations de mouvement (perçu) et pas seulement des informations de position (Zivotofsky, Averbuch-Heller, Thomas, Das, Discenna & Leigh, 1995; Zivotofsky et al., 1996). Dans ce dernier cas, ces saccades présentent des biais directionnels d'amplitude comparable à ceux qui sont rapportés subjectivement, puis sont généralement suivies de saccades correctrices. Ceci laisse envisager que la direction perçue du mouvement résulte également d'une intégration des informations locales de mouvement portées par la cible et par le stimulus contextuel inducteur. Enfin, quand la tête est libre de tout mouvement, Zivotofsky et al. (1995) ont constaté que le mouvement de celle-ci est orienté selon la direction perçue (illusoire) de la cible, sans aucune correction durant le mouvement. De manière intéressante, une étude réalisée par Soechting, Engel & Flanders (2001) s'est penchée sur la précision des réponses de pointage en direction d'une cible mobile temporairement masquée par une bande de points se déplaçant horizontalement. Sur le plan perceptif, ce type de mouvement contextuel biaise la position prédite de réapparition de la cible, mais les évaluations perceptives n'ont malheureusement pas été mesurées directement dans ces expériences. Il ressort de ces travaux que les mouvements saccadiques intervenant durant la période d'occlusion visuelle de la cible sont biaisés dans la direction opposée au mouvement contextuel de la bande de points, et que la position indiquée lors du pointage manuel est influencée par ce biais saccadique combiné à un biais lié à une réponse oculaire de poursuite de la bande de points.

L'ensemble de ces résultats est en accord avec une hypothèse selon laquelle les structures assurant le contrôle moteur accèdent à des représentations visuelles élaborées et partage la même dépendance, en termes de performances, aux effets de la manipulation de la cohérence perceptive et des informations contextuelles statiques ou dynamiques. On peut néanmoins se demander à la lumière de l'ensemble de ces données quels sont les mécanismes responsables de la *co*-ordination de ces différents effecteurs (oeil + main) au regard de l'espace perceptif. La partie suivante se propose ainsi d'étudier un peu plus précisemment la nature des espaces de représentation spatiale susceptibles d'assurer la coordination oculo-manuelle et le maintien d'une

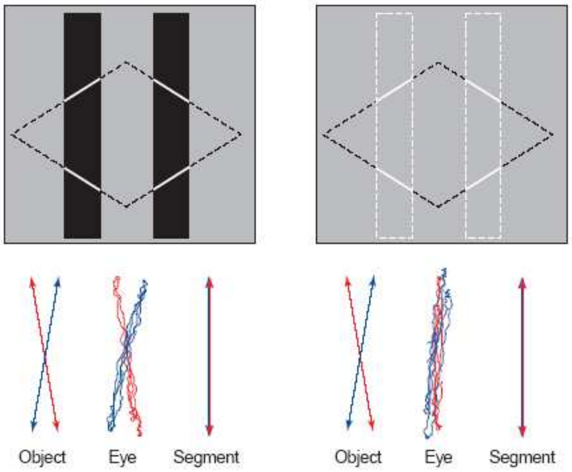


FIG. 2.3. – *Exemple de mouvements de poursuite oculaire enregistrés par Stone et coll. lorsqu'un losange partiellement visible se déplace selon une trajectoire oblique. Lorsque celui-ci est partiellement masqué par des ouvertures contrastées (gauche), les mouvements oculaires correspondent au mouvement réel du stimulus. Lorsque les ouvertures sont invisibles, le mouvement global de l'objet n'est pas correctement interprété et les réponses oculaires sont biaisées dans la direction du mouvement local des segments. (Tiré de Krauzlis & Stone, 1999, fig. 2, p. 545)*

représentation cohérente et unitaire de l'environnement.

2.3 Une autre approche des interactions entre perception et action : la coordination oculo-manuelle

2.3.1 Organisation spatiale et temporelle de la coordination oculo-manuelle

Remarquons tout d'abord que la coordination entre ces deux systèmes moteurs s'exprime à la fois dans le domaine spatial ainsi que dans le domaine temporel. Le couplage temporel se réfère à la latence d'initiation des mouvements oculaires et manuels, et son étude vise à caractériser le signal déclencheur — s'il en est un — autorisant l'initiation simultanée, ou séquentielle, des deux types de mouvements. Le couplage spatial concerne quant à lui la nature des informations spatiales issues des traitements assurés par les différents capteurs sensoriels et mises en jeu au sein de ces interactions.

Dynamique temporelle

Les études de pointage de cibles visant à caractériser l'organisation temporelle des mouvements oculaires et manuels ont permis de mettre en évidence que l'oeil atteint la cible avant la main (e.g. Abrams, Meyer & Kornblum, 1990). Les principaux arguments avancés pour rendre compte de cette observation sont, d'une part, que la fovéation préalable à l'action ou à la manipulation d'un objet-cible procure une information visuelle précise (haute résolution spatiale en fovéa), permettant l'initiation des premières phases du geste d'atteinte, et le contrôle en cours de mouvement, soit de la trajectoire (en comparant la position de l'effecteur à celle de la cible), soit de la configuration d'une pince de saisie appropriée par exemple. D'autre part, cette différence de latences d'arrivée pourrait également découler de la nature ballistique du mouvement saccadique, en comparaison du geste d'atteinte qui, s'il comporte également une composante ballistique dans la phase initiale du mouvement, fait aussi intervenir des mécanismes de contrôle en ligne de la trajectoire, et en particulier une diminution de la vitesse à l'approche de la cible (Morasso, 1981). A cela s'ajoutent de plus importantes contraintes visco-inertielles, ainsi qu'un plus grand nombre de segments mis en jeu dans le déplacement actif des membres supérieurs. Cependant, ces actes moteurs élémentaires demeurent étroitement corrélés du point de vue de leur organisation temporelle, et il a été montré que la saccade initiale (saccade primaire) est achevée approximativement en même temps que la main atteint son pic de vitesse (Helsen, Elliott, Starkes & Ricker, 2000). Les informations visuelles permettent de la sorte la correction en ligne des mouvements en cours de réalisation. Cependant, cette dépendance temporelle n'est pas unidirectionnelle, et l'étude de Neggers & Bekkering (1999) a montré que le début d'une seconde saccade en direction d'une cible secondaire était retardée jusqu'à l'achèvement total du mouvement manuel en direction de la première cible. Ces résultats confirment l'étroit couplage temporel entre les systèmes oculomoteur et manuel, mais soulève la question de l'organisation, ou de la planification, des séquences motrices respectives.

Une étude plus récente de Johansson, Westling, Bäckström & Flanagan (2001), s'intéressant à la coordination oculo-manuelle en contexte naturel, a permis de montrer que la sélection des indices visuels est d'une part fortement ancrée aux changements brusques dans la cinématique de la trajectoire, et d'autre part, qu'elle est en grande partie déterminée par les impératifs de la tâche sensorimotrice. Le regard s'oriente ainsi principalement vers les points de contrôle de la trajectoire, ou vers les points de contact avec l'objet dans le cas d'une tâche de manipulation. Selon ces auteurs, ce patron d'activation saccadique servirait au « contrôle des évènements cinématiques critiques » ('*monitoring of critical kinematical events*'). Ce type de comportement représentent une étape de vérification spatio-temporelle assurant le développement et l'adaptation de l'appariement entre les informations visuelles, somesthésiques (proprioceptives et tactiles) et celles issues de la copie efférente des ordres moteurs, l'ensemble de ces informations étant hautement susceptibles d'assurer le contrôle prédictif des commandes motrices dans les tâches naturelles de manipulation. Les mouvements oculaires pourraient ainsi sous-tendre un mécanisme de contrôle anticipateur de la trajectoire future du membre effecteur. Reina & Schwartz (2003) ont mis en évidence dans une tâche de pilotage visuellement guidé que les points de chute des saccades effectuées pendant la phase d'exécution du mouvement manuel sont fortement corrélés avec les points de plus forte courbure de la trajectoire, ceux-là même imposant sur le plan cinématique un ralentissement du geste. Enfin, il a été observé une forte corrélation spatio-temporelle entre les mouvements oculaires et manuels dans le cas de suivi de cibles visuelles (e.g. Miall, Reckess & Imamizu, 2001; Vercher & Gauthier, 1988; Gauthier, Vercher, Mussa & Marchetti, 1988; Steinbach, 1969). On peut ainsi avancer l'hypothèse que les mouvements oculaires de nature saccadique permettent l'anticipation des irrégularités éventuelles de la trajectoire (Reina & Schwartz, 2003), ou du mouvement perçu de la cible (Soechting et al., 2001; Zivotofsky et al., 1995), tandis que les mouvements de poursuite assurent le contrôle en ligne de la trajectoire manuelle, ce qui dans les deux cas présuppose que le système de contrôle manuel est capable d'intégrer les informations de position et de mouvement des yeux.

Ceci adresse néanmoins une question fondamentale : l'initiation des mouvements oculaires et manuels s'effectue-t-elle à partir d'une seule et même commande ou de deux signaux séparés ? Le présupposé sous-tendant cette question est que l'accès à une même information devrait entraîner des latences d'initiation comparables. Les données expérimentales portant sur les latences respectives d'exécution des commandes motrices sont loin d'être univoques, certains auteurs trouvant de fortes corrélations positives (e.g. Herman, Herman & Maulucci, 1981), d'autres au contraire n'observant pas de telles corrélations (e.g. Frens & Erkelens, 1991). En revanche, il semble plus clairement établi que la corrélation entre les latences d'initiation des mouvements de l'oeil et de la main est supérieure pour des cibles auditives (Mather & Fisk,

1985) ou kinesthésiques (Neggers & Bekkering, 1999), en comparaison des cibles visuelles [4].

Il n'existe donc guère de consensus quant à la nature des interactions temporelles oculo-manuelles ; la grande variabilité dans les résultats observés tendrait à suggérer une activation séparée, i.e. séquentielle, des deux systèmes moteurs, l'enjeu demeurant de déterminer la part du parallélisme ou de la séquentialité dans ces activités d'initiation motrice. Cette hypothèse d'activation séparée est confortée par l'observation d'effets différentiels du port prolongé de lunettes prismatiques sur la latence d'exécution des mouvements oculaire et manuel (Rossetti, Koga & Mano, 1993). De même, Snyder et al. (2002) ont montré, chez le singe, que la séquence principale des saccades est modifiée lorsque celles-ci sont accompagnées de mouvements manuels concomittants en direction de la même cible. En tout état de cause, la forte corrélation entre les décours temporels respectifs de ces deux types de mouvement, ainsi que leur dépendance par rapport aux caractéristiques cinématiques de la trajectoire, suggèrent que les propriétés dynamiques de ces systèmes sont intégrées dans la planification des actions visuellement guidées.

Couplage spatial

Si, comme nous l'avons vu, les mouvements oculaires et manuels s'illustrent par une dynamique temporelle relativement bien caractérisée, ils partagent également de remarquables propriétés de contingence spatiale. Un paradigme classique mis en oeuvre pour étudier le couplage oculo-manuel est le protocole expérimental d'adaptation saccadique (e.g. Abrams, Dobkin & Helfrich, 1992). Son principe repose sur le déplacement de la cible à atteindre (initialement statique) durant la saccade effectuée par le sujet : dans un premier temps, le sujet effectue une seconde saccade corrective, mais après un certain nombre d'essais, le sujet réussit correctement la tâche en une seule saccade. Or ce phénomène d'adaptation se généralise également à l'efférence motrice manuelle (Bekkering, Abrams & Pratt, 1995; de Graaf, Pélisson, Prablanc & Goffart, 1995) : l'amplitude des mouvements du bras s'ajuste à l'amplitude de la saccade correspondante. Etant donné que la latence d'initiation oculaire est inférieure à celle de la main, une hypothèse plausible est que les informations concernant l'amplitude de la saccade sont « intégrées » lors de la formulation du plan moteur associé au geste manuel. Les résultats obtenus

[4] bien que certains auteurs (Snyder, Calton, Dickinson & Lawrence, 2002) rapportent que les saccades effectuées en direction de cibles auditives (invisibles) sont plus lentes et d'amplitude plus variable.

par van Donkelaar (1997) dans une tâche de pointage de cible semblent appuyer cette hypothèse, puisqu'en manipulant de manière différentielle l'amplitude des mouvements manuels et oculaires à effectuer[5], celui-ci a observé une forte corrélation entre les amplitudes respectives des mouvement réalisés.

Enfin, ces interactions semblent réciproques puisque les trajectoires oculaires sont influencées par l'exécution simultanée de mouvements d'atteinte vers la même cible (e.g. Tipper, Howard & Paul, 2001). Sans permettre de se prononcer quant à l'existence d'une représentation spatiale commune, l'ensemble de ces données suggère la possibilité pour chacun des systèmes moteurs en question d'accéder au moins en partie aux informations traitées par le système moteur concurrent. Parmi les sources potentielles d'afférences sensorielles, il est possible de distinguer : les signaux rétiniens et extra-rétiniens, et les signaux proprioceptifs issus des capteurs articulaires de la main ou des membres recrutés par la tâche motrice. Ces trois types d'informations renseignent respectivement sur la position rétinienne de la cible, la position de l'oeil dans son orbite et l'orientation de la tête (direction du regard), ainsi que la position des membres par rapport au corps.

Signaux rétiniens. De nombreuses études ont montré que la suppression de la vision fovéale réduit considérablement la précision des gestes manuels (e.g. Vercher, Magenes, Prablanc & Gauthier (1994) ; Abrams et al. (1990)). Dans une tâche de pointage, Abrams et al. (1990) ont comparé les trajectoires de la main dans deux conditions expérimentales : l'une où le sujet était autorisé à orienter son regard vers la cible, et l'autre où il devait regarder un point de fixation présenté en vision centrale. Ces auteurs ont observé une chute des performances lorsque la fovéation de la cible n'est pas permise, se traduisant par l'impossibilité d'effectuer les mouvements de correction « en ligne » classiquement observés. De même, l'extinction de la cible lors de l'initiation du geste de pointage résulte en une diminution de la précision de la trajectoire, en particulier au niveau de la position finale du membre effecteur (Prablanc, Pélisson & Goodale, 1986).

La principale interprétation que suggèrent ces résultats est que la fovéa constitue la région de la rétine qui offre la plus grande résolution spatiale, et cette meilleure sensibilité autoriserait une

[5]la tâche consistait précisément à effectuer des saccades d'amplitude plus importante que celle imposée aux mouvements de la main

correction des mouvements d'atteinte dans l'espace péripersonnel proche. En conséquence, la présentation de cibles en périphérie du champ visuel, analysée par le système magnocellulaire, ou la suppression de la vision fovéale lors de l'exécution du geste manuel de pointage, ne favoriserait pas une intégration optimale des informations de position spatiale de la cible (Paillard, 1991).

Signaux extra-rétiniens. D'un autre côté, la focalisation visuelle vers la cible fournit des informations extra-rétiniennes renseignant sur la position de l'oeil dans son orbite, et par conséquent sur la direction du regard dans le champ visuel. Il a ainsi été suggéré que la position de l'oeil pourrait servir de « cible » pour la main. En d'autres termes, la main pointerait là où l'oeil regarde (Adam, Ketelaars, Kingma & Hoek, 1993; Horstmann & Hoffmann, 2005). Selon cette conception, les sujets tentent de minimiser l'écart métrique entre la position finale de l'oeil et celle de la main (Fig. 2.4).

Bien que les fortes corrélations entre les positions finales du regard et de la main observées par Soechting et al. (2001) tendent à appuyer cette hypothèse, d'autres données expérimentales ne favorisent pas un tel modèle d'utilisation par la main de la représentation spatiale oculaire (e.g. Sailer, Eggert, Ditterich & Straube, 2000). Mais, ainsi que le suggèrent Soechting et al. (2001), les signaux extra-rétiniens pourraient être intégrés à la commande motrice manuelle, mais pas de manière systématique. Cette intégration « adaptative » des signaux extra-rétiniens dans la commande motrice pourrait être placée sous la dépendance d'influences contextuelles, comme par exemple la disponibilité de la stimulation rétinienne. Par exemple, il a été montré, lors de tâches de pointage à l'obscurité, que les sujets réussissent moins bien à indiquer avec leur main la direction de leur regard (Blouin, Amade, Vercher, Teasdale & Gauthier, 2002). Selon ces auteurs, cette mauvaise calibration de l'efférence motrice en l'absence de vision pourrait indiquer que les signaux extra-rétiniens sont mieux utilisés par le système moteur manuel en présence d'une stimulation rétinienne concomittante.

Signaux proprioceptifs. La proprioception constitue une importante source d'informations sensorielles, notamment dans le cadre de mouvements précis de pointage de cibles distantes. Les sujets ne disposant pas d'afférences proprioceptives, soit pour des raisons cliniques (patients déafférentés), soit en raison de contraintes expérimentales (tâches exécutées en apesanteur par exemple), présentent de fortes erreurs directionnelles dans leurs mouvements (Gordon, Ghilardi & Ghez, 1995), dont ils ne sont de surcroît pas conscients. Ces informations proprioceptives liées à la main active semblent par ailleurs être coordonnées avec le contrôle de l'oeil, en particulier dans les tâches de poursuite de cibles qui, de par le geste actif et continu qu'elles imposent, impliquent une forte composante proprioceptive. Steinbach (1969) avait ainsi montré que les performances de poursuite oculaire d'une cible visuelle étaient améliorées lorsque le sujet effectuait de manière concurrente des mouvements manuels de pilotage de la cible (voir aussi Bacon, Gordon & Schulman, 1982). Cette amélioration des performances de poursuite s'observe au travers de différents paramètres cinématiques : la phase temporelle entre la position de la cible et celle de l'oeil, ainsi que la vitesse du mouvement (Gauthier et al., 1988), et la régularité du mouvement, i.e. le nombre de saccades effectuées durant la phase de poursuite lente (Koken & Erkelens, 1992). Le caractère prédictible de la trajectoire de la cible joue cependant un rôle non négligeable dans la précision des mouvements réalisés, en particulier au niveau de la régularité du suivi oculaire (cf. Koken & Erkelens, 1992), comme cela a été observé dans le cadre des mouvements de poursuite ou d'interception manuelle.

Ainsi, à l'image des observations concernant le couplage entre saccades et mouvements manuels de pointage, la coordination entre les deux mouvements de poursuite oculaire et de poursuite manuelle est dépendante des conditions d'exécution. Dans le cas de changements brutaux de la position de la cible par exemple, on observe des modifications à la fois au niveau des latences de réponse (Bock, 1987), mais également au niveau du gain de la poursuite (Mather & Putchat, 1983). Ces résultats tendent à appuyer de nouveau une hypothèse de contrôle en parallèle, mais interactif, des systèmes oculomoteur et manuel. A ce titre, le modèle proposé par Lazzari, Vercher & Buizza (1997) considère les deux systèmes moteurs comme complètement indépendants, mais échangeant des informations de nature spatiale par le biais des signaux sensoriels (visuels et proprioceptifs) et moteurs. Ce modèle postule également que les propriétés biomécaniques de la main sont accessibles à l'oeil. Cependant, des données recueillies chez des patients déafférentés suggèrent que la proprioception n'intervient pas dans la réduction de la latence d'initiation des mouvements respectifs de l'oeil et de la main (Vercher, Gauthier, Guédon, Blouin, Cole & Lamarre, 1996). Les afférences proprioceptives sembleraient plutôt intervenir dans les informations portant sur l'inertie du bras (Ghez et al., 1990) : la proprioception serait ainsi une modalité incontournable pour la construction d'une représentation des propriétés dynamiques du bras et de la main (Scarchilli & Vercher, 1999).

2.3.2 Différents espaces de représentation pour l'oeil et la main

Codage de la position spatiale

L'ensemble des données exposées précédemment suggèrent une participation interactive des informations visuelles et sensorimotrices dans la coordination du comportement oculo-manuel. Or, l'ensemble des capteurs évoqués font intervenir des mécanismes de codage de l'information associés à des systèmes de coordonnées spatiales non isomorphes (pour une revue, Flanders, Tillery & Soechting, 1992), et il semble légitime de s'interroger sur les représentations spatiales mises en jeu dans la coordination de ces deux systèmes.

A priori, le déplacement de l'effecteur vers un objet perçu visuellement nécessite que sa position par rapport à la main soit connue, afin de minimiser l'erreur de trajectoire du geste d'atteinte. Cette information peut être dérivée directement de la position spatiale de l'objet analysée dans un système de coordonnées centré sur l'oeil, puis transformée dans un système de coordonnées centré sur la main (Fig. 2.4). Mais elle pourrait également faire intervenir des mécanismes plus complexes de transformations, impliquant un passage intermédiaire par des systèmes de coordonnées centrés sur le corps et sur la tête (pour une revue, Crawford, Medendorp & Marotta, 2004). Dans les deux cas, cela implique le passage de coordonnées rétinocentriques en coordonnées somesthésiques, potentiellement centrées sur la main[6].

Remarquons cependant que ce modèle élémentaire suppose la vision de l'effecteur, en l'absence de laquelle la position de la main ne peut être estimée que par la modalité proprioceptive, et nécessite par conséquent une « transcription » pour être intégrée directement avec la position visuelle de la cible et aboutir à une représentation centrée sur la main de la cible. Or, les travaux de van Beers et coll. ont montré que la précision de l'estimation de la position de la main dans l'espace n'est pas la même selon la modalité considérée – vision *vs.* proprioception, et que la sélectivité de ces deux modalités diffère selon l'axe considéré : la position de la main est mieux

[6]Selon Crawford et al. (2004), bien que la main soit la variable contrôlée dans le cas d'un geste d'atteinte, les principaux muscles assurant sa mobilité possèdent leurs points d'insertion dans la partie supérieure du bras et dans l'épaule, ce qui fait que l'origine de l'espace référentiel utile pour la coordination oculo-manuelle serait le complexe épaule-bras plutôt que la main.

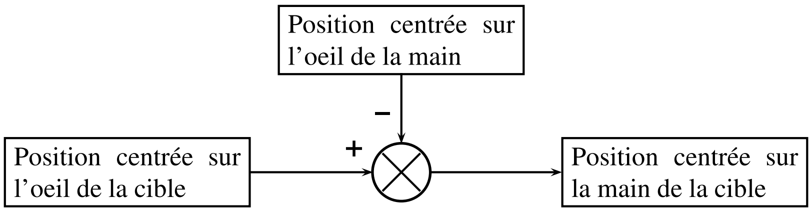


Fig. 2.4. – *Modèle de codage de la position d'une cible visuelle par rapport à la main. La position centrée sur la main de la cible résulte d'une combinaison (par soustraction) des informations centrées sur l'oeil de la cible et de la main.*

estimée par la modalité visuelle dans le plan sagittal, tandis que les estimations proprioceptives sont plus précises selon l'axe horizontal (van Beers, Sittig & van der Gon, 1996; van Beers, Sittig & Gon, 1999). Ceci suggère que la précision de l'estimation de la position de la main par la modalité proprioceptive seule est susceptible de varier selon l'espace d'action. La situation se complique encore lorsque le geste n'est pas réalisé dans le même plan que celui dans lequel sont perçus les évènements sensoriels. En effet, on sait que le contrôle visuo-moteur médié par un écran vidéo n'est pas aussi efficace que lorsque l'action et le retour visuel peuvent être mis en correspondance dans le même espace (Smith & Smith, 1990). On voit donc la nécessité de maintenir des représentations dynamiques, souvent bimodales, de la position de l'effecteur, en conjonction avec une localisation précise de la cible.

Représentations (spatiales) et espaces de représentations

Plusieurs études ont analysé la variabilité de la position finale des mouvements de la main afin de déterminer si la typologie des erreurs variables observées pouvait permettre de déterminer la nature et l'origine du système de coordonnées spatiales dans lequel sont planifiés les mouvements. Dans les tâches de pointage vers des cibles mémorisées, il a été observé que la planification motrice s'effectue dans un cadre de référence centré sur le regard lorsque la vision de la main est permise, tandis qu'elle s'effectue dans un cadre de référence centré sur la main lorsque la vision de celle-ci n'est pas autorisée (McIntyre, Stratta & Lacquaniti, 1997). Lorsque les cibles sont de nature kinesthésique, le cadre de réference est également un système de coordonnées spatiales centré sur la main (Flanders et al., 1992). Ainsi, « hors-vision » de l'effecteur, les mouvements de la main semblent codés dans un système de coordonnées intrinsèques centré sur la main, tandis que les mouvements oculaires sont codés dans un système de coordonnées centré sur l'oeil (Gordon, Ghilardi & Ghez, 1994; Vindras & Viviani, 1998). Dans ce contexte, comment s'effectue l'échange d'informations entre le système oculomoteur et le système manuel ? Henriques, Klier, Smith, Lowy & Crawford (1998) ont montré que les mouvements de pointage de cibles en boucle ouverte (i.e. sans vision de l'effecteur), dans l'espace péri- et extrapersonnel, sont codés dans un cadre de réference centré sur l'oeil, et que les représentations internes des cibles visuelles sont établies pour chaque oeil. Ces auteurs suggèrent par ailleurs que ces représentations sont actives à un stage précoce du contrôle moteur, i.e. lors de la perception initiale du but de l'action de pointage, c'est-à-dire la position de la cible à atteindre (Henriques, Medendorp, Khan & Crawford, 2002). Seules les cibles potentielles sélectionnées pour l'action sont supposées être transformées dans des systèmes de coordonnées centrés sur la tête ou sur la main. Cela suggère ainsi que la représentation de la cible en termes d'une « carte spatiale » visuelle procède uniquement des représentations sur lesquelles nous décidons d'agir, ce qui représente à l'évidence une stratégie très économique.

Les représentations visuelles considérées pourraient devenir indépendantes de la position de l'oeil à des étages de traitement supérieurs, où des opérations plus élaborées sont mises en jeu (le contrôle de la trajectoire en ligne, l'ajustement d'une pince de saisie adéquate en cours de mouvement etc.), ainsi que le suggèrent Hayhoe, Aivar, Shrivastavah & Mruczek (2002). Selon ces auteurs, le mode de coordination oculo-manuelle et la typologie des séquences de fixation oculaire impliquent une planification et une exécution des mouvements (dans leur expérience, la préparation d'un sandwich) en quelques secondes ; à cet égard, la planification devrait être effectuée dans un système de coordonnées indépendant de la position de l'oeil, autorisant une représentation de la structure spatiale de l'espace d'action élaborée indépendemment des saccades guidant la saisie d'informations sur l'environnement.

Comme on le voit, les données et les interprétations sont également loin d'être univoques en ce qui concerne l'espace de représentation spatiale guidant les mouvements de l'oeil et de la main, mais il semble que le codage de l'information spatiale soit fortement tributaire des informations sensorielles disponibles et du mode d'exécution de l'action. Dans ce cadre, les études de neuropsychologie constituent une source de données précieuses pour tester ces hypothèses fonctionnelles. L'ataxie optique est à cet égard un terrain privilégié d'investigations, car ce syndrome se caractérise par un déficit dans les gestes d'atteinte d'objets sous contrôle visuel. Selon Bruxbaum & Coslett (1998), l'ataxie optique serait dûe à un échec dans le passage de coordonnées rétiniennes en coordonnées centrées sur la main active. Plus spécifiquement, puisqu'il a été proposé que les neurones pariétaux pourraient remplir ce rôle (e.g. Batista, Buneo, Snyder & Andersen, 1999; Ferraina, Battaglia, Genovesio, Marconi, Onorati & Caminiti, 2001, cf. § 2.4.2), l'hypothèse actuellement discutée est que le phénomène d'ataxie optique résulterait de l'incapacité des neurones pariétaux à combiner les informations de direction de l'oeil et de la main (Battaglia-Mayer & Caminiti, 2002). Néanmoins, une critique adressée à cette hypothèse fonctionnelle est qu'elle ne permet pas d'expliquer pourquoi certains cas d'ataxie optique se limitent aux cibles présentées en périphérie (e.g. Carey, Sala & Ietswaart, 2002).

Une hypothèse alternative est que les déficits observés dans l'ataxie optique illustreraient l'incapacité d'effectuer des corrections rapides en ligne, comme le proposent Pisella, Grea, Tilikete, Vighetto, Desmurget, Rode, Boisson & Rossetti (2000). De telles corrections en ligne sont particulièrement importantes en vision périphérique. Au contraire, la vision fovéale fournit des informations de grande résolution spatiale et donc suffisamment fines pour une programmation motrice précise du mouvement à effectuer, ce qui réduit la nécessité de corrections en ligne. Ceci pourrait rendre compte des cas d'ataxie optique limités à la périphérie du champ visuel. A ce titre, le cortex pariétal postérieur semble jouer un rôle prépondérant dans la correction du mouvement en cours de réalisation. Les travaux d'imagerie de Desmurget, Grea, Grethe, Prablanc, Alexander & Grafton (2001) lors d'une tâche de pointage, dans laquelle la cible est légèrement déplacée durant le mouvement, ont mis en évidence que les principales aires cérébrales activées lors la modification de la trajectoire des mouvements oculaires et manuels consistent en un réseau relativement distribué incluant le cortex pariétal postérieur, le cervelet et le cortex moteur primaire. Sur le plan fonctionnel, ces aires seraient impliquées dans le traitement d'un signal d'erreur motrice généré *dynamiquement* au cours de la trajectoire, comme en attestent les corrections motrices précoces observées lors du déplacement non perçu de la cible à atteindre. Un autre argument en faveur du rôle spécifique joué par la vision centrale provient des travaux de Carey et al. (2002) sur le phénomène de « non-atteinte magnétique » ('*magnetic misreaching*'). Le patient étudié était incapable d'atteindre des cibles présentées en périphérie du champ visuel.

Selon ces auteurs, ce déficit ne s'apparente pas à un cas d'ataxie optique dans la mesure où ces effets se généralisent également à l'atteinte de cibles périphériques de nature proprioceptive ou auditive. Les auteurs suggèrent que la non-atteinte magnétique résulte d'un dysfonctionnement des boucles sensorimotrices dans le cortex pariétal postérieur. En raison de ce dysfonctionnement, la vision centrale demeurerait la seule « route » fonctionnellement opérationnelle pour l'atteinte de cibles.

Enfin, plusieurs résultats psychophysiques convergents renforcent l'hypothèse d'un partage des caractéristiques fonctionnelles de la coordination oculo-manuelle, en particulier l'importance de maintenir les signaux intentionnels et les signaux de rétrocontrôle dans un même référentiel, ou système de coordonnées (e.g. oculocentrique ou centré sur le corps). En effet, l'adaptation du geste d'atteinte dans un référentiel entraîne un transfert incomplet lorsque celui-ci est réalisé dans un autre référentiel (Clover & Boussaoud, 2000; Norris, Greger, Martin & Thach, 2001). De même, lorsque plusieurs référentiels sont accessibles, il n'y a pas transfert de l'adaptation saccadique entre les saccades visuellement guidées et les saccades mémorisées (Greger & Andersen, 2002; Fuchs, Reiner & Pong, 1996). L'adaptation du geste d'atteinte et des mouvements saccadiques apparaît ainsi spécifique de l'espace de représentation dans lequel elle s'inscrit.

Rôle de l'attention spatiale

L'implication des processus attentionnels dans la génération et le contrôle du comportement moteur n'est plus à démontrer. Il a été proposé par exemple que l'allocation de l'attention spatiale vers les objets sélectionnés est fonctionnellement liée à la génération de saccades en direction de ces mêmes objets (Fischer, 1999). Un déplacement de l'attention vers la position de la cible visée précède généralement le début de la saccade (Deubel & Schneider, 1996), et l'attention ne peut être engagée ailleurs dans le champ visuel avant l'achèvement de celle-ci (Kowler, Anderson, Dosher & Blaser, 1995). Des données d'imagerie cérébrale confortent cette hypothèse en montrant que les aires activées pendant les déplacements de l'attention se superposent en partie avec les aires activées par les mouvements oculaires saccadiques (Corbetta, 1998). Enfin, il a été montré que les dimensions de la région de focalisation attentionnelle ('*spotlight*') modulent les mouvements oculaires visuellement guidés : la latence d'initiation des saccades est réduite lorsque la région couverte par l'engagement attentionnel est restreinte, tandis que le gain de la poursuite est augmenté à la fois au début de la poursuite, mais également en réponse à de brusques perturbations lors du maintien de la poursuite (Madelain, Krauzlis & Wallman, 2005).

Comme on le voit, les mécanismes responsables de la génération de saccades partagent des liens étroits avec des activités cognitives de plus haut niveau, mais ces interactions ne se limitent pas aux mouvements saccadiques. Des études en neurophysiologie et en imagerie fonctionnelle ont mis en évidence que l'activité des neurones de l'aire temporale médiane (MT), impliquée dans les processus de traitement des informations de mouvement, et de l'aire temporale supérieure médiane (MST), contribuant au contrôle des mouvements oculaires de poursuite, est modulée par la focalisation attentionnelle sur un attribut spécifique de l'objet (Treue & Maunsell, 1996; Beauchamp, Cox & DeYoe, 1997; Culham, Brandt, Cavanagh, Kanwisher, Dale & Tootell, 1998). La focalisation attentionnelle sur le mouvement visuel d'une cible influence ainsi les circuits neuronaux impliqués dans la transformation de l'information sensorielle perçue en une sortie oculomotrice adéquate. De plus, les aires cérébrales fonctionnellement impliquées dans l'orientation de l'attention et la génération de saccades contiennent également des cellules spécialisées dans le traitement du mouvement visuel (Colby, Duhamel & Goldberg, 1993), et le contrôle de la poursuite oculaire (Shi, Friedman & Bruce, 1998).

2.3.3 Synthèse

L'ensemble des données exposées dans cette revue tendent à indiquer de fortes synergies, à la fois temporelle et spatiale, entre les mouvements oculaires et les mouvements manuels. Si les modalités de mise en oeuvre de ce comportement oculo-manuel *co*-ordonné demeurent encore dans certains cas mal comprises, il n'en demeure pas moins que les principaux résultats soulignent la convergence et le couplage des informations spatiales, ainsi qu'un éventuel contrôle séparé de la dynamique temporelle (initiation des mouvements) malgré de fortes corrélations dans le décours temporels des séquences motrices respectives. La représentation adaptative de l'espace d'action apparaît découler d'une fusion multisensorielle de différentes sources d'informations périphériques (principalement visuelles et proprioceptives) renseignant sur la position et le déplacement des cibles dans l'espace, et divers résultats suggèrent la primauté d'un codage oculocentrique de cet espace d'action, bien que les processus mis en oeuvre dépendent, entre autres, de la disponibilité de la vision de l'effecteur, de la position de la cible dans le champ visuel, ainsi que du degré d'engagement attentionnel. Enfin, ces interactions oculo-manuelles sont de toute évidence tributaires de l'efficience des mécanismes de traitement de l'information visuelle de position et de mouvement, et elles s'observent dès le stade de la planification du mouvement, mais également en cours de mouvement, c'est-à-dire lors de la phase de contrôle visuo-moteur. L'observation que les traitements responsables de la décision perceptive sont modulés de manière identique à ceux assurant la planification et le contrôle du geste moteur — oculaire et/ou manuel — constituent l'indication de certaines réserves à adopter dans l'affirmation que la perception et l'action sont des processus traités en complète isolation, ou plus ou moins continûment, selon des voies de traitement dont le degré de parallélisme et les modalités d'interaction restent à l'heure actuelle mal définis, comme nous allons le montrer dans la partie suivante.

2.4 Bases neurales des représentations pour la perception et l'action

L'ensemble des données comportementales présentées dans les paragraphes précédents a permis de mettre en évidence de fortes synergies spatiales et temporelles dans le comportement oculo-manuel, et soulevé diverses alternatives concernant la nature des représentations utilisées dans ces boucles visuo-motrices, en fonction de la disponibilité de la vision de l'effecteur ou de la position de la cible dans le champ visuel. Déplacer ses yeux de telle sorte que l'image d'un objet apparaisse en position fovéale sur la rétine, étendre son bras vers l'objet sélectionné, et finalement le saisir avec une pince appropriée nécessite une transformation complexe du domaine sensoriel (vision, proprioception) vers le domaine moteur (muscles des yeux, du bras et de la main). La question de savoir quels mécanismes neuronaux sous-tendent ces activités et dans quelles structures corticales et sous-corticales ces derniers sont implémentés demeure une thématique de recherche des plus actives à l'heure actuelle. Nous nous proposons dans cette dernière partie de notre revue théorique de nous pencher sur les bases neurales sous-tendant les traitements associés à l'information afférente et aux ordres moteurs, en tentant de répondre aux deux interrogations suivantes : (i) comment l'entrée visuelle initiale, codée dans un système rétinocentrique, est-elle transformée en sorties oculomotrice et manuelle appropriées, et (ii) comment les signaux relatifs aux réponses de ces deux effecteurs interagissent-ils entre eux pour produire les mouvements coordonnés observés ?

L'état des connaissances dans ce domaine suggère la participation de tout un réseau occipîto-pariéto-frontal pour le codage de l'information spatiale et les transformations sensorimotrices permettant de communiquer ces informations aux structures responsables de l'exécution de l'action désirée, comme le cortex moteur, associées à des structures spécialisées dans l'apprentissage et le contrôle de l'action réalisée, comme le cervelet, les ganglions de la base et le cortex prémoteur. En outre, l'élaboration de « modèles internes » de l'environnement sur lequel agir permettrait de capturer la relation causale entre les actions et leurs conséquences sensorimotrices. Après avoir rappelé la spécialisation du cerveau pour le traitement des informations visuo-motrices, nous nous intéresserons à deux aspects des traitements réalisés qui apparaissent primordiaux pour l'initiation de mouvements coordonnés des yeux et de la main en direction d'une cible, et pour le maintien d'une représentation constamment mise à jour de cette cible dans l'environnement : la perception de la position et de l'éventuel déplacement de cette cible, et la perception de l'état interne des effecteurs considérés.

2.4.1 Spécialisation des traitements des informations visuo-motrices

Il existe à l'heure actuelle un certain nombre de résultats expérimentaux suggérant qu'il n'existe pas de régions corticales d'intégration multimodale au niveau des aires primaires, dans lesquelles des populations de neurones intégreraient les informations de différentes modalités sensorielles et de différents attributs d'une même modalité (Felleman & van Essen, 1991; Singer, 1993, 1995). On assisterait au contraire à une organisation hiérarchique et distribuée de l'information sensorielle, somesthésique et motrice, associée à une forte modularité des traitements et des systèmes de rétro-projections des aires pariétales associatives sur les aires du cortex sensoriel primaire (pour une revue, Lalanne & Lorenceau, 2004). En ce qui concerne la modalité visuelle, l'information sur les attributs visuels d'une forme (localisation, forme, couleur, mouvement, etc.) semble être traitée par des voies cortico-corticales fonctionnant en parallèle (Ungerleider & Mishkin, 1982; Livingston & Hubel, 1988) : une voie occipito-pariétale (voie dorsale) impliquée dans l'analyse du mouvement et de la localisation spatiale (répondant à la question « *where* »), et une voie occipito-temporale (voie ventrale) responsable de l'analyse des formes et de la couleur (répondant à la question « *what* ») (Fig. 2.5). C'est cette dichotomie des traitements des attributs de l'image visuelle qui a inialement motivé les modèles postulant une ségrégation du traitement de l'information visuelle pour la perception et le contrôle visuo-manuel, conscient ou non (Goodale & Milner, 1992, cf. § 2.2.1, p. 17).

Les connections anatomiques entre les aires visuelles et somesthésiques, si elles existent, ne sont pas au demeurant clairement établies ou restent très diffuses (Cavada & Goldman-Rakic, 1989). Les données neuroanatomiques indiquent qu'il n'existe pas de projections directes du cortex visuel primaire (aire 17) vers les aires motrices et prémotrices (aires 4 et 6), et suggèrent au contraire une transmission indirecte de l'information, par le biais de relais cortico-corticaux entre l'aire 17 et les aires 4, 6 et 8, responsables du contrôle des doigts, des membres et des yeux (Glickstein, 2000). Dans ce contexte, les informations visuelles et somesthésiques seraient traitées par des populations de neurones distinctes, et l'appariement entre ces deux types d'informations pourrait reposer sur la synchronisation temporelle des activités des différentes populations neuronales, comem cela a été proposé dnas le cadre de la reconnaissance de formes visuelles (Singer, 1995). Néanmoins, une critique qui peut être formulée à l'égard de cette hypothèse de coactivation par synchronisation est que celle-ci pourrait ne constituer que l'observation d'un mode d'activation spécifique entre différentes populations neuronales, sans pour autant que soit clairement établi un quelconque lien de causalité. Le cortex pariétal constitue également un candidat plausible en tant que structure de « médiation » ou de convergence des informations multisensorielles (e.g. Andersen, Snyder, Bradley & Xing, 1997), en raison notamment de son implication dans de nombreux circuits sensorimoteurs, recrutant également des structures sous-corticales comme le thalamus, le cervelet ou les ganglions de la base (e.g. Houk, Buckingham & Barto, 1996; Miall, 1998)). Enfin, deux autres voies sous-corticales impliquées dans les traitements visuo-moteurs ont également été mises en évidence, sans pour autant que leur rôle soit clairement élucidé (figure 2.5, droite) : l'une prend pour relai les ganglions de la base (noyau caudé et claustrum), l'autre fait intervenir le cervelet (noyau pontique) (Glickstein, 2000). Les connexions établies, reliant les aires motrices et une partie de l'aire prémotrice (AMS, ou aire 6), renforçent cependant l'idée d'un couplage fonctionnel entre les aires corticales impliquées dans la planification et l'exécution de l'action intentionnelle, et des structures sous-corticales connues pour être impliquées dans l'apprentissage des répertoires moteurs et la représentation interne de séquences d'actions.

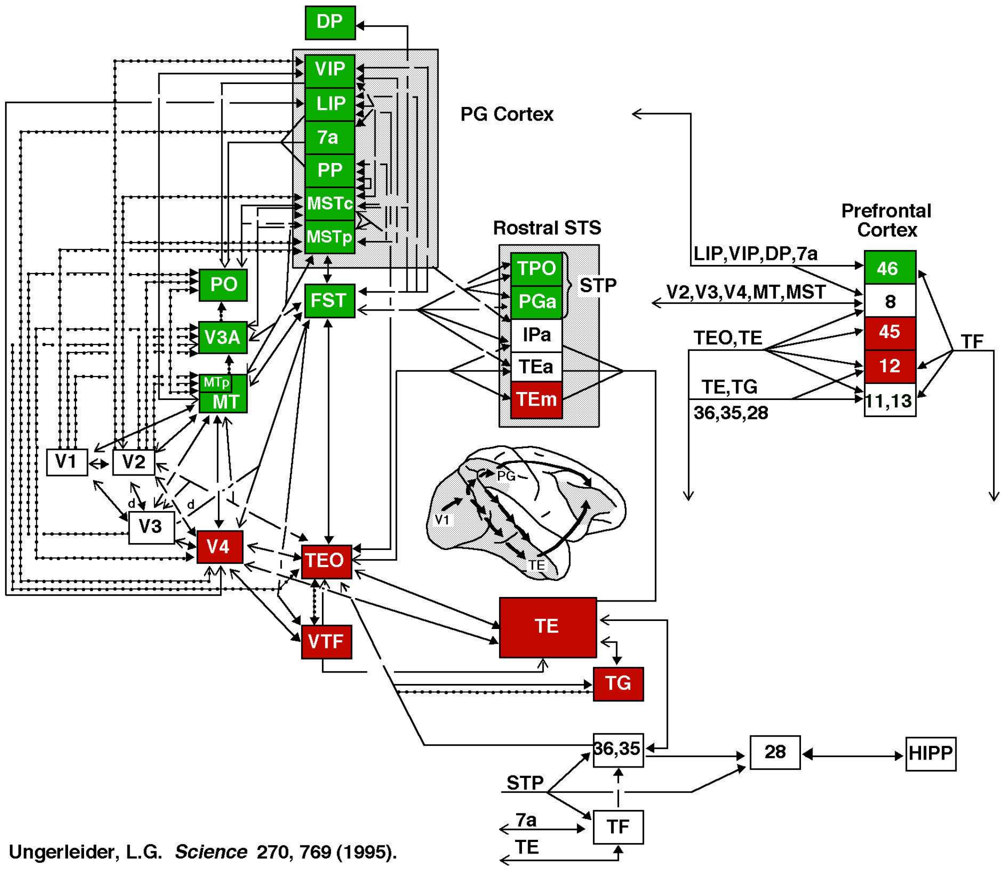


Fig. 2.5. – *Organisation anatomo-fonctionnelle des traitements visuels et visuo-moteurs. Différentes aires visuelles sont ici représentées, sur la base d'une ségrégation anatomique entre la voie dorsale (occipito-pariétale), spécialisée dans le traitement des informations de mouvement, la localisation spatiale et le contrôle visuo-moteur — répondant à la question 'Where ?' —, et la voie ventrale (occipito-temporale), assurant les traitements liés à l'identification perceptive — répondant à la question 'What ?' —. Organisation fonctionnelle des traitements visuo-moteurs. (Tiré de Ungerleider, 1995)*

En tout état de cause, l'ensemble des données accumulées démontrent une forte spécialisation de certaines aires pariétales, tandis que l'existence de multiples circuits sensorimoteurs témoignent de l'aspect hautement contextuel des boucles de contrôle visuo-moteur, comme le notent Rizzolatti, Fogassi & Gallese (1997), dont l'approche théorique tend à attribuer un rôle majeur aux activités motrices et aux circuits qui les gouvernent dans la cognition spatiale :

> ‘(...) space perception appears to be a secondary result of the activity of a series of sensorimotor circuits, each of which encodes the spatial location of an object according to its own motor purposes and transforms it into a potential action.’ (Rizzolatti et al., 1997, p. 562)

Quant à la coordination oculo-manuelle, elle fait intervenir la présence conjointe de signaux de regard (oeil + tête) et de mouvement du bras, traités par des populations de neurones localisées principalement dans l’aire prémotrice dorsale (Jouffrais & Boussaoud, 1999), l’aire pariétale 7m (Ferraina, Johnson, Garasto, Bataglia-Mayer, Ercolanil, Bianchi, Lacquaniti & Caminiti, 1997), le champ oculomoteur supplémentaire, ou SEF (Mushiake, Tanatsugu & Tanji, 1997), le colliculus supérieur (Werner, Danneberg & Hoffmann, 1997), et différentes structures cérébelleuses. L’ensemble de ces aires, associées au cortex prémoteur dorsal, pourraient constituer un large réseau d’interconnections spécialisé dans les transformations visuo-motrices afin d’assurer, entre autres, la coordination oculo-manuelle.

2.4.2 Aires associatives temporo-pariétales et frontales : codage des informations de mouvement et transformations sensorimotrices

Le cortex pariétal postérieur constitue une région d’intégration sensorimotrice privilégiée (Andersen et al., 1997), et de nombreuses études se sont attachées à montrer son rôle dans la transformation des coordonnées rétinocentriques en coordonnées spécifiques des mouvements du corps (centrées sur la tête, l’épaule ou la main), ainsi que son implication dans les processus de contrôle visuo-moteur. D’autres structures corticales, en particulier les lobes frontaux, partagent également une forte composante de contrôle sensorimoteur. C’est le cas notamment de la région spécifiquement impliquée dans les mouvements oculaires et dénommée ‘*frontal eye field*’ (FEF), qui est considérée comme le centre prémoteur impliqué dans la sélection des cibles visuelles pour les mouvements de poursuite oculaire et de saccades (pour une revue, Krauzlis, 2004, 2005). Quant au cortex temporal, les neurones de l’aire médio-temporale (MT) et de l’aire médio-temporale supérieure (MST) participent au traitement de l’information visuelle de mouvement pour la discrimination perceptive et pour la conduite des mouvements oculaires de poursuite, respectivement (*ibid.*). Nous présentons dans les deux paragraphes suivants le rôle respectif de ces différentes structures dans le codage des informations de mouvement et les représentations sensorimotrices associées au guidage de l'action visuellement contrôlée.

Codage des informations de mouvement et mécanismes d'anticipation

De nombreuses populations de neurones des aires pariétales, chez le singe, sont sélectives à la direction et/ou à la vitesse des stimuli en mouvement (Andersen et al., 1997), et constituent de ce fait des candidats potentiels pour la perception du mouvement (Newsome, Britten & Movshon, 1989). Les fluctuations observées dans les réponses neuronales enregistrées au niveau de l'aire MT sont également fortement corrélées aux percepts rapportés concernant des stimuli bistables (Leopold & Logothetis, 1999). A cette sélectivité s'ajoute une forte composante d'anticipation (ou de prédiction) de la direction future du mouvement, commune aux aires LIP et MST, mais absente de l'aire MT (Williams, Elfar, Eskandar, Toth & Assad, 2003). Ainsi, outre son rôle prééminent dans les transformations sensorimotrices impliquées dans les actions motrices visuellement guidées, le cortex pariétal apparaît être, selon toute vraisemblance, le siège de mécanismes responsables de « l'alignement » des réponses neuronales aux attributs physiques de mouvement et de l'interprétation perceptive finale.

Par ailleurs, les aires MT et MST fonctionnent en interaction réciproque. Plus spécifiquement, il a été montré que les neurones de MT répondent au mouvement de l'image rétinienne, que celui-ci résulte du mouvement du stimulus visuel ou du mouvement de l'oeil (Bair & O'Keefe, 1998). Par ailleurs, certaines études de neurophysiologie suggèrent que l'aire MT contient également des neurones répondant aux signaux extra-rétiniens (cf. § 2.3.1, p. 30), relatifs à la position de l'oeil et à sa vitesse (Bremmer, Distler & Hoffmann, 1997a; Bremmer, Ilg, Thiele, Distler & Hoffmann, 1997b). L'existence de ce type de réponses, spécifiques de l'aire MST, suggère que les cellules de MT sont à mêmes de modifier leur activité en présence de mouvements oculaires. Les résultats de Chukoskie & Movshon (2002) confirment ces observations, et les conclusions de ces auteurs favorisent une interprétation selon laquelle une combinaison de signaux rétiniens et extra-rétiniens débuterait en MT, mais serait plus importante dans l'aire MST (pour une revue, Krauzlis, 2004).

D'un autre côté, il semble clairement établi que les capacités de contrôle des mouvements sont liées aux capacités d'anticipation et de prédiction de la position future d'une cible potentielle. L'anticipation de la trajectoire d'une cible découlerait à la fois des traitements élémen-

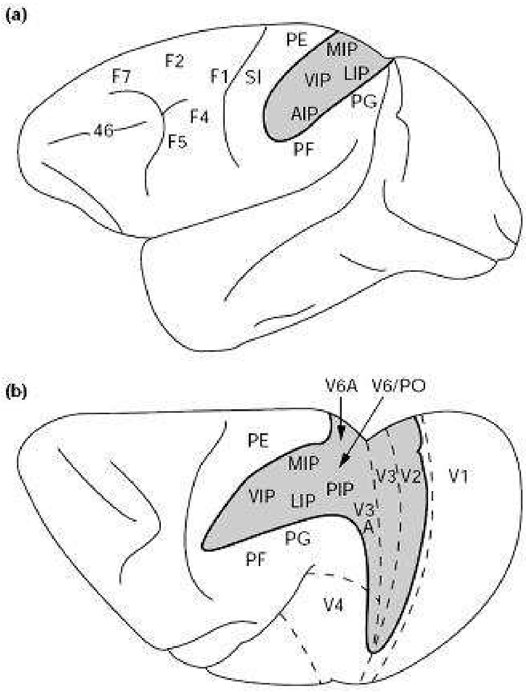


Fig. 2.6. – *Organisation topographique (vues latérale et dorsale) du cortex pariétal chez le singe macaque. Légende : MIP, medial intra-parietal area ; VIP, ventral intra-parietal area ; LIP, lateral intra-parietal area ; AIP, anterior intra-parietal area ; PO, parieto-occipital area. (Tiré de Rizzolatti et al., 1997)*

taires des informations de mouvement, mais également des traitements plus élaborés d'interprétation et de décision perceptive, dont certains prennent place au niveau du cortex pariétal. L'aire LIP, située dans la partie médiane du cortex pariétal (Fig. 2.6), a retenu l'attention des chercheurs ces dernières années. En effet, sa fonction principale est sujet à débat, et différentes hypothèses ont été proposées parmi lesquelles l'aire LIP se verrait attribuer un rôle dans (i) l'attention visuelle spatiale (Bisley & Goldberg, 2003), ou (ii) la planification des saccades oculaires (Andersen & Buneo, 2002; Barash, Bracewell, Fogassi, Gnadt & Andersen, 1991). Ces hypothèses n'apparaissent pas au fond contradictoires, étant donné l'étroite relation qu'entretiennent les mouvements saccadiques et le déplacement de l'attention dans le champ visuel (cf. § 2.3.2, p. 36), et il semble que l'aire LIP utilise un codage rétinotopique des cibles visuelles simples. A l'aide d'une tâche de saccades sur des objets, Sabes (2000) a montré que l'aire LIP utilise le même codage rétinotopique des cibles pour la saccade, que cette cible soit spécifiée en tant que point absolu dans l'espace, ou en tant que position relative par rapport à un objet en déplacement. En conséquence, il ne semble pas exister de possibilité, au niveau de LIP, de transformation entre des systèmes de coordonnées égo- et allocentré.

Les récents travaux effectués par Williams et al. (2003) apportent un nouvel éclairage sur le rôle potentiel de l'aire LIP. Ces auteurs ont observé, chez le singe, que l'activité de LIP semble plus corrélée avec la direction perçue (subjective) du mouvement d'un stimulus bistable (nuage de points en mouvement, ou '*Random Dots Kinematogram*') que ne le sont les activités enregistrées simultanément dans les aires MT et MST, classiquement impliquées, comme nous l'avons déjà évoqué, dans la perception du mouvement 2D et celui dérivé des informations 3D[7] (Britten, Shadlen, Newsome & Movshon, 1992; Bradley, Chang & Andersen, 1998). Ces dernières ne s'activent dans ce cas précis que pour les stimuli non-ambigüs, i.e. ceux possédant de réelles composantes locales de mouvement. De plus, l'activation de LIP semble précéder le mouvement du stimulus, suggérant un rôle prédictif qui pourrait se réverbérer dans les aires spécifiques du traitement des informations de mouvement et de la planification motrice (réseau temporo-pariétal). Ce mécanisme permettrait de « lier » les activités attentionnelles aux activités prémotrices et visuelles. Ainsi, selon Williams et al. (2003), les neurones de MT fournissent une représentation non-directionnelle, et éventuellement bistable, du mouvement du stimulus, laissant le soin de l'interprétation perceptive aux aires supérieures, comme l'aire LIP. Notons enfin que ce caractère anticipateur se retrouve également au niveau des propriétés spatiales de réponse des neurones de LIP qui sont modifiées lors du mouvement des yeux, voire même avant celui-ci (Duhamel, Colby & Goldberg, 1992). De plus, ce réalignement des champs récepteurs intervient avec la même latence que le déplacement de l'attention intervenant préalablement aux mouvements oculaires de fixation d'une cible périphérique (Kowler et al., 1995). S'il paraît tentant d'assimiler ce réalignement des champs récepteurs à l'« instantiation neuronale » de l'orientation de l'attention endogène, des enregistrements électrophysiologiques ont montré que la réorientation seule de l'attention ne suffit pas à induire le réalignement, mais doit être suivie du déplacement effectif des yeux (Colby, 1996). Mentionnons enfin que cette propriété de réalignement des champs récepteurs n'est pas limitée aux mouvements de translation frontale, mais intervient également dans le cas de mouvements de rotation de cibles mémorisées (Medendorp, Smith, Tweed & Crawford, 2002). Selon Colby & Goldberg (1999), une des fonctions de l'activité de l'aire LIP serait de signifier la salience (perceptive) d'un stimulus à une

[7] '*structure-from-motion*'

position spatiale particulière. Cette représentation de la salience pourrait ainsi contribuer à la sélection de la cible pour la saccade, tout en participant également aux processus d'attention et de mémorisation spatiale.

Intégration de l'information spatiale et transformations sensorimotrices

Le support anatomique des transformations sensorimotrices, permettant le passage de coordonnées rétiniennes en coordonnées centrées sur la main, reste actuellement une question en débat. Les études de neurophysiologie ont permis de montrer que le cortex pariétal postérieur joue un rôle essentiel dans ces mécanismes. Par exemple, il a été montré que l'activation du cortex pariétal postérieur (CPP) lors du geste d'atteinte est modulée par la direction du regard, chez le singe (Ferraina et al., 2001), et chez le sujet humain (Baker, Donoghue & Sanes, 1999). Cependant, l'activation de la « région pariétale d'atteinte » ('*parietal reach region*', ou PRR) observée lors d'un délai saccadique chez le singe ne reflète pas l'intention chez l'animal d'effectuer un mouvement de l'oeil avec le bras ou du bras seul. Ainsi, bien que la PRR sous-tende en partie les activités d'atteinte visuellement guidées, il n'est pas clairement établi qu'elle soit le site privilégié responsable des processus de coordination oculo-manuelle (Snyder, Batista & Andersen, 2000). En effet, l'activité relative aux saccades s'exprime dans la période précédant la décharge des motoneurones générant la saccade. Selon ces auteurs, cette activité pré-saccadique pourrait refléter le maintien d'un codage de la position de la cible en coordonnées rétiniennes, lorsque l'oeil se déplace après l'apparition de la cible mais avant l'initiation du geste d'atteinte, qui lui reposerait sur un codage centré sur la main.

Du point de vue du codage des mouvements manuels, la position spatiale de la main semble être codée dans un cadre de référence centré sur l'oeil, au niveau du cortex pariétal postérieur (e.g. Colby, Duhamel & Goldberg, 1995), mais dans un cadre de référence centré sur la main au niveau du cortex prémoteur (Graziano, 1999). Dans ce contexte, l'aire prémotrice dorsale pourrait recevoir une copie d'efférence des ordres moteurs du système oculomoteur. Ces données électrophysiologiques sont corroborées par l'étude en stimulation magnétique transcrânienne (TMS) de van Donkelaar, Lee & Drew (2002) : ces auteurs ont observé que la stimulation du cortex prémoteur résulte en une augmentation de l'influence des signaux saccadiques sur les mouvements de la main. A l'inverse, la stimulation du cortex pariétal postérieur entraîne le phénomène inverse, c'est-à-dire une diminution de la modulation des mouvements manuels par les signaux saccadiques. Ces deux cadres de référence apparaissent ainsi « se compenser » l'un l'autre, selon l'interprétation proposée par ces auteurs, et la stimulation magnétique transcrânienne réduirait le gain de cette compensation intrinsèque. Ces mêmes auteurs ont également montré dans des tâches de pointage manuel en boucle ouverte (i.e. sans vision de l'effecteur) que seule la TMS délivrée au niveau du cortex pariétal postérieur avant le début de la saccade (0–100 ms) réduit l'influence des signaux saccadiques sur le mouvement manuel (donc durant sa planification), alors que des stimulations administrées après l'initiation de la saccade, ou durant le mouvement, n'ont aucun effet (van Donkelaar et al., 2002). L'ensemble de ces résultats suggèrent donc que le CPP intègre les signaux relatifs à l'amplitude des saccades dans un espace rétinocentrique, dans lequel celles-ci sont planifiées, avec les informations de mouvement des membres avant l'exécution de la saccade.

Néanmoins, d'autres études viennent nuancer cette distinction : il a été montré en effet que les signaux de direction du regard modulent également les aires prémotrices (Boussaoud, Jouffrais & Bremmer, 1998; Baker et al., 1999; Mushiake et al., 1997). De même, Buneo, Jarvis, Batista & Andersen (2002) ont mis en évidence, dans l'aire dorsale 5 du CPP, que la position des cibles mémorisées est codée à la fois par rapport à la position de l'oeil et la position de la main, ce qui serait en accord avec le fait que cette aire reçoit des signaux visuel, proprioceptif et des signaux issus de la copie d'efférence, représentés dans différents systèmes de coordonnées. A la place d'un étage de transformations des coordonnées spatiales d'un cadre de référence à l'autre, plusieurs cadres de référence, distribués dans différentes aires du cortex pariétal postérieur, pourraient coexister en parallèle, et l'intégration aurait lieu au niveau des cortex pariétaux et frontaux (Battaglia-Mayer, Ferraina, Marconi, Bullis, Lacquaniti, Burnod, Baraduc & Caminiti, 1998; Graziano & Gross, 1998).

Comme on le voit, l'existence d'un espace de représentation oculocentrique commun, situé au sein du cortex pariétal, reste à l'heure actuelle source de nombreuses investigations expérimentales. Colby & Duhamel (1996) ont proposé que le cortex pariétal contiendrait des représentations égocentriques multiples de l'espace, distribuées dans différentes aires adjacentes et permettant de guider les actions spécifiques des yeux, de la tête et du bras. La position des objets serait spécifiée en coordonnées motrices lorsque ces représentations sont liées aux « sphères de l'action », et les sorties engendrées par ces multiples représentations pourraient être utilisées par le cortex frontal pour la planification et la génération du mouvement. D'autres auteurs, comme Andersen, Snyder, Batista, Buneo & Cohen (1998), défendent l'idée que le cortex pariétal — dont les connexions réciproques avec les aires motrices, visuelles, auditives, vestibulaires, ainsi que le cervelet, en font la « plaque tournante » de la coordination entre les différents étages de traitement et le site privilégié pour l'intégration multimodale — abriterait un cadre de référence commun pour les représentations sensorielles et motrices. Ce cadre de référence commun, ou espace de représentation supramodal, serait organisé en coordonnées oculocentriques et serait modulé par les signaux de position de l'oeil, de la tête, du corps et des membres, principalement au niveau des aires PRR, LIP et AIP (pour une revue, Cohen & Andersen, 2002).

2.4.3 Rôle du colliculus supérieur dans les corrections motrices

Une autre structure neurale susceptible de participer à la coordination des signaux de contrôle oculaire et manuel est le colliculus supérieur (CS). Le CS est une structure sous-corticale, dont les couches superficielles reçoivent des afférences visuelles en provenance de la rétine, et les couches profondes contiennent des neurones qui déchargent juste avant l'initiation des mouvements oculaires. Les couches superficielles projettent vers les couches profondes, organisées topographiquement et en registre, mais également vers le thalamus et d'autres noyaux sous-corticaux. Les couches profondes reçoivent de nombreuses entrées en provenance des noyaux relayant les informations issues des modalités visuelle, auditive et somesthésique, et permettent donc leur mise en correspondance. Ces propriétés font de cette structure un candidat de choix pour l'intégration multimodale, notamment dans les processus de localisation et d'orientation spatiale.

Des études neuroanatomiques ont montré que le CS et une grande majorité des centres corticaux sensorimoteurs (aires 17 et 19 du cortex occipital, aire 7 du cortex pariétal, aire 46 du cortex préfrontal, et aire 8 du FEF) opèrent en parallèle. Les lésions de ces structures entraînent une abolition totale des mouvements oculaires visuellement guidés, mais la lésion sélective de l'une ou l'autre de ces structures n'entraîne que de légers déficits. Par exemple, la lésion du CS n'entraîne qu'une augmentation relative de la latence d'initiation des mouvements oculaires.

Récemment, il a été observé que l'activité dans les neurones du CS est corrélée non seulement avec les mouvements saccadiques, mais également avec les mouvements du bras (Stuphorn, Bauswein & Hoffmann, 2000), bien que ces deux populations de neurones ne se superposent pas. Environ 40 % des « cellules d'atteinte » ('*reach cells*') du CS ont une activité qui est modulée avec la direction du regard. Comme ces cellules fournissent un signal de différence entre les positions respectives de l'oeil et de la main, elles pourraient contribuer à la correction en ligne des mouvements de la main. Stuphorn et al. (2000) ont également proposé que le CS est inhibé en retour par certaines structures corticales, étant donné que des lésions du cortex prémoteur, du cortex frontal, ou de l'aire oculomotrice supplémentaire (SEF), résultent en une incapacité de dissocier les cibles oculaires des cibles manuelles, une situation comparable à celle retrouvée en TMS par Carey et al. (2002).

2.4.4 Rôle du cervelet dans l'élaboration de modèles internes et la coordination oculo-manuelle

Un dernier candidat plausible pour la coordination oculo-manuelle est le cervelet. Cette structure est impliquée dans de nombreuses activités, et en particulier dans le contrôle et l'apprentissage de séquences visuo-motrices élaborées. Les propriétés des fibres grimpantes en font une structure privilégiée pour signaler les erreurs motrices du mouvement en cours de réalisation, et permettraient par un principe de rétroaction négative leur diminution progressive.

Modèles internes et intégration sensorimotrice

Une caractéristique intéressante du cervelet, qui découle des propriétés énoncées précédemment mais également de ses projections vers les aires pariétales (e.g. l'aire MST par le biais du noyau pontique dorso-latéral) et les ganglions de la base, est sa participation présumée à l'élaboration de « modèles internes » de l'environnement. Ces derniers sont intrinsèquement liés à la notion de transformations sensorimotrices, et ils sont le plus souvent assimilés à des fonctions « computationnelles » du cerveau permettant d'établir des relations (de comparaison) entre les signaux sensoriels de différentes modalités, ou entre les signaux sensoriels et moteurs, et d'assurer, entre autres, l'anticipation des conséquences sensorielles de l'action (e.g. Sabes, 2000; Jordan & Wolpert, 1999; Wolpert, Miall & Kawato, 1998). En effet, étant donné le faible gain et la latence de transmission des informations sensorielles périphériques concernant l'état interne du sujet (position des membres, orientation du regard, etc.), les mouvements rapides et coordonnés, qu'ils concernent différents segments d'un même effecteur (e.g. le système épaule-main) ou recrutent différents effecteurs (e.g. l'oeil et la main), ne peuvent être réalisés dans des conditions optimales. La connaissance d'un modèle dynamique de l'interaction entre le système moteur et l'environnement, élaborée au cours de l'apprentissage (implicite ou explicite), permet d'anticiper les conséquences sensorielles de l'action et d'effectuer la majeure partie du mouvement sans tenir compte des afférences sensorielles. Des corrections en phase terminale du mouvement peuvent avoir lieu si nécessaire, et elles reposent alors principalement sur la modalité visuelle.

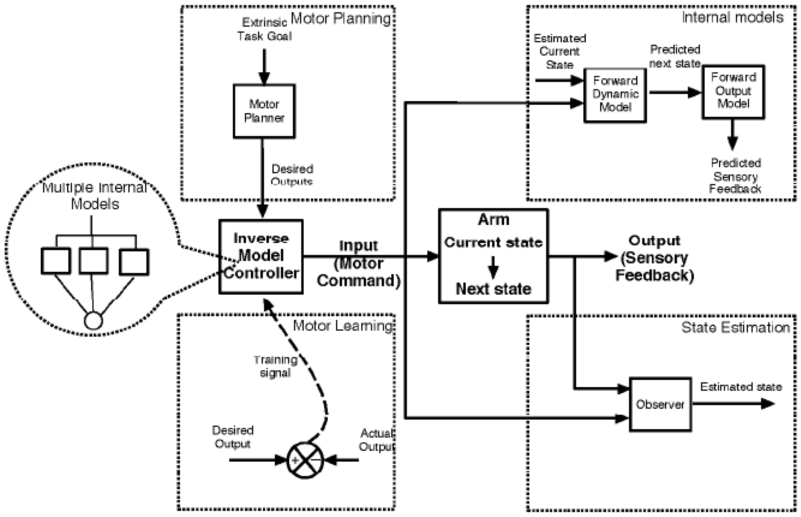


Fig. 2.7. – *Modèle de contrôle moteur. L'utilisation d'un modèle direct et d'un modèle inverse permet d'assurer le rétrocontrôle de l'action, tout en assurant une réponse motrice appropriée, à la fois du point de vue spatial (précision du geste) et temporel (synchronie du geste avec l'évènement déclencheur). (Tiré de Jordan & Wolpert, 1999, fig. 1, p. 602)*

Dans le cas de la saisie d'une cible visuelle avec la main, un modèle *inverse* permet de fournir la commande motrice nécessaire pour atteindre la position visuelle désirée, tandis qu'un modèle *direct* ('*forward*') permet, à partir de la copie d'efférence de cet ordre moteur, d'estimer (i.e. anticiper) la position atteinte par ce mouvement de la main (Jordan & Wolpert, 1999). La minimisation de l'erreur de position finale interviendrait ensuite par un mécanisme de rétrocontrôle reposant sur les informations visuelles et proprioceptives (Fig. 2.7). Ce type de rétrocontrôle rend relativement bien compte des données observées dans le cas des mouvements oculaires intentionnels. Certaines lésions du cortex cérebelleux se traduisent chez l'homme par une incapacité à effectuer des mouvements de poursuite oculaire, et rendent les autres types de mouvements (saccades, mouvements de vergence) hypermétriques[8]. Le cervelet constituerait un étage de traitement fonctionnel particulièrement important dans le cadre de la coordination oculo-manuelle (Miall et al., 2001; Krauzlis, 2004, 2005).

Coordination des comportements oculaires et manuels

Miall et al. (2001) ont étudié en imagerie fonctionnelle des sujets effectuant une tâche de poursuite de cibles visuelles sous différentes conditions : poursuite oculaire, poursuite manuelle, et poursuite oculo-manuelle. En comparaison des tâches unimodales (oeil ou main), les aires cérébelleuses étaient significativement plus actives lorsque le sujet effectuait une double-tâche de poursuite. Par ailleurs, les performances bimodales étaient optimales lorsque la position de l'oeil devance celle de la main d'environ 80 ms, appuyant ainsi l'hypothèse d'une intégration précoce des informations oculaires dans la commande manuelle. Ces données tendent à confirmer le rôle du cervelet dans la coordination oculo-manuelle, sans que soit clairement établi le mode de contrôle qu'il peut exercer. Des interactions réciproques entre les systèmes oculaire et manuel ont également été observées par van Donkelaar & Lee (1994). Dans cette étude, les sujets possédant une lésion cérébelleuse présentaient des latences d'initiation des mouvements oculaire et manuel plus longues (voir aussi Brown, Kessler, Hefter, Cooke & Freund, 1993) et des trajectoires de la main de plus grande variabilité que les sujets contrôles. Il est intéressant de noter que cette variabilité pouvait être réduite en restreignant les mouvements oculaires, ce qui constitue un argument de plus concernant l'implication du cervelet dans le couplage spatial des yeux et de la main.

Chez le singe, à la suite de lésions induites du noyau denté du cervelet, l'analyse des performances dans une tâche de poursuite de cibles a révélé que la corrélation entre les mouvements oculaire et manuel diminuait et que le retard temporel entre la position de l'oeil et celle de la cible augmentait (Corbetta, 1998). D'autre part, les mouvements oculaires dans la condition unimodale ne différaient pas de la condition en double-tâche. Par conséquent, après lésion, le système oculomoteur n'était plus à même d'utiliser les informations issues du système moteur manuel pour améliorer la précision des mouvements. Finalement, il a été proposé que la co-

[8]En particulier, des lésions du lobule 6 du vermis entraîne la perte de la calibration de l'amplitude des saccades, celles-ci pouvant être d'amplitude 20 à 50 % plus importante, sans réajustements en ligne possibles.

ordination oculo-manuelle pourrait faire intervenir deux voies principales de traitement viuso-moteurs : (i) le système cérébello-thalamo-cortical, contribuant de manière préférentielle aux mouvements visuellement guidés, et (ii) le système allant des ganglions de la base au cortex en passant par le thalamus, principalement impliqué dans les mouvements effectués vers des cibles mémorisées. Les conclusions de van Donkelaar & Staub (2000) favorisent une interprétation selon laquelle l'information portée par les mouvements oculaires est intégrée aux réponses de pointage de cibles au niveau d'un site *commun* à partir de l'activation du cervelet, des ganglions de la base et de leurs cibles thalamiques. En revanche, ce type de variable serait contrôlé, au moins partiellement, par *chacun* de ces sous-systèmes sous-cortico-thalamiques, en particulier du point de vue de la dynamique temporelle (latences d'initiation).

Cognition spatiale et contrôle moteur

En ce qui concerne la régulation des comportements oculaires lors du suivi d'une cible dynamique, les résultats de Stone et coll. mentionnés au § 2.2.2 (p. 20) ont permis à ces auteurs de suggérer un modèle différant du classique rétrocontrôle négatif qui repose exclusivement sur la compensation du glissement rétinien par un mécanisme de contrôle du gain en vitesse. Au contraire, ils favorisent un modèle de rétrocontrôle positif (Fig. 2.8) au regard duquel la principale entrée fournie au système oculomoteur n'est pas l'ensemble des signaux visuels bruts (tel que les mesures locales de vitesse et de direction du mouvement), mais plutôt un ensemble d'informations globales, intégrant les informations de mouvement tout autant que celles relatives aux propriétés spatiales de l'objet, et garantissant un percept stable et cohérent (Stone et al., 2000; Krauzlis & Stone, 1999). La figure 2.8 reproduit un diagramme de la connectique neurale des circuits assurant le contrôle des mouvements de saccades (en rouge) et de poursuite oculaire (en bleu), et l'on voit que ces circuits partagent de fortes interconnexions. Ces deux types de mouvements pourraient utiliser en partie les mêmes informations, afin d'assurer la coordination de leurs réponses aux modifications de l'environnement (pour une revue, Krauzlis, 2004, 2005). Enfin, étant donné l'implication du cervelet dans le contrôle des mouvements manuels, il est tentant d'avancer l'hypothèse d'une influence réciproque des systèmes oculomoteurs et visuo-manuels au travers de l'activité de cette structure, ce que proposent également Miall et coll. (Miall et al., 2001; Miall & Reckess, 2002). L'influence de configurations de mouvement induit à la fois sur les performances visuelles et sur les performances de poursuite manuelle et oculo-manuelle (Soechting et al., 2001; Masson et al., 1995) est un argument de plus en faveur du couplage entre la cognition spatiale et le contrôle visuo-moteur, qui pourraient être coordonnés grâce aux multiples espaces de représentations abrités dans les aires pariétales et « ordonnancés » par le cervelet.

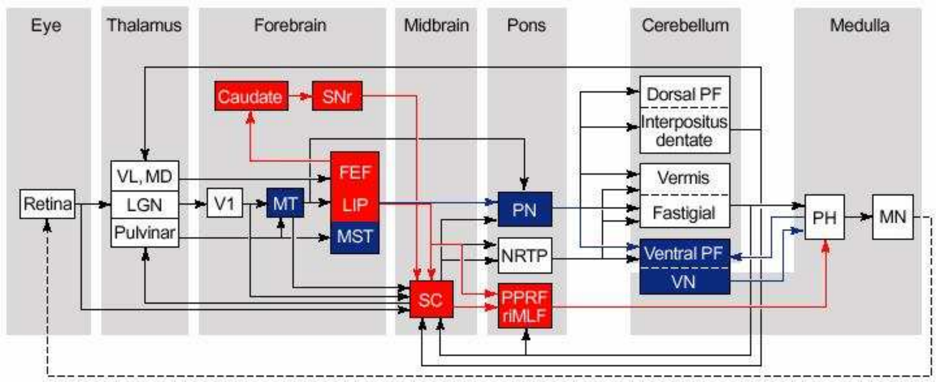


Fig. 2.8. – *Modèle de génération et de contrôle des mouvements de saccades et de poursuite oculaire. Plutôt que le mouvement local de l'image rétinienne, ces auteurs proposent que la principale entrée est le mouvement global de l'objet perçu, traité dans le cortex visuel extrastrié. Le signal extra-rétinien de poursuite dans l'aire MST peut être généré par des boucles de rétroaction locale positive ou par la copie d'efférence du brainstem. Une fois le mouvement global de l'objet identifié, les transformations ultérieures nécessaires à l'optimisation des performances concernent la compensation de la dynamique du plan oculomoteur. Cette étape peut être effectuée par un feedback positif à travers le cervelet. (Tiré de Krauzlis & Stone, 1999, fig. 1, p. 545)*

Finalement, nous avons vu que si le couplage spatial oculo-manuel semble découler d'une intégration précoce des signaux oculaires dans la commande motrice, le mode de synchronisation temporelle de ces deux types de mouvement demeure moins bien compris. Gauthier et coll. Gauthier et al. (1988); Vercher & Gauthier (1988) ont proposé que les signaux efférents du bras sont utilisés pour synchroniser l'initiation des mouvements coordonnées du bras et de l'oeil (lors de poursuite de cibles visuelles). En revanche, les signaux proprioceptifs afférents joueraient un rôle dans le couplage mutuel entre les systèmes moteurs manuel et oculomoteur une fois le mouvement engagé. Cette hypothèse s'appuie sur un ensemble de données psychophysiques, contrastant des situations de poursuite manuelle, oculaire, oculo-manuelle, et de poursuite oculaire de cibles auto-pilotées, qui ont montré que les caractéristiques du système de poursuite oculaire, comme le profil des maxima de vitesse, le gain et la précision temporelle, sont affectées lors de la perturbation des afférences proprioceptives (mouvement passif ou patients déafférentés, Vercher et al., 1996).

2.4.5 Des représentations adaptatives pour un comportement réactif et proactif dans l'environnement d'interaction

Comme nous venons de le voir, de nombreux résultats plaident en faveur d'une participation des aires pariétales dans les processus de transformation des informations sensorielles et motrices, dans les processus d'attention spatiale, mais également de reconnaissance d'objets (Gottlieb, 2002), dans le maintien de représentations en coordonnées rétiniennes et en coordonnées centrées sur la main (Buneo et al., 2002), et plus généralement dans l'intégration des mouvements coordonnés de l'oeil et de la main (Carey et al., 2002). La capacité que possède le cerveau de maintenir une représentation constante de l'environnement (constance spatiale) semble découler de la mise à jour de l'information visuelle en conjonction avec les mouvements oculaires dans ces aires. Il a ainsi été montré que les champs récepteurs des neurones localisés dans cette région se déplacent de façon à être positionnés au même endroit que les yeux (Duhamel et al., 1992), assurant ainsi l'anticipation sensorielle des actions potentielles. De même, des modèles internes de l'action pourraient intervenir dans la programmation de la commande motrice afin de compenser le faible gain et la latence des boucles de rétrocontrôle sensoriel, et rempliraient ainsi une fonction de prédiction sensorimotrice. Selon l'hypothèse de Colby & Goldberg (1999), les signaux visuels et moteurs interagissent afin de construire une représentation interne de l'environnement qui est constamment mise à jour afin d'assurer sa stabilité sur le plan spatial. Ce maintien actif de l'information spatiale semble recruter un vaste réseau d'aires extrastriées, frontales et pariétales (Berman & Colby, 2002; Courtney, Petit, Maisog, Ungerleider & Haxby, 1998). En résumé, le cortex pariétal semble être le siège de représentations spatiales issues de la fusion de différentes sources d'afférences périphériques et adaptées aux conditions d'exécution des actions volontaires (Pouget, Deneve & Duhamel, 2002) ; ces représentations sont utilisées en partie pour le contrôle visuo-moteur, au travers de différents mécanismes de régulation faisant intervenir aussi bien les aires motrices corticales que le cervelet. Enfin, il apparaît ainsi que le traitement de l'information spatiale implique tout autant des processus d'attention spatiale (Colby & Goldberg, 1999) que de mémorisation (Medendorp et al., 2002).

2.5 Problématique

Sur le plan comportemental, les données exposées dans les paragraphes précédents montrent que : (i) la qualité des informations afférentes (visuelles, proprioceptives) influencent significativement les performances sensorimotrices ; (ii) les mouvements actifs participent à la structuration de l'espace perceptif, et sont susceptibles d'interférer avec les processus d'interprétation perceptive lorsque le percept résultant n'est pas unitaire (ambiguïté ou bistabilité perceptive) ; (iii) le comportement oculomoteur et le geste manuel fonctionnent en synergie selon un mode qui apparaît tâche-dépendant. D'un point de vue physiologique, les données obtenues par diverses méthodes d'investigation complémentaires (électrophysiologie, imagerie fonctionnelle, lésions sélectives) soulignent la complexité des réseaux impliqués dans la coordination entre les processus perceptifs et les mécanismes assurant la production d'une action rétrocontrôlée visuellement. Il s'en dégage cependant une participation active des aires pariétales, assurant un traitement multidimensionnel de l'information spatiale, en conjonction avec l'activité des structures corticales et extra-corticales plus sélectivement impliquées dans le contrôle de la motricité volontaire ou réflexe.

Les modèles proposés pour rendre compte de ces interations sensorimotrices, hautement spécifiques du contexte de l'activité du sujet, mettent l'accent sur la sélectivité des traitements dédiés aux informations indispensables au contrôle de l'action (localisation spatiale et analyse du mouvement) et à l'identification perceptive (attributs de l'objet comme la forme, le poids, etc.). Cette dichotomie des traitements sensoriels, en d'autres termes la possibilité que coopèrent deux systèmes de vision, l'un pour l'action et l'autre pour la perception (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995; Bridgeman et al., 2000), n'explique cependant pas tout à fait la covariation observée entre les réponses perceptives et oculo-manuelles lorsque les stimuli utilisés font appel à des processus spécialisés d'intégration des informations de mouvement assurant un percept cohérent (Stone et al., 2000; Stone & Krauzlis, 2003), ou lorsque l'interprétation du mouvement et de la position d'un stimulus dépend d'informations contextuelles statiques (López-Moliner et al., 2003a) ou dynamiques (Smeets & Brenner, 1995; Soechting et al., 2001; López-Moliner et al., 2003b). Une façon de réconcilier l'ensemble de ces données, comme le proposent Smeets et al. (2002), est de considérer que les processus impliqués dans les activités perceptives et sensorimotrices reposent sur l'utilisation différentielle d'attributs spécifiques de l'objet d'interaction, et que des représentations partagées sont accessibles à ces deux systèmes (Stone et al., 2000; Stone & Krauzlis, 2003), sans toutefois que la nature de ces représentations unitaires pour la perception et pour le contrôle de l'action intentionnelle, ni les sites susceptibles d'instancier de telles représentations soient encore clairement définis.

Dans ce contexte, cette thèse se propose de mesurer au moyen de double-tâches perceptive et sensorimotrice l'influence de la manipulation de la cohérence perceptive visuelle et des informations contextuelles de mouvement sur les réponses perceptives et les performances sensorimotrices des sujets. Le choix des stimuli et des tâches proposées paraît à ce titre déterminant puisque comme nous l'avons vu, il convient de s'assurer que ce sont les mêmes attributs perceptifs qui sont traités par les systèmes perceptif et sensorimoteur. Pour cela, nous avons décidé d'étudier la capacité des sujets à identifier correctement la position spatiale d'une cible de cohérence perceptive variable dans le cadre d'une réponse en choix forcé portant sur la localisation relative d'une cible présentée à l'écran, en situation passive ou après un épisode de poursuite ou de conduite de ces mêmes stimuli. Nous mesurons parallèlement l'influence de cette cohérence perceptive sur les performances motrices durant les tâches de poursuite et de conduite qui reposent toutes les deux sur une analyse correcte de la position de la cible ou du stimulus servant de rétrocontrôle (Exp. 1, chap. 3). Pour comparer les réponses catégorielles de localisation à forte composante perceptive avec des réponses sensorimotrices portant sur le même attribut de l'image visuelle, nous utilisons ensuite le même matériel expérimental dans une tâche de pointage manuel, dans laquelle le sujet doit indiquer la position absolue de la cible à l'aide d'un stylet graphique (Exp. 2, chap. 4). De plus, pour examiner la contribution relative des informations de mouvement et des informations géométriques portées par ces stimuli, cette expérience est déclinée avec des cibles présentées en mouvement, comme dans la première expérience, et des cibles statiques, en utilisant pour ces dernières des durées de présentation variables (Exp. 3–4, chap. 4). Dans une dernière série d'expériences, nous utilisons une configuration classique de mouvement induit, dérivé du paradigme de Duncker, pour étudier la covariation des biais perceptifs dans l'estimation de la direction perçue du mouvement d'un stimulus cible présenté conjointement avec un stimulus inducteur en mouvement, et des réponses manuelles (Exp. 5, chap. 5) et oculaires (Exp. 6, chap. 5).

L'hypothèse de travail, qui sert de fil conducteur à ces expérimentations utilisant trois paradigmes visuo-moteurs différents et deux classes de stimuli visuels, est qu'une modulation parallèle des performances perceptives et sensorimotrices tendrait à indiquer l'influence d'une source d'informations visuelles commune sur les sorties des différents systèmes engagés dans l'interaction avec nos stimuli (systèmes perceptif, manuel, et oculomoteur). L'observation de biais manuels covariant avec les biais perceptifs, à l'image de ceux observés avec le même genre de stimuli au niveau des réponses oculaires, tendrait de surcroît à appuyer l'hypothèse que ces représentations partagées ne se limitent pas aux interactions oculo-visuelles, mais que le système de contrôle manuel peut lui aussi accéder à des informations cohérentes et structurées.

Chapitre 3

Influence de la cohérence perceptive visuelle dans le contrôle moteur

3.1 Objet de l'étude

3.1.1 Contexte expérimental

La localisation d'une cible dans l'espace, ainsi que son suivi actif à l'aide de la main, impliquent que la position de celle-ci soit correctement perçue et que les informations visuelles soient correctement interprétées par les structures impliquées dans le contrôle de l'effecteur. Lorsque la cible est en mouvement, une source d'information potentielle est véhiculée par le glissement rétinien, c'est-à-dire le déplacement de la position physique de cette cible projetée sur la rétine lorsque les yeux suivent son déplacement. En l'absence de telles informations, par exemple lorsqu'on stabilise l'environnement sur la rétine, on observe des erreurs à la fois au niveau de l'interprétation perceptive du mouvement de la cible, mais également au niveau de la qualité de la poursuite oculaire (Holtzman, Sedgwick & Festinger, 1978). Lorsque des cibles sont présentées en mouvement derrière des ouvertures, et que seules sont visibles certaines parties de l'objet, l'erreur rétinienne est également une source incomplète d'information, et les informations locales de mouvement portées par chacun des contours visibles doivent être combinées ensemble de manière adéquate afin de recouvrer le mouvement global et cohérent de l'objet partiellement visible (Lorenceau & Shiffrar, 1992; Lorenceau, 1998). Comme on l'a vu dans le chapitre précédent, avec ce type de « stimuli-ouvertures » (e.g. un carré dont les coins sont masqués), l'information sur la position du centre de la cible à poursuivre ne peut être dérivée qu'à partir de l'estimation préalable de son mouvement global, et on observe une modulation parallèle des performances perceptives (jugement de direction de mouvement) et oculomotrices (e.g. Stone et al., 2000; Beutter & Stone, 2000; Stone & Krauzlis, 2003, cf. § 2.2.2, p. 20). L'observation de cette covariation des biais perceptifs et oculomoteurs dans la direction perçue et suivie par les yeux amène à s'interroger sur la nature des signaux utilisés pour guider ces deux types de réponse, et sur l'existence d'une représentation commune et intégrée de l'information visuelle utilisable par le système décisionnel et par le système assurant le contrôle de la poursuite oculaire (Stone & Krauzlis, 2003; Krauzlis & Stone, 1999). Une question soulevée par ces résultats est de savoir si l'on observe la même influence de ces représentations visuelles, assurant la *cohérence perceptive* de l'objet, lorsqu'elles sont élaborées dans le cadre d'une décision perceptive ou d'un geste manuel intentionnel visuellement contrôlé. Ceci démontrerait que ces synergies observées entre les systèmes perceptif et oculomoteur s'étendent également au système de contrôle de la poursuite manuelle.

Dans la lignée de ces travaux, et pour répondre à cette question, nous avons utilisé, dans une expérience préliminaire, plusieurs types de stimuli de cohérence perceptive variable dans une tâche visuo-motrice de poursuite et de conduite de cibles à l'aide d'un joystick (Lalanne, Zamani & Lorenceau, 2004). La cohérence perceptive était manipulée en modifiant le degré de visibilité de certains indices géométriques 2D des contours d'objet (un carré, une croix et un chevron), à l'aide d'ouvertures plus ou moins contrastées, de manière identique aux stimuli utilisés par Lorenceau & Alais (2001). Cette cohérence perceptive a été évaluée, pour chaque stimulus en fonction du degré de visibilité de ses contours, par les sujets eux-mêmes à l'aide d'une échelle ordinale (à 3 points), à la suite de ces deux types d'actions visuellement contrôlées. Dans cette expérience préliminaire, nous avons observé que :

1. le degré de visibilité des contours d'objets et le type de forme utilisés influencent de manière significative les jugements de cohérence perceptive : la présence d'ouvertures masquant les indices de clotûre (coins ou extrémités) des objets rend beaucoup plus difficile la perception du mouvement de ces formes, et cet effet est plus marqué pour les formes de type croix ou chevron, en comparaison d'un carré orienté, en accord avec les résultats obtenus par Lorenceau & Alais (2001) dans une tâche visant à indiquer la direction

du mouvement (horaire vs. anti-horaire) des mêmes stimuli ; d'autre part, la cohérence perçue ne diffère pas selon la nature de la tâche visuo-motrice proposée aux sujets ;

2. les performances de poursuite sont dégradées lorsque les cibles sont partiellement masquées (augmentation du retard temporel de poursuite et variabilité du gain en amplitude) ;
3. les performances de conduite (aspects géométrique et cinématique) restent plus modéremment affectées par la manipulation du degré de visibilité des objets à piloter.

Ainsi, de manière analogue aux performances oculomotrices enregistrées par Stone et coll., les performances manuelles de poursuite se dégradent considérablement lorsque le mouvement de la cible n'est pas perçu de manière cohérente. Ces premiers résultats suggèrent que la covariation entre les performances perceptives et sensorimotrices ne se limite pas au couplage oculo-visuel mais concerne également la coordination visuo-manuelle, bien que dans notre expérience, nous n'ayons pas mesuré de manière précise la qualité des performances perceptives concomittantes. Quant au rétrocontrôle de l'action reposant sur une stimulation visuelle de cohérence variable (tâche de conduite), les données indiquent que les sujets utilisent d'autres sources d'informations afférentes, comme les informations proprioceptives, et que le contrôle du geste manuel pourrait faire appel à des modèles internes dynamiques de l'action autorisant un mode d'exécution partiellement en boucle ouverte.

3.1.2 Motivations et hypothèses générales

Nous nous proposons d'étudier dans cette première expérience l'influence de la cohérence perceptive visuelle dans une double tâche perceptive et sensorimotrice de conduite/poursuite et de jugement de position spatiale des cibles. L'objectif de cette expérience est, d'une part, de confirmer les résultats obtenus dans l'expérience précédente en utilisant une interface de saisie plus naturelle et moins contraignante en termes biomécaniques (stylet et tablette graphique), et de compléter les résultats précédents en introduisant dans le protocole une évaluation conjointe des performances motrices et perceptives en fonction de la cohérence perceptive des cibles. Dans notre expérience préalable, nous avions utilisé une échelle ordinale de cohérence perçue[1] ; de même Stone et al. (2000) avaient utilisé un index binaire de réponse. Ces modes de réponses

[1]voir aussi McDermott & Adelson (2004) pour l'emploi d'une telle mesure dans le cadre de la perception du mouvement de stimuli nécessitant un traitement sélectif des informations locales de mouvement pour recouvrer le mouvement global de l'objet.

peuvent de toute évidence introduire des biais liés à des stratégies cognitives, ou un glissement du « critère de réponse », et nous nous proposons d'adopter un mode de jugement perceptif plus objectif. Puisque les tâches de conduite/poursuite reposent sur un contrôle de la position de l'effecteur par rapport à celle de la cible (poursuite) ou du retour visuel (conduite), la tâche perceptive proposée aux sujets consiste à indiquer à la fin du mouvement (propre ou auto-généré) de ces stimuli leur position spatiale relative. Ceci nous assure que les sujets élaborent leurs réponses sur la base d'un même attribut de l'objet visuel. D'autre part, l'introduction d'une condition de vision passive (i.e. sans action de poursuite/conduite) dans laquelle les sujets fournissent le même jugement de localisation relative devrait permettre de comparer directement ces réponses perceptives lorsqu'elles sont réalisées seules ou en conjonction avec des actions intentionnelles préalables. Dans ce dernier cas, on peut en effet se demander si ces actions préalables impliquant une interaction avec l'objet visuel sont à mêmes de faciliter l'identification perceptive des propriétés dynamiques de l'objet ; en d'autres termes, lorsque les stimuli sont peu cohérents, les interaction visuo-motrices avec ceux-ci favorisent-elles un mécanisme de désambiguïsation perceptive, notamment dans le cas de la conduite visuellement guidée ? Enfin, nous pouvons avec ce type de tâche étudier, comme dans notre expérience préalable, l'effet différentiel de la cohérence perceptive sur les performances de conduite et de poursuite, sachant que l'information visuelle est assimilée soit à un retour sensoriel de l'action en cours de réalisation (conduite), soit à une cible (poursuite).

Nous cherchons donc à déterminer dans quelle mesure un stimulus visuel dynamique, nécessitant une intégration sur le plan spatial et temporel pour que son mouvement soit perçu comme cohérent, peut venir interférer avec des décisions perceptives et des actes moteurs élaborés, dont les finalités perceptivo-motrices sont différentes. Ce travail s'inscrit ainsi dans une double problématique :

– les traitements perceptifs mis en jeu dans la perception du mouvement d'objets visuels sont-ils les mêmes selon que la tâche de l'observateur est de nature passive (identification purement perceptive) ou sensorimotrice (identification du retour sensoriel de l'action en cours de réalisation, ou identification d'une cible) ? En d'autres termes, les mouvements actifs jouent-ils un rôle dans la structuration d'un percept cohérent, en facilitant l'intégration des informations de mouvement ?

– comment la cohérence perceptive visuelle, dépendante de l'intégration des informations locales de mouvement, affecte-t-elle les performances motrices, et cet effet est-il dépendant du type de tâche (poursuite ou conduite) et des mécanismes de contrôle sensorimoteur mis en œuvre dans ce type de tâches visuo-motrices ?

L'absence de différence significative dans les jugements de localisation entre la condition de poursuite et la condition passive suggèrerait que la réalisation d'une action préalable, impliquant une interaction dynamique avec ce type de stimuli, ne facilite pas le traitement de la position spatiale de l'objet d'interaction. Ceci devrait s'accompagner d'une modulation des performances de poursuite en fonction de la cohérence perceptive des cibles. Les jugements de position et le contrôle visuo-manuel devraient être moins affectés dans la tâche de conduite, dans la mesure où les informations proprioceptives peuvent être utilisées afin de compenser la faible cohérence du retour visuel, et fournir une estimation plus précise de la position finale de la cible pilotée. L'observation d'un effet de la cohérence perceptive visuelle sur la qualité de la poursuite manuelle serait compatible avec l'hypothèse que des représentations visuelles structurées guidant la décision perceptive sont accessibles au système assurant le contrôle visuo-moteur, comme cela a été proposé pour le système oculomoteur (Stone et al., 2000) ou dans des tâches de poursuite manuelle en présence d'informations contextuelles (López-Moliner et al., 2003a,b) : la capacité d'intégrer les informations de mouvement, assurant un percept stable et cohérent, autoriserait à la fois une représentation précise de la position spatiale et un contrôle visuo-moteur performant (poursuite manuelle). Une combinaison adaptative des informations visuelles et proprioceptives (Ernst & Banks, 2002; van Beers et al., 1999; van Beers, Baraduc & Wolpert, 2002), associée à un modèle dynamique de l'interaction visuo-motrice (Viviani & Stucchi, 1992; Wolpert, 1997), devrait au contraire faciliter le contrôle de la trajectoire et de la localisation de ces stimuli à l'écran dans le cadre de la conduite.

3.2 Expérience 1 : influence de la cohérence perceptive dans l'analyse passive et active de formes en mouvement

L'expérience comporte trois types de tâches : une tâche purement perceptive de localisation spatiale, et deux tâches visuo-motrices de poursuite et de conduite de cibles visuelles à l'écran.

Ces tâches sont administrées sous la forme de 4 sessions expérimentales successives, réparties sur plusieurs jours. Chaque sujet effectue dans un premier temps une tâche passive de jugement perceptif, suivie des deux tâches motrices, et effectue de nouveau une tâche passive de jugement perceptif. Dans chaque tâche motrice, un jugement perceptif additionnel (identique à celui requis dans les sessions passives) est demandé aux sujets, à la fin des essais. Par souci de clarté, les tâches de jugement perceptif, de poursuite et de conduite seront dénommées respectivement PASS (1 et 2), TRAC, DRIV.

3.2.1 Matériel et méthode

Caractéristiques des stimuli

Les stimuli utilisés sont ceux issus d'expériences de psychophysique visuelle et oculomotrice (Stone et al., 2000; Lorenceau & Alais, 2001), et de coordination visuo-manuelle (Lalanne et al., 2004), et qui permettent une modulation contrôlée de la cohérence visuelle perçue. Ce sont des contours d'objets géométriques de couleur blanche : un carré orienté à 45° (losange régulier, appelé *diamond* dans la littérature anglo-saxonne), une croix modifiée en forme de « noeud papillon »[2], et un chevron (Fig. 3.1). L'ensemble de ces formes géométriques possèdent des caractéristiques spatiales comparables (hauteur/largeur $6,21 \times 6,21$ *dav*, distance inter-segments centre à centre $3,1$ *dav* ; contraste de luminance 100 %). Les stimuli sont présentés sur un écran Sony Trinitron G400 21" (résolution 1024×768 *pixels* $\times$ 8 *bits*, fréquence de rafraichissement 100 *Hz*), situé à 92 *cm* de la tête de l'observateur[3].

Excepté dans la session de conduite de cibles, ces stimuli sont animés d'un mouvement de translation conique (circulaire ou elliptique selon les deux axes cardinaux) dans le plan fronto-parallèle, dans le sens horaire ou anti-horaire, à une fréquence angulaire de $0,83$ *Hz*. L'amplitude horizontale et verticale du mouvement du stimulus est de $1,11$ *dav* (30 *pixels*) dans le cas de la trajectoire circulaire, et de $1,11 \times 1,85$ *dav* (30×60 *pixels*) dans le cas des ellipses. Lorsque le stimulus est animé d'un mouvement propre, la position finale du centre des stimuli est para-

[2] L'utilisation de cette croix modifiée à la place d'une croix classique — deux segments orientés à 45° et intersectés en leur centre (Lalanne et al., 2004) — se justifie par le fait que ce type de stimulus introduit un misalignement entre les segments opposés dans les conditions où des ouvertures sont présentes. Dans le cas d'une croix simple, les segments opposés sont colinéaires, et un effet de complétion de contours, sensible au contraste de luminance de la croix ainsi qu'à celui des ouvertures, se manifeste : le centre de la croix, c'est-à-dire l'intersection des deux segments orientés à 45°, est perçu par la majorité des sujets.

[3] A cette distance, 1 *pixel* $= 0,023$ *dav* $= 0,037$ *cm écran*.

métrée, à l'aide d'un déphasage constant de 45°, 135°, 225°, 315° des composantes horizontale et verticale du mouvement, et peut être l'une des 4 positions centrales des quadrants délimités par les axes vertical et horizontal de l'écran intersectés au centre de celui-ci (figure 3.2).

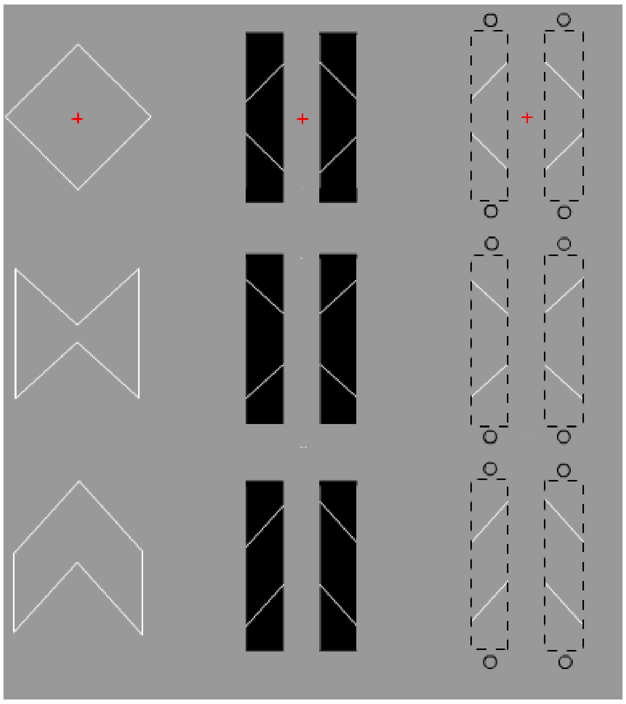


FIG. 3.1. – *Caractéristiques des stimuli. De gauche à droite sont présentées les différentes conditions de visibilité des ouvertures (aucune, visibles, invisibles), et de haut en bas les différentes formes (carré, croix, chevron), présentées ici au centre de l'écran indiqué par la croix rouge (pour le carré).*

Ils peuvent apparaître pleinement visibles ou sont présentés derrière des ouvertures verticales rectangulaires (dimensions $9,42 \times 0,94$ *dav*) symétriques par rapport au centre de l'écran, ces dernières possédant un contraste de luminance supérieur (ouvertures de couleur noire) ou équivalent à celui du fond homogène de l'écran (env. 20 $cd.m^{-2}$). Dans le cas des ouvertures invisibles, i.e. équiluminantes avec le fond de l'écran, des cercles sont disposés verticalement à chaque extrémité des ouvertures, afin d'assurer à l'observateur un cadre de référence comparable à la situation avec des ouvertures visibles (Fig. 3.1).

Interface de mesure et dispositif expérimental

L'interface de mesure est une tablette graphique (Wacom Intuos 2™) munie d'un stylet (taille 16 *cm*, poids 16,8 *g*, pointe cylindrique de section 1,5 *mm*) permettant le déplacement d'un

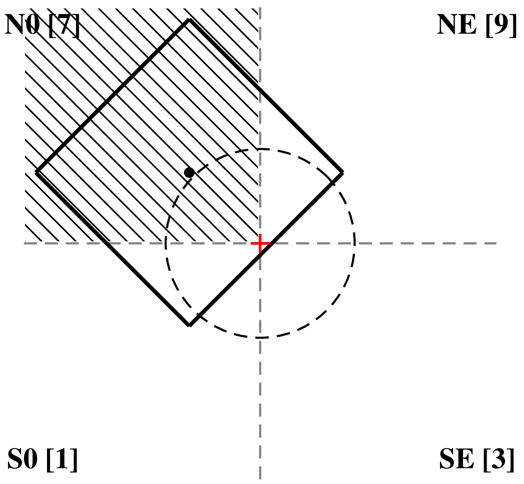


Fig. 3.2. – *Illustration de la trajectoire du stimulus (cercle symbolisé par des tirets) et des quadrants de position finale pour le centre (invisible) du stimulus, ici modélisé par un disque noir. Les touches du clavier correspondant aux modalités de réponse (choix forcé à 4 alternatives) sont indiquées entre crochets pour chaque quadrant considéré. Le quadrant haut-gauche (NO) est hachuré ; la touche correspondante est le 7. Le point de fixation (croix rouge) est positionné au centre de l'écran.*

curseur de position à l'écran. Ce dispositif possède une résolution spatiale de $\pm 0,25$ *mm*, avec un échantillonnage temporel de 100 *Hz*. La zone active est une surface carrée de dimensions 213×297 *mm*. La position du stylet sur la tablette est transmise également hors-contact avec la tablette (distance stylet-tablette max. 15 ± 3 *mm*). Les forces de frottement stylet-tablette sont considérées comme négligeables[4]. La tenue de ce stylet mobilise le pouce, l'index et le majeur (section 12 *mm*, au niveau de la zone de prise), avec appui du corps du stylet sur la face antéro-externe de la paume de la main. Il n'y aucune modification du gain en position tablette/écran.

Les sujets sont assis en face de l'écran, et la tablette graphique est posée sur une table devant leur siège. La main active des sujets est masquée par un cache en bois reposant sur la tablette, mais ne gêne pas la visibilité de l'écran. Un clavier est disposé à côté de la tablette pour les réponses de localisation. Pour minimiser les mouvements des sujets durant l'expérience, leur tête repose sur une mentonière (Fig. 3.3).

[4]Celles-ci n'ont pas été mesurées, mais s'il existe des forces de frottement liées à la surface de la tablette, elles sont supposées ne pas dépendre des facteurs expérimentaux étudiés, et par conséquent ne biaisent pas les résultats observés.

FIG. 3.3. – *Dispositif expérimental. Les sujets sont assis en face de l'écran et utilisent un stylet posé sur une tablette graphique dans les tâches actives de conduite et de poursuite de cibles. La main active est masquée à l'aide d'un cache en bois qui recouvre la tablette (non figuré sur le schéma). Un clavier est disposé à côté de la tablette graphique pour les réponses de localisation.*

3.2.2 Procédure expérimentale

Phase de familiarisation

Afin de familiariser les sujets avec l'utilisation du dispositif manuel, et de s'assurer que les résultats observés sont bien dûs aux facteurs manipulés et non à un problème de matériel ou de consigne, tous les sujets effectuent, préalablement à la phase expérimentale proprement dite, des tâches de poursuite et de conduite de cibles simples, présentées à l'écran dans les mêmes conditions de luminance moyenne. Les cibles utilisées sont des disques (ø $0,56$ *dav*) de couleur rouge.

Dans la tâche de *poursuite*, la trajectoire des cibles peut être de type rectilinéaire (translation horizontale et verticale) ou conique (translation circulaire, ou ellipsoïdale selon les deux axes cardinaux). L'amplitude des trajectoires (50 *pixels*) est légèrement supérieure à celle des cibles dans la phase expérimentale proprement dite. Le sujet effectue cette tâche de poursuite avec ou sans retour visuel de position du stylet à l'écran. Dans la tâche de *conduite*, les trajectoires à réaliser sont les mêmes que les trajectoires de poursuite, et sont préalablement indiquées au moyen d'un indice géométrique (cercle, ellipses horizontale et verticale), accompagné de la direction du mouvement à effectuer (horaire ou anti-horaire), excepté pour les trajectoires rectilinéaires pour lesquelles il est demandé d'effectuer un mouvement de « balayage » continu. Le sujet effectue cette tâche de conduite selon trois modalités de retour visuel de position : (i) en regardant sa main sur la tablette, (ii) en regardant l'écran avec retour de position du stylet et (iii) en regardant l'écran sans retour de position.

Les trajectoiress enregistrées en ligne lors de l'exécution des mouvements sont présentées intégralement aux sujets à la fin de la phase, afin qu'ils visualisent d'eux-mêmes la précision de leurs mouvements selon les différentes conditions de retour visuel. Les résultats ont été inspectés individuellement afin de s'assurer que les sujets réussissaient correctement les tâches proposées, et ne présentaient pas de déficits visuo-moteurs particuliers.

Tâche passive de jugement perceptif (PASS)

Dans cette session, la tâche du sujet consiste à indiquer la position finale perçue du centre de l'objet présenté en mouvement pendant une durée de $3,6\ s$ (3 cycles angulaires). A la fin de l'essai, le stimulus est éteint et le sujet effectue un jugement en choix forcé à 4 alternatives au moyen du pavé numérique du clavier, en indiquant le quadrant dans lequel se trouve le centre (invisible) du stimulus[5]. Les quadrants considérés {SO ; NO ; NE ; SE} sont appariés respectivement aux touches {1 ; 7 ; 9 ; 3} (Fig. 3.2). Ainsi, un appui sur la touche 3 signifie que le sujet a identifié le centre de l'objet comme étant situé dans la partie inférieure droite du champ visuel dont l'origine est figurée par le point de fixation (toujours visible à l'écran).

Tâche active de poursuite de cibles visuelles (TRAC)

Dans cette session, la tâche du sujet consiste à poursuivre, au moyen du stylet graphique posé sur la tablette, le centre invisible des mêmes stimuli animés d'un mouvement propre. Les trajectoires des stimuli sont identiques à celles de la condition PASS. La main active du sujet est masquée tout au long du bloc expérimental, et il n'y a pas de retour visuel de position à l'écran : la poursuite s'effectue par conséquent en boucle ouverte.

Chaque essai, d'une durée de $6,5\ s$, est composé d'une période intiale préparatoire (500 ms) permettant au sujet de positionner sa main active sur la tablette, suivie de la phase de poursuite de cible proprement dite (6 s). A la fin de l'essai, le stimulus est éteint, et le sujet procède à une

[5]Lors de la présentation de la consigne expérimentale, les sujets ont été informés que les objets cibles étaient des contours d'objets rigides, et le centre géométrique de ces objets leur a été désigné explicitement à l'aide d'un schéma illustratif.

évaluation de la position finale du centre (invisible) de la cible poursuivie, selon le même mode de réponse que dans la session PASS.

Tâche active de conduite de cibles visuelles (DRIV)

Dans cette session, la tâche du sujet consiste à piloter le stimulus le long d'une des trajectoires définies précédemment. Le type de trajectoire à effectuer est indiqué préalablement à l'écran par une figure géométrique de couleur rouge (cercle, ou ellipses horizontale/verticale de mêmes dimensions que celles utilisées pour définir le mouvement des cibles dans la sesion TRAC) pendant 500 ms, accompagnée de la direction du mouvement à effectuer (texte « horaire » ou « anti-horaire » positionné au-dessus ou en-dessous respectivement de la figure géométrique[6]). La position du centre du stimulus est asservie (sans modification du gain spatial ou du gain temporel) à la position du stylet graphique sur la tablette. Comme pour la session TRAC, la vision de la main active n'est pas permise. L'amplitude des mouvements est limitée de sorte que les parties occluses du stimulus (une partie des contours orientés et les coins, qui sont des indices de clotûre) ne peuvent jamais être vues par le sujet. Lorsque celui-ci effectue des mouvements d'amplitude trop importante, le stimulus disparaît de l'écran jusqu'à ce que le sujet corrige l'amplitude de son mouvement, ou se repositionne au centre de la tablette. La surface active sur la tablette est ainsi de $34,9\ cm^2$. Lorsque la durée d'extinction continue du stimulus dépasse un seuil fixe de $2,5\ s$ (soit plus du tiers de la durée totale de l'essai), l'essai est rejeté (pour les analyses).

Chaque essai, d'une durée de 6 s, est suivi de l'extinction du stimulus et de l'évaluation numérique de la cohérence perceptive de la cible pilotée, selon le même mode de réponse que dans le bloc PASS. La figure 3.4 illustre sous forme schématique le déroulement temporel d'un essai lors des sessions actives.

3.2.3 Plan expérimental

La population de sujets est composée de 4 observateurs volontaires appartenant au laboratoire (âge moyen $27,5\ ans$), tous droitiers, et ne possédant aucun déficit visuel ou moteur.

[6]Ce positionnement spatial des indices permet d'assurer une meilleure discriminabilité des directions : dans l'éventualité où le sujet n'aurait pas eu le temps de lire l'indice textuel, il peut toujours se référer à sa position par rapport au point de fixation.

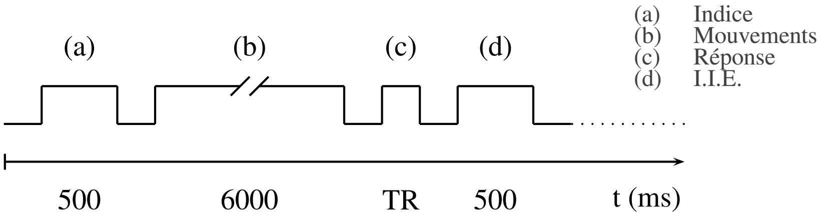


Fig. 3.4. – *Chronogramme d'un essai dans les sessions actives. Après la présentation de l'indice géométrique de trajectoire (session DRIV), ou un délai de préparation motrice (session TRAC), d'une durée identique de* 500 *ms, le sujet effectue la tâche motrice pendant* 6 *s, puis indique sa réponse au moyen du clavier. Chaque essai est séparé par un intervalle inter-essai (I.I.E.) de* 500 *ms.*

Excepté l'un des auteurs, ces sujets sont naïfs quant aux objectifs de l'expérimentation, mais deux d'entre eux ont déjà participé à des expériences de psychophysique visuelle avec ce type de stimuli.

Les facteurs expérimentaux (facteurs intra) considérés pour les analyses statistiques sont les suivants :

- B_4, type de tâche à 4 modalités : PASS1, TRAC, DRIV, PASS2 ;
- F_3, type de forme à 3 modalités : carré, croix, chevron ;
- A_3, degré de visibilité des ouvertures à 3 modalités : aucune, visibles (i.e. contrastées), invisibles ;
- T_3, type de trajectoire à 3 modalités : circulaire, ellipse verticale, ellipse horizontale.
- S_2, direction du mouvement à 2 modalités : horaire, anti-horaire.

Le plan expérimental complet retenu pour les analyses statistiques est ainsi :

$$S_4 * B_4 * F_3 * A_3 * T_3 * S_2$$

le facteur sujet S_4 étant considéré comme un facteur aléatoire [7]. Le facteur B_4 n'est inclus dans les analyses que pour la comparaison des performances de localisation spatiale entre les sessions.

[7]Nous utilisons la nomenclature proposée par [5], au lieu de la notation anglo-saxonne de [6] pour la formalisation des plans d'expérience. De même, pour alléger les notations, nous omettons systématiquement le facteur *répétition* (nombre d'essais pour chaque condition intra-sujet). Les analyses statistiques subséquentes portent ainsi sur les moyennes individuelles, après vérification de l'absence de différences notables dûes au facteur *répétition*. Ces analyses sont effectuées à l'aide des procédures classiques d'analyse de variance dites à « mesures répétées ». Sauf mention explicite, la condition d'homoscédasticité est systématiquement vérifiée avant les analyses de comparaisons mais ne figure pas dans le texte. Enfin, le prétraitement des données est effectué à l'aide du logiciel `Matlab`™ (Mathworks Inc.), et les analyses statistiques sont réalisées sous `Statistica` et `R`.

L'ordre de présentation des blocs est contrebalancé pour l'ensemble des sujets : 2 sujets effectuent la séquence PASS1–TRAC–DRIV–PASS2, les 2 autres effectuent la séquence PASS1–DRIV–TRAC–PASS2. L'ordre de présentation des modalités de tous les autres facteurs, excepté le facteur F_3 administré par blocs pour des raisons techniques[8], est aléatoire pour chaque session expérimentale. Pour la session PASS, il y a 8 *essais* par condition, et pour les sessions TRAC et DRIV, il y a 6 *essais* par condition (i.e. 864 *essais* pour l'ensemble des sessions passives et 648 *essais* pour l'ensemble des sessions actives).

La durée totale de l'expérience est d'environ 3 *h*, phase de familiarisation comprise. L'inclusion du facteur B_4 dans le plan d'analyse permettra la comparaison des jugements de cohérence entre les sessions passives et actives.

3.2.4 Hypothèses opérationnelles

Compte-tenu de nos résultats préalables (Lalanne et al., 2004) et des motivations initiales de cette étude, nous pouvons formuler les hypothèses suivantes :

1. Pour la tâche de localisation en situation passive (première session passive administrée avant les tâches actives), nous devrions observer un effet significatif du degré de visibilité des ouvertures (facteur A_3) et du type de forme (facteur F_3) : en présence d'ouvertures invisibles masquant les indices de clotûre des stimuli, les sujets devraient éprouver des difficultés pour percevoir correctement le mouvement de ces stimuli, et le taux de bonnes réponses (BR) de localisation devrait diminuer conséquemment. De même, pour les formes réputées « difficiles » comme le chevron ou la croix, dont la configuration géométrique interfère plus avec l'intégration des informations locales de mouvement (Lorenceau & Alais, 2001), on s'attend à observer des performances inférieures en comparaison du carré. On n'attend en revanche aucun effet du type de trajectoire (facteur T_3), ni du sens du mouvement (facteur secondaire S_2). Ces effets devraient les mêmes dans les deux tâches passives si le fait d'effectuer des tâches impliquant une interaction dynamique avec ce type d'objets visuels (TRAC et DRIV) ne facilite pas l'interprétation de leur mouvement et de leur position. En d'autres termes, on devrait retrouver des effets comparables

[8] Dans ce cas, le plan d'expérience est formellement un plan par blocs de type $S_6 * F_3 < B_4 * A_3 * T_3 * S_2 >$, mais les analyses statistiques présentées par la suite ont été effectuées sur un plan factoriel complet, par souci de simplicité.

dans la seconde tâche passive.

2. (a) Pour la tâche de localisation en situation de poursuite (TRAC), on s'attend à observer les mêmes effets qu'en situation passive (cf. hypothèse n° 1) si les traitements réalisés dans le cadre d'une décision perceptive sont similaires à ceux réalisés conjointement à une action intentionnelle asservie aux entrées visuelles (pas d'effet du facteur B_4 sur ces deux conditions).

   (b) Dans la tâche de conduite, qui implique un mode de contrôle visuo-moteur différent, et pour laquelle la position du stimulus à l'écran peut être dérivée à partir des informations visuelles et proprioceptives, on attend de meilleures performances en comparaison des tâches passives (PASS1 et PASS2) et de poursuite (TRAC). Ces performances pourraient en revanche être modulées selon le poids relatif accordé à ces deux types d'informations afférentes.

3. Pour la tâche de poursuite (TRAC), on attend un effet des mêmes facteurs (A_3 et F_3) au niveau des performances motrices, quantifiées ici par différents paramètres cinématiques classiquement employés dans les tâches de poursuite oculaire ou manuelle (retard de phase et gain spatial), se traduisant par une diminution de la précision du comportement de poursuite lorsque les stimuli sont partiellement masqués, et lorsque les cibles sont des formes complexes (croix et chevron).

4. Dans la tâche de conduite (DRIV), si les sujets traitent l'information visuelle en continu, on devrait observer une dégradation des performances en fonction de la manipulation des deux facteurs précedemment mentionnés (A_3 et F_3), qui devrait se traduire par des réajustements en ligne plus nombreux et une éventuelle distorsion de la trajectoire dûe à la présence d'ouvertures verticales. Au contraire, si en raison de la faible cohérence perceptive du retour visuel de son action, le sujet se réfère plutôt aux informations proprioceptives, associées à un plan moteur dynamique leur accordant plus de poids dans le traitement de la position actuelle et future, les performances devraient être relativement indépendantes de la manipulation de ces facteurs. Un traitement bimodal du retour de position devrait entraîner des performances intermédiaires.

3.2.5 Résultats

L'analyse des données recueillies porte à la fois sur *(i)* les jugements perceptifs de localisation du centre du stimulus, pour lesquels nous avons calculé les pourcentages individuels de bonnes réponses selon les tâches (PASS1, PASS2, DRIV et TRAC) et les conditions expérimentales ; *(ii)* les performances motrices dans les tâches actives (DRIV et TRAC), quantifiées par des variables dépendantes communes aux deux tâches (mesure de la précision spatiale), ainsi que *(iii)* l'analyse spécifique des performances de poursuite (TRAC), en termes de gain et de phase temporelle.

Tâche perceptive : Evaluation de la position spatiale du stimulus

Effet de la visibilité des ouvertures et du type de forme. Les résultats moyennés sur la direction de mouvement et les sujets sont présentés dans la figure 3.5. Par souci de clarté, ces résultats sont présentés séparemment pour les 4 tâches expérimentales, avec, en abscisses, le degré de visibilité des ouvertures (aucune, visibles, invisibles) et, en ordonnées, le pourcentage moyen de bonnes réponses (BR), en fonction du type de forme (carré, croix, chevron).

On constate une nette diminution du pourcentage de BR (en moyenne, environ 45 %) lorsque les ouvertures sont *invisibles*, en comparaison de la condition *aucune ouverture*, dans les deux tâches passives. Il en est de même des performances dans la tâche de poursuite, avec toutefois une diminution moins importante (en moyenne, environ 30 %), dûe essentiellement à un pourcentage de RC inférieur en condition *aucune ouverture*. On constate en revanche que cet effet est beaucoup moins prononcé, voire inexistant, dans la tâche de conduite : dans cette dernière, les performances semblent en effet relativement indépendantes des facteurs manipulés, compte-tenu de la proportion de BR située, en moyenne, entre 50 et 70 %, toutes conditions confondues.

Une analyse de variance portant sur l'ensemble des facteurs principaux (type de forme, visibilité des ouvertures, type de trajectoire) confirme un effet global significatif du degré de visibilité des ouvertures et du type de forme dans les deux tâches passives, tandis que seul l'effet du degré de visibilité des ouvertures est significatif dans la tâche de poursuite (Tab. 3.1). Les sujets réussissent mieux à évaluer la position du centre de la *croix* et du *carré*, en comparaison du *chevron* (tous niveaux de visibilité des ouvertures confondus), et, pour toutes les formes, les performances se dégradent lorsque le degré de visibilité des ouvertures diminue (85 % dans la

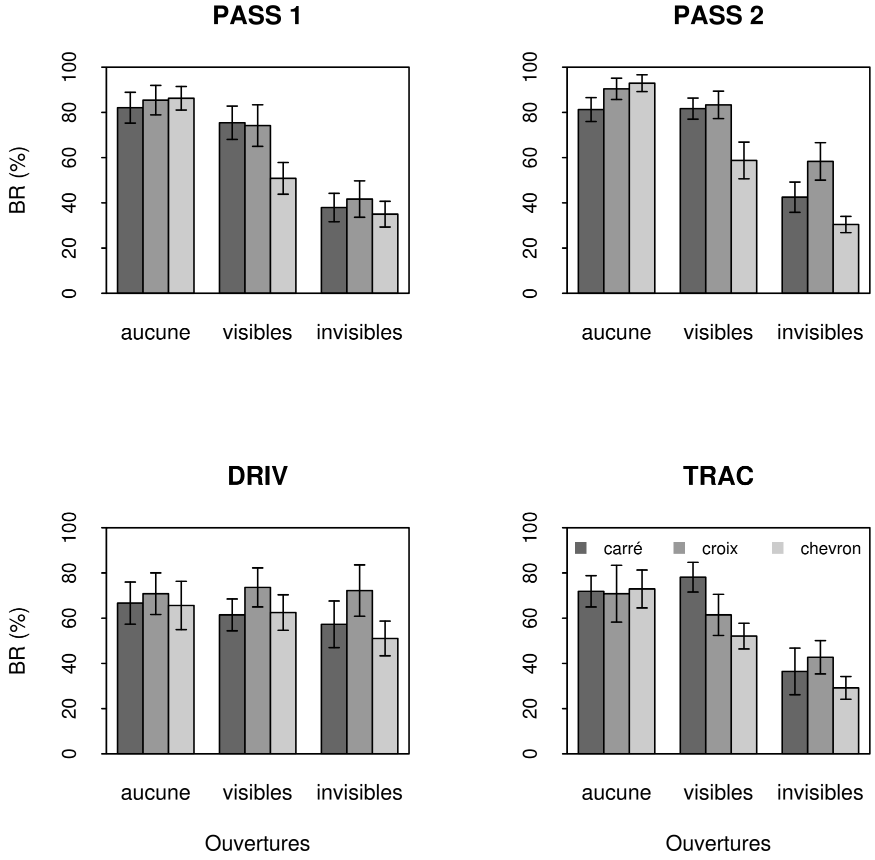


Fig. 3.5. – *Jugements de localisation spatiale. Pourcentages moyens de réponses correctes (BR) et erreurs-types associées (n = 4), selon les différentes conditions expérimentales. En abscisses figurent les différents niveaux de visibilité des ouvertures, les différentes couleurs désignant le type de forme (carré, croix et chevron). Le type de tâche est indiqué en regard de chaque graphique (PASS1 : tâche passive n° 1, PASS2 : tâche passive n° 2, TRAC : tâche de poursuite, DRIV : tâche de conduite).*

condition *aucune ouverture* contre 41 % dans la condition *ouvertures invisibles*). Notons que dans la seconde tâche passive, le facteur type d'ouvertures rend compte à lui seul de 77 % de la variance totale ($\eta^2 = 0,769$), contre 88 % dans la première session ($\eta^2 = 0,881$), mais la variabilité intra-condition est beaucoup moins importante dans la deuxième session[9].

Cependant, on constate dans les sessions passives une interaction significative entre le degré de visibilité des ouvertures et le type de forme (PASS1, $F(4,12) = 7,64,\ p < ,01$; PASS2, $F(4,12) = 9,88,\ p < ,001$). L'effet du degré de visibilité des ouvertures n'est en effet pas le même selon le type de forme : les performances pour les formes *carré* et *croix* sont nette-

[9]ce qui explique le faible Carré Moyen des résidus associé à cet effet et la forte valeur F observée (cf. Tab. 3.1).

Tâche	A_3		F_3	
	F	p	F	p
PASS1	9,55	*,013* *	10,50	*,011* *
PASS2	234,47	*,000* ***	51,16	*,000* ***
TRAC	11,87	*,008* **	0,58	,585
DRIV	0,75	,529	2,00	,250

Tab. 3.1. – *Tableau partiel d'analyse de variance concernant les effets principaux du degré de visibilité des ouvertures (facteur A_3) et du type de forme (facteur F_3) dans les jugements de localisation (% de réponses correctes). Les seuils de significativité sont reportés en vis-à-vis des valeurs F calculées (ddl : (2,6)) : * $p < ,05$, ** $p < ,01$, *** $p < ,001$.*

ment supérieures aux performances pour la forme *chevron* dans la condition *ouvertures visibles* (test post-hoc, HSD Tukey, $p < ,01$), et légèrement supérieures dans la condition *ouvertures invisibles* ($p > ,05$), alors que les performances sont globalement comparables pour les trois formes dans la condition *aucune ouverture* ($p > ,05$). Cette interaction $A_3 \times F_3$ est également significative dans la tâche de poursuite ($F(4, 12) = 3,29,\ p < ,05$), où l'on retrouve un profil de réponse à peu près comparable entre les formes selon les conditions de visibilité des ouvertures.

Enfin, on constate qu'il n'y aucun effet significatif du degré de visibilité des ouvertures ou du type de forme sur les performances dans la tâche de conduite. Contrairement aux autres tâches, la proportion de BR diminue mais demeure supérieure à 50 % dans la condition *ouvertures invisibles*, en comparaison des autres conditions, et il y a peu de variations dûes au type de forme.

Distribution des erreurs de localisation spatiale. Une analyse complémentaire portant sur la distribution des erreurs de localisation a été menée afin de préciser la nature des erreurs de localisation spatiale. Nous avons ainsi relevé le quadrant de réponse des sujets lorsque leur réponse était erronée, afin d'examiner la position relative du quadrant de réponse par rapport au quadrant de position finale du stimulus : quadrant postérieur ($q + 1$), quadrant antérieur ($q - 1$) ou quadrant opposé ($q \pm 2$) à celui de la position finale du stimulus. Si l'on se réfère à la figure 3.2, pour une cible se déplaçant dans le sens horaire, à une réponse dans le quadrant NO correspondent les erreurs potentielles suivantes : NE ($q + 1$), SE ($q \pm 2$) et S0 ($q - 1$).

L'hypothèse sous-jacente à cette analyse est que si les sujets ont un comportement anticipateur par rapport à la trajectoire du stimulus, ils pourraient juger la position finale comme décalée d'un quadrant (dans le sens du mouvement) après la position finale réelle, tandis que des difficultés perceptives d'interprétation du mouvement devraient se traduire par des erreurs de nature différente (non forcément corrélées à la position du stimulus, e.g. de type $q \pm 2$).

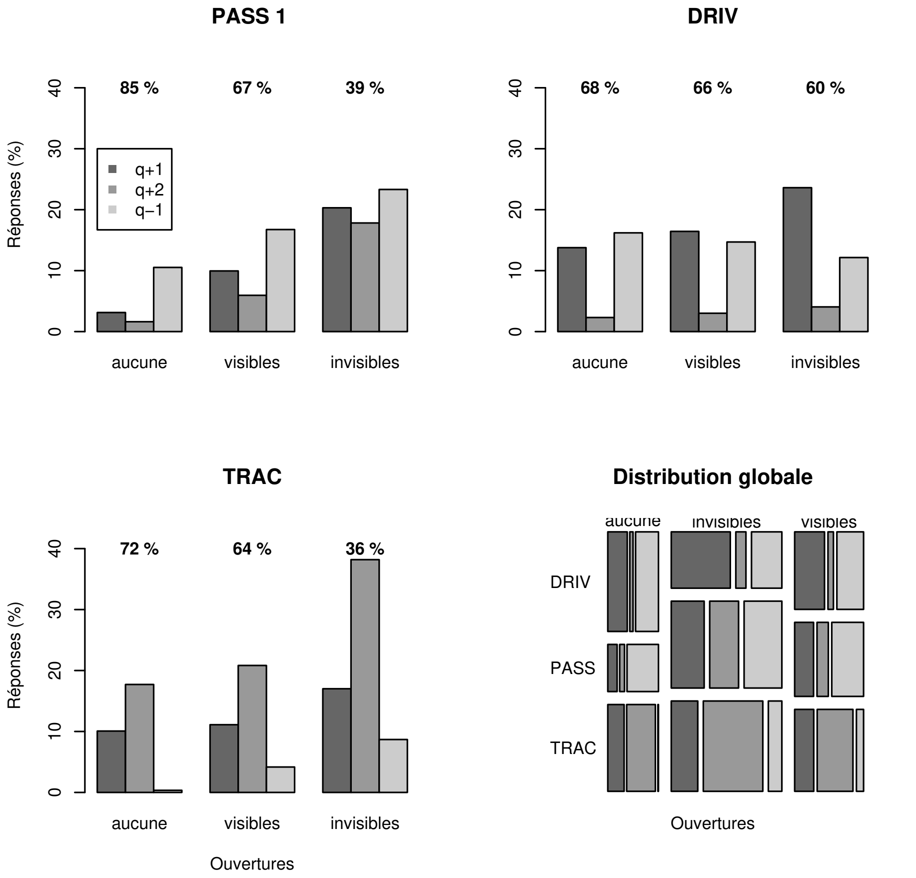


FIG. 3.6. – *Distribution des jugements de localisation, en fonction de la visibilité des ouvertures (toutes formes confondues). Les erreurs de localisation (% des réponses totales moyennes) sont représentées pour une des tâches passives (PASS1), ainsi que pour les tâches actives (DRIV et TRAC), pour chacun des quadrants considérés. Le % de BR est indiqué en vis-à-vis pour chacune des conditions de visibilité des ouvertures. La distribution globale des réponses (sous forme de fréquences relatives) est résumée dans le graphique d'association† en bas à droite.*

† Les surfaces sont proportionnelles (i) aux fréquences relatives des erreurs par quadrants, et (ii) pour chaque condition, à la fréquence relative des erreurs sur l'ensemble des conditions.

Les résultats de cette analyse sont présentés dans la figure 3.6, sous forme de distribution des % d'erreurs par rapport à l'ensemble des réponses (les % de BR pour chaque condition sont rappelés en vis-à-vis de chacune des conditions), pour l'une des tâches passives (PASS1) et les tâches de conduite (DRIV) et de poursuite (TRAC), selon les différentes conditions de visibilité des ouvertures (toutes formes confondues). Un graphique d'association (en bas, à droite) résume les fréquences relatives des erreurs de réponse pour les modalités considérées ($B_{4-PASS2} \times O_3$). On observe une augmentation[10] des erreurs dans le quadrant suivant le quadrant de position finale (q + 1) pour la tâche passive, mais cette augmentation est moins marquée dans la tâche de poursuite (PASS1 : +17 % ; TRAC : +7 % ; DRIV : +10 %). De même, on observe une augmentation des erreurs dans le quadrant précédent ($q - 1$), excepté pour la tâche de conduite qui ne présente que peu de variation (PASS1 : +13 % ; TRAC : +8 % ; DRIV : −4 %). Enfin, concernant les erreurs situées dans le quadrant opposé ($q \pm 2$), la distribution des erreurs est variable selon les tâches : elle augmente nettement dans la tâche de poursuite (+20 %) et dans les tâches passives (PASS1 : +16 %), et reste à peu près constante dans la tâche de conduite (+2 %).

Ces résultats laissent penser que, dans la tâche passive, les sujets ont tendance à répondre au hasard, ainsi que dans la tâche de poursuite, dans les situations *ouvertures invisibles*. La faible proportion de BR dans ces conditions confirme que les sujets présentent des difficultés pour percevoir le mouvement des stimuli. L'absence de différences marquées dans la tâche de poursuite, i.e. des proportions d'erreurs équivalente en $q \pm 2$ (+20 %) et en $q+1$ et $q-1$ (+15 %), suggère également que les sujets ne perçoivent pas correctement le mouvement des stimuli et ne peuvent pas anticiper leurs trajectoires. Les résultats observés pourraient donc résulter d'une mauvaise perception du mouvement, entraînant des réponses au hasard, liées ou non à des erreurs directionnelles de poursuite (cf. § 3.2.5, p. 88). Bien entendu, il est également plausible que la forte charge attentionnelle qu'impose cette tâche de localisation spatiale (432 *essais* par session passive, et 324 *essais* par session active) aît pu contribuer à ces erreurs. Enfin, seule la tâche de *conduite* présente à la fois une augmentation des erreurs en $q+1$ et une faible proportion d'erreurs en $q \pm 2$, ce qui suggère que les sujets, malgré une consigne imposant un jugement de la position perçue *visuellement*, ont effectué un jugement proprioceptif reposant sur la position de leur main. En effet, lors de la passation expérimentale, il a été constaté que les sujets continuaient automatiquement leur mouvement manuel durant environ 250 − 350 *ms*, alors que le stimulus était déjà éteint. Etant donné la fréquence angulaire à laquelle ces mouvements sont effectués (env. 1 *Hz*), cela correspond bien à une position du stylet situé dans le quadrant suivant la

[10] les augmentations mentionnées concernent uniquement la différence entre les conditions *ouvertures invisibles* et *aucune ouverture*

position finale du stimulus visuel. Ceci permettrait d'expliquer la proportion de réponses plus élevée dans le quadrant $q + 1$. D'un autre côté, il est également possible que les sujets, en ayant conscience de ce désappariement entre la position perçue par la modalité proprioceptive et la position du stimulus perçue visuellement avant son extinction, tentent plus ou moins de corriger leur jugement de position. Dans ce cas, on peut supposer que les réponses fournies correspondent à la fois aux $\approx$ 60 % de BR (correction du biais proprioceptif) et éventuellement aux réponses dans le quadrant $q-1$ (sur-correction de ce même biais), mais ce scénario demeure tout à fait hypothétique. Ce schéma de réponse spécifique à la tâche de conduite semble en tout cas révéler une prédominance du jugement proprioceptif, malgré la consigne de jugement de la position perçue visuellement.

Effet des tâches actives sur la deuxième tâche perceptive (PASS2). L'administration d'une seconde tâche passive après les sessions actives était motivée par l'hypothèse qu'un éventuel transfert d'apprentissage pourrait avoir eu lieu à l'issue de l'action intentionnelle vers les stimuli, facilitant ainsi une meilleure intériorisation des propriétés dynamiques de ces mêmes stimuli. En particulier, l'association entre les mouvements manuels dans la situation de conduite (DRIV) et la perception du retour sensoriel de l'action pourrait faciliter l'intégration des informations de mouvement, et on s'attendrait par conséquent à observer des performances supérieures (% de BR plus important) dans la deuxième session passive (PASS2) en comparaison de la première (PASS1).

On peut remarquer sur la figure 3.5 une légère augmentation des pourcentages de BR pour les formes *croix* et *chevron* dans les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures visibles* (+6 % et +9 % respectivement, pour les deux formes confondues). Par ailleurs, dans la condition *ouvertures invisibles*, les performances semblent meilleures pour la *croix* dans la session PASS2 (+17 %). Une ANOVA contrastant les deux séries de réponses dans une même analyse tend à confirmer cette tendance à de meilleures performances moyennes dans la seconde tâche passive, bien que le seuil de significativité ne soit pas atteint ($F(1,3) = 10,00$, $p = 0,051$), mais aucune interaction avec les autres facteurs n'est significative (Annexe, p. xi), ce qui ne permet pas de conclure à une amélioration spécifique des performances entre les deux sessions passives à partir des résultats observés. On peut exclure l'hypothèse que cette légère augmentation globale des % de BR soit dûe à un effet de répétition de la même tâche avec le même matériel expérimental (effet de confusion), puisque dans ce cas on s'attendrait à ce que les performances soient bien meilleures dans les situations où il n'y a pas d'ouvertures ou des ouvertures visibles (en comparaison des ouvertures invisibles), ce qu'y n'apparaît pas de manière très marquée dans les performances globales (Fig. 3.5) comme le confirme indirectement l'interaction non significative entre le type de tâche et le type d'ouvertures ($p =, 859$).

Ainsi, la présence de tâches motrices, en particulier de conduite, entre les deux sessions passives *(i)* n'a pas permis de faciliter la tâche perceptive des sujets dans la seconde tâche passive, et *(ii)* n'a pas non plus modifié sensiblement le profil des réponses en fonction de la visibilité des ouvertures et du type de forme. Le faible nombre de répétitions, en termes d'essais mais également de sessions actives, pourrait être un des facteurs responsables de cette absence d'amélioration nette des performances.

Tâches actives (DRIV et TRAC) : Etude commune

Afin de caractériser les trajectoires réalisées par les sujets dans les sessions actives de conduite et de poursuite, et de comparer l'effet de la manipulation de la cohérence perceptive sur les performances selon le type de tâche motrice proposée, nous avons retenu comme variables communes d'analyse :

1. l'aspect géométrique (ou '*aspect ratio*') des trajectoires ;
2. la variabilité des amplitudes intra-essai (i.e. inter-cycles) des trajectoires ;
3. la dérive intra-essai (inter-cycles) des trajectoires ;
4. les paramètres cinématiques indiquant la régularité des mouvements (analyse spectrale et profils de vitesse).

L'ensemble de ces variables constituent des mesures de la précision (1-3) et de la régularité (4) des mouvements réalisés par les sujets, dans les différentes conditions expérimentales.

Aspect géométrique des trajectoires. Afin de quantifier l'aspect géométrique des trajectoires dans les sessions actives, nous avons calculé l'amplitude moyenne des composantes verticales en fonction de celle des composantes horizontales, pour chaque sujet, en fonction des différentes modalités des facteurs expérimentaux. Le premier cycle de mouvement a été exclu des analyses. Ces amplitudes moyennes ont été obtenues à l'aide d'un algorithme d'ajustement sinusoïdal dont l'implémentation est décrite en annexe (p. ix). Le rapport d'amplitude moyen des données individuelles par condition a été obtenu à l'aide d'une procédure de régression linéaire classique, dans laquelle le paramètre a du modèle $y = a \cdot x + b$ (b étant fixé à 0) donne la pente de la droite d'ajustement, c'est-à-dire l'aspect géométrique *AR* (rapport amplitude verticale / amplitude horizontale). A titre indicatif, nous avons également calculé la somme des résidus de la régression, qui constitue une mesure de la dispersion des valeurs observées (pour l'ensemble des individus dans chaque condition) autour des valeurs prédites par la droite de régression. Cette procédure n'a bien entendu aucune visée inférentielle, mais nous permet de quantifier simplement l'aspect géométrique moyen des trajectoires manuelles (et son écart par rapport à la trajectoire idéale considérée), ainsi que la variabilité relative des *AR* individuels. Les valeurs observées peuvent ainsi être comparées aux valeurs théoriques, ou « idéale » définies par l'aspect géométrique des trajectoires considérées. Précisemment, *(i)* pour une trajectoire circulaire le rapport attendu des amplitudes, *AR*, est proche de 1 (même amplitude pour les deux composantes), tandis que que pour *(ii)* une ellipse horizontale, il doit être proche de $0,5$ (amplitude double de la composante horizontale par rapport à la composante verticale) et pour *(iii)* une ellipse verticale, il doit avoisiner $1,5$ (amplitude double de la composante verticale par rapport à la composante horizontale). L'observation d'une déviation des valeurs expérimentales par rapport à ces valeurs théoriques tendrait à indiquer que l'excentricité[11] des trajectoires réalisées s'éloigne de celle attendue dans le cas d'un mouvement possédant des caractéristiques géométriques idéales. Notons qu'il s'agit ici d'une évaluation de l'aspect géométrique « moyen » de la trajectoire, puisque nous analysons l'ensemble de la trace manuelle à l'aide de cette méthode.

Les données sont résumées dans le tableau 3.2 pour les deux tâches actives, en fonction de la visibilité des ouvertures et du type de trajectoire. En l'absence de différences marquées selon le type de formes, ce facteur n'a pas été repris dans la synthèse des résultats. A la lecture du tableau, on constate que, dans la tâche de *conduite*, la relation entre les composantes horizontale et verticale du mouvement respecte globalement un rapport d'amplitude correspondant aux trajectoires considérées (cf. *AR* théoriques). On observe toutefois dans le cas des trajectoires elliptique verticale et circulaire une diminution de la pente dans la condition *ouvertures visibles*

[11]Le rapport d'amplitudes choisi ne s'apparente pas tout à fait à l'excentricité, définie comme le rapport $e = \frac{\sqrt{a^2-b^2}}{a}$, a et b représentant respectivement les axes majeur et mineur de l'ellipse, mais constitue également une bonne mesure du degré « d'aplatissement » ou de « circularité » de la trajectoire considérée.

	ellipse vert. ($\approx 1,5$)	ellipse horiz. ($\approx 0,5$)	cercle (≈ 1)
DRIV			
aucune	$1,72 \pm 0,35$ [12,5]	$0,51 \pm 0,28$ [6,0]	$1,20 \pm 0,42$ [8,1]
visibles	$1,36 \pm 0,41$ [8,9]	$0,52 \pm 0,32$ [3,8]	$0,76 \pm 0,36$ [6,3]
invisibles	$1,73 \pm 0,68$ [8,6]	$0,46 \pm 0,51$ [5,0]	$1,03 \pm 0,42$ [7,5]
TRAC			
aucune	$1,51 \pm 0,52$ [30,2]	$0,49 \pm 0,37$ [19,8]	$1,22 \pm 0,24$ [14,9]
visibles	$1,99 \pm 0,53$ [33,0]	$0,27 \pm 0,49$ [31,1]	$1,00 \pm 0,45$ [21,0]
invisibles	$1,09 \pm 0,78$ [45,8]	$0,20 \pm 0,51$ [29,3]	$0,63 \pm 0,78$ [20,3]

Tab. 3.2. – *Aspect géométrique des trajectoires manuelles. Valeurs moyennes (± écart-type) des rapports amplitudes verticale/horizontale des trajectoires réalisées en situation de conduite (haut) et de poursuite (bas), en fonction de la visibilité des ouvertures et pour les différents types de trajectoire. Les AR théoriques correspondants (cf. texte) sont indiqués entre parenthèses pour chacune des trajectoires. Les valeurs entre crochets correspondent à la somme des résidus de la régréession.*

(respectivement $-0,36$ et $-0,44$, par rapport à la condition *aucune ouverture*). L'aspect spatial des trajectoires semble ainsi influencé par la présence d'ouvertures verticales contrastées, et la diminution des rapports d'amplitudes moyens pourrait être interprétée comme une mauvaise évaluation du déplacement de la forme pilotée, dérivée des seules informations locales de mouvement vertical des segments, bien que l'on n'observe pas une telle diminution dans le cas des trajectoires elliptiques horizontales. Quant à la dispersion des valeurs observées autour de la pente moyenne (somme des résidus, indiquée entre crochets dans le tableau), elle semble relativement indépendante des conditions expérimentales (7 en moyenne).

Dans la tâche de *poursuite*, au contraire, on observe une diminution systématique de la pente selon les conditions de visibilité des ouvertures ($-0,42$, $-0,29$, $-0,59$ entre les conditions *ouvertures invisibles* et *aucune ouverture* pour les trois types de trajectoire respectivement). Excepté pour la trajectoire *ellipse verticale*, on observe dans la condition *ouvertures visibles* des pentes intermédiaires. De plus, la dispersion moyenne des valeurs observées autour de la pente moyenne est environ quatre fois supérieure (27, toutes conditions confondues) à celle observée dans la tâche de conduite ; elle semble de surcroît augmenter en présence d'ouvertures (visibles ou invisibles) en comparaison de la condition *aucune ouverture* ($+15,6$, $+10,6$, $+5,4$ entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures invisibles* pour les trois types de trajectoire respectivement).

Ces données sont comparables à celles obtenues en utilisant la méthode développée pour analyser nos données antérieures (Lalanne et al., 2004), c'est-à-dire une méthode d'ajustement conique des trajectoires (par la méthode des moindres carrés), qui fournit l'excentricité et l'angle de la conique ajustant au mieux les données. En analysant les données avec cette méthode, on retrouve un profil de variation comparable de l'excentricité estimée des trajectoires de poursuite en présence d'ouvertures invisibles, et beaucoup moins de variation dans la tâche de conduite par rapport aux excentricités « théoriques » (correspondant aux trajectoires imposées).

En résumé, l'aspect géométrique des trajectoires réalisées apparaît dépendant du contexte visuel de réalisation de l'action, et la présence d'ouvertures verticales modifie le gain entre les composantes horizontale et verticale des mouvements en entraînant une diminution de la contribution de la composante verticale dans le geste de conduite (en situation *ouvertures visibles*) et de poursuite (en présence d'ouvertures contrastées ou invisibles). Dans le cas de la conduite, le fait que cette diminution de l'amplitude verticale du geste ne soit pas visible dans la situation la moins cohérente (ouvertures invisibles) suggère que, dans cette situation, les sujets tiennent moins compte de l'information visuelle, alors que celle-ci influence tout de même la qualité des trajectoires réalisées en présence d'ouvertures visibles. De plus, la variabilité du gain (AR) des trajectoires réalisées est plus importante dans la tâche de *poursuite*, indiquant une moins bonne stabilité (intra-condition) du geste, sur le plan spatial.

Variabilité d'amplitude intra-essai des trajectoires manuelles. Les données exposées précédemment concernaient l'amplitude globale des trajectoires. En s'intéressant à la microstructure des mouvements, l'inspection visuelle des données individuelles a révélé que les trajectoires des sujets présentaient une certaine variabilité en termes d'amplitude et de distorsions locales : dans la tâche de *poursuite*, pour les situations où les ouvertures sont invisibles, il semblerait que la variabilité d'amplitude intra-essai, ou inter-cycles, soit plus importante, tandis que dans la tâche de *conduite*, les trajectoires des sujets apparaissent souvent plus stables entre les cycles au cours d'un même essai (cf. exemples de trajectoires dans les Fig. 3.7 et 3.8). Afin de quantifier cette variabilité dans les tâches actives, nous avons calculé la variabilité inter-cycles (intra-essai) des trajectoires, définie comme le coefficient de variation[12] des amplitudes de chaque cycle com-

[12]cet indice permet de compenser les différences inter-individuelles en tenant compte de l'amplitude moyenne des trajectoires individuelles.

posant la trajectoire considérée. Après exclusion du premier cycle de mouvement, l'amplitude cyclique est obtenue au moyen de l'ajustement conique mentionné précédemment et explicité en annexe (p. xi), et elle correspond à l'excentricité de la conique ajustant les données de manière optimale. Cette mesure est une estimation de la régularité des mouvements, sur le plan spatial, et plus spécifiquement de la stabilité en amplitude du geste manuel : plus les trajectoires cycliques sont dissimilaires (amplitudes variables, distorsions globales ou locales) et plus le coefficient de variation observé sera élevé, reflétant un mouvement de faible stabilité.

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 3.3, sous forme de coefficient de variation pour l'ensemble des sujets, dans les deux tâches actives (DRIV et TRAC), selon les différentes conditions de visibilité des ouvertures (colonnes) et selon le type de forme (lignes). On observe peu d'influence des conditions expérimentales sur la variabilité intra-essai dans la tâche de *conduite*, excepté pour le stimulus *croix* (+10, 6 % entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures invisibles*), en comparaison de la tâche de *poursuite* qui présente des variations plus importantes selon les conditions de visibilité des ouvertures. En particulier, le coefficient de variation des amplitudes intra-essai augmente, en moyenne, de 7, 4 % entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures invisibles*, pour l'ensemble des formes, et augmente également dans la condition *ouvertures visibles* pour la forme *chevron*. D'autre part, on constate que la variabilité intra-essai est plus importante dans la tâche de *poursuite* (33, 1) que dans la tâche de *conduite* (25, 9). Ainsi, à l'intérieur d'un même essai, l'amplitude des mouvements manuels est beaucoup plus variable en situation de poursuite qu'en situation de conduite.

	DRIV			TRAC		
	aucune	visibles	invisibles	aucune	visibles	invisibles
carré	27, 5 ± 6, 7	22, 4 ± 12, 1	23, 6 ± 9, 4	29, 1 ± 7, 6	28, 9 ± 12, 3	34, 7 ± 10, 3
croix	22, 7 ± 5, 4	21, 1 ± 6, 7	33, 3 ± 8, 3	28, 9 ± 5, 8	31, 3 ± 9, 2	39, 0 ± 12, 8
chevron	27, 1 ± 10, 1	31, 0 ± 12, 3	24, 2 ± 13, 5	30, 7 ± 8, 4	37, 7 ± 12, 9	37, 2 ± 14, 5

Tab. 3.3. – *Variabilité d'amplitude intra-essais. Coefficient de variation moyen (avec écart-type, en %) de l'amplitude inter-cycles dans les tâches actives de conduite (DRIV) et de poursuite (TRAC), pour l'ensemble des formes (lignes) et selon le degré de visibilité des ouvertures (colonnes).*

Ceci pourrait être le résultat d'une prise en compte continue du contexte visuel de l'action dans la tâche de poursuite (résultant de la nature de la tâche proprement dit) et du nombre plus élevé de changements locaux de direction en cours de réalisation du mouvement dans les situations où les ouvertures sont présentes, tandis que dans la tâche de conduite, la stabilité du geste pourrait faire intervenir les informations proprioceptives et kinesthésiques, en plus ou en remplacement de l'information visuelle peu cohérente, afin d'assurer le contrôle en ligne du mouvement, en particulier en termes d'amplitude.

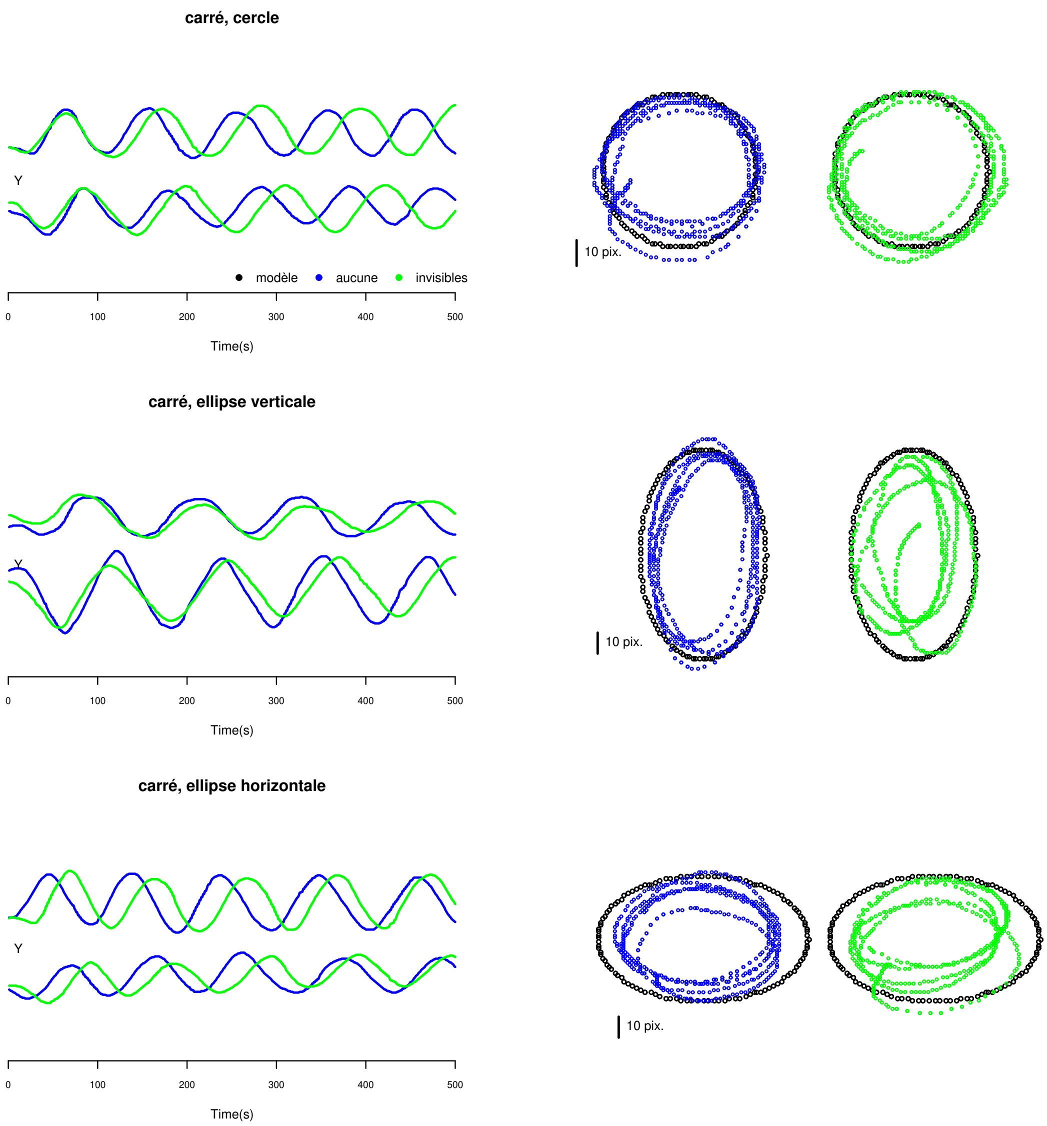


FIG. 3.7. – *Exemples de trajectoires réalisées par un même sujet dans les tâches de* conduite *avec les trajectoires imposées* cercle *(haut),* ellipse verticale *(milieu) et* ellipse horizontale *(bas), dans les conditions* aucune ouverture *(en bleu) et* ouvertures invisibles *(en vert). Le décours temporel des composantes horizontales et verticales est indiqué dans le panneau de gauche, tandis que les trajectoires 2D sont reportées sur le panneau de droite*†.

† *Le premier cycle de mouvement n'est pas inclus.*

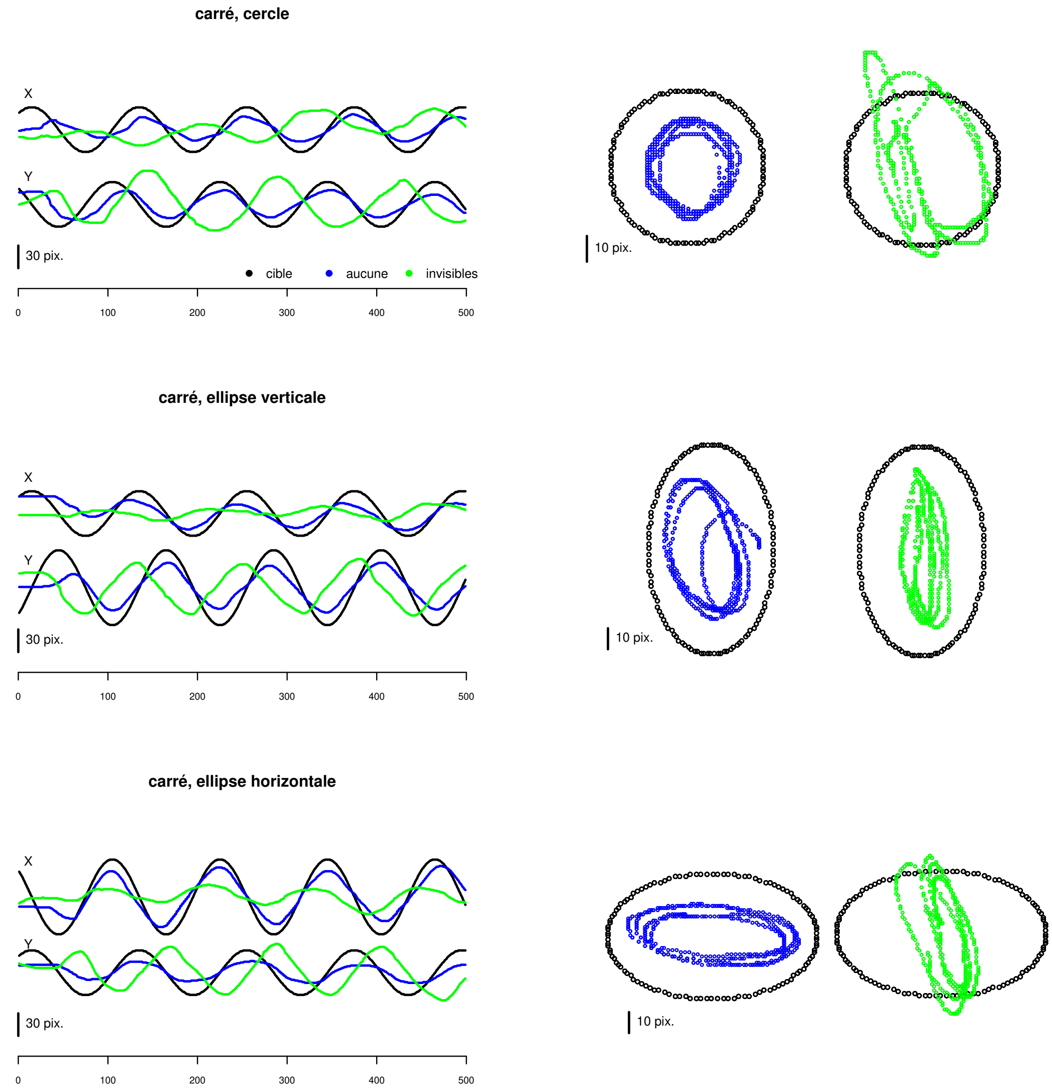


Fig. 3.8. – *Exemples de trajectoires réalisées par un même sujet dans les tâches de* poursuite *avec les trajectoires imposées* cercle *(haut),* ellipse verticale *(milieu) et* ellipse horizontale *(bas), dans les conditions* aucune ouverture *(en bleu) et* ouvertures invisibles *(en vert). La trajectoire de la cible est indiquée en noir. Le décours temporel des composantes horizontales et verticales est indiqué dans le panneau de gauche, tandis que les trajectoires 2D sont reportées sur le panneau de droite*†.
† *Le premier cycle de mouvement n'est pas inclus.*

Dérive intra-essai (inter-cycles) des trajectoires manuelles. Pour compléter la caractérisation spatiale des performances motrices des sujets, nous avons calculé la dérive des mouvements réalisés. Cette dérive intra-essai correspond à la distance (algébrique) cumulée entre les centres respectifs des cycles de la trajectoire estimés par la méthode d'ajustement conique décrite précédemment. C'est en fait une mesure de la variabilité spatiale du centre de gravité des mouvements cycliques. Afin de compenser les différences inter-individuelles au niveau de l'amplitude des mouvements, cette distance cumulée est normalisée par l'amplitude moyenne de la trajectoire considérée.

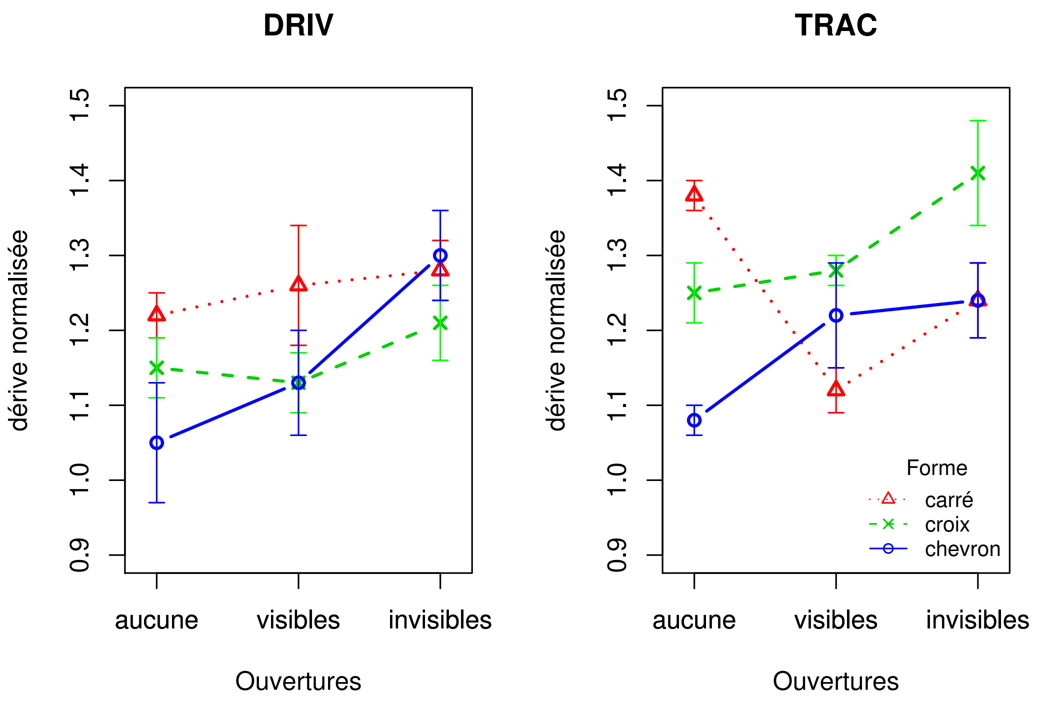


Fig. 3.9. – *Dérive intra-essai des trajectoires en fonction du degré de visibilité des ouvertures (abscisses) et du type de forme (symboles). Les valeurs reportées correspondent à la dérive cumulée, normalisée par l'amplitude moyenne des trajectoires.*

La figure 3.9 présente la dérive inter-cycles moyenne pour l'ensemble des sujets dans les deux tâches actives, selon les différentes conditions de visibilité des ouvertures (en abscisses) et les trois types de forme (symboles de légende).

Dans la tâche de *conduite* (DRIV), on constate une augmentation de cette dérive inter-cycles en présence d'ouvertures, la dérive étant plus importante dans la condition *ouvertures invisibles* (étendue 1,21–1,30, pour les trois formes). Une analyse de variance indique que cette différence est significative ($F(2,4) = 28,90,\ p < ,01$). Il existe en outre une différence significative selon le type de forme ($F(2,4) = 9,75,\ p < ,05$) : la dérive est, en moyenne, plus importante pour le carré ($1,25$, toutes conditions d'ouvertures confondues) que pour les autres formes (croix : $1,17$; chevron : $1,16$). En revanche, la dérive est plus marquée entre les conditions *aucune* *ouverture* et *ouvertures invisibles* pour le chevron (+0, 25), mais l'interaction entre les facteurs type d'ouvertures et type de forme n'est pas significative ($F(4, 8) = 1, 34,\ p = 0, 335$).

Dans la tâche de *poursuite* (TRAC), on observe également une augmentation de la dérive lorsque les ouvertures sont invisibles, en comparaison de la situation *aucune ouverture*, excepté pour le carré, pour lequel la dérive est maximale dans la condition *aucune ouverture*. On retrouve un effet général du degré de visibilité des ouvertures ($F(2, 4) = 16, 92,\ p < , 05$) et du type de forme ($F(2, 4) = 12, 64,\ p < , 05$), avec cette fois une interaction significative entre les 2 facteurs ($F(4, 8) = 6, 88,\ p < , 05$), expliquée principalement par l'effet différentiel du degré de visibilité des ouvertures selon le type de forme (cf. pour le *carré* notamment).

Globalement, la dérive moyenne est comparable entre les deux tâches (poursuite : $1, 24 \pm 0, 11$; conduite : $1, 19 \pm 0, 08$) et reflète de toute évidence l'absence de repères visuels de position tout au long de l'essai, ou une éventuelle dérive proprioceptive (cf. Paillard & Brouchon, 1968) dûe au caractère cyclique et continu, de durée relativement longue (6 *s*), du mouvement. Si l'on met en parallèle ces résultats avec la mesure de la variabilité intra-essai (cf. § 3.2.5, p. 82), on constate que bien qu'il y aît une dérive comparable entre les deux tâches, seule la tâche de poursuite entraîne une plus grande variabilité intra-essai, ce qui laisse envisager, pour le geste de conduite, une plus grande stabilité en termes d'amplitude malgré une dérive conséquente, tandis que, pour la tâche de poursuite, les performances motrices sont dégradées à la fois en termes d'amplitude et de dérive, en présence d'ouvertures.

Analyses cinématiques.

Analyse spectrale. L'examen des spectres de puissance obtenus par FFT des composantes de la trajectoire dans les deux tâches révèle une fréquence fondamentale de $1, 02 \pm 0, 17$ *Hz* en conduite (DRIV), et de $0, 79 \pm 0, 09$ *Hz* en poursuite (TRAC), la variabilité intra-individuelle étant beaucoup plus importante dans cette dernière tâche. On retrouve dans la tâche de conduite une fréquence angulaire proche des valeurs relevées dans la littérature en ce qui concerne l'exécution de mouvements curvilinéaires isotoniques, c'est-à-dire une fréquence propre proche de 1 *Hz* (Wann, Nimmo-Smith & Wing, 1988; Viviani & Schneider, 1991). Le contenu spectral révèle également, chez 2 sujets, la présence de composantes de fréquences supérieures (comprises entre 1 et 5 *Hz*), susceptibles de traduire les réajustements dynamiques en cours de mouvement dans la tâche de poursuite.

Profils de vitesse. L'observation des profils de vitesse révèle une la présence de nombreux pics (maximums locaux) de vitesse tangentielle dans la tâche de poursuite. On note généralement une plus grande régularité du profil de vitesse dans la tâche de conduite, en comparaison de la tâche de poursuite où l'on observe de nombreux pics dans la condition *ouvertures invisibles*. Ceci va dans le sens des variations du gain en amplitude que nous avons analysées dans les paragraphes précédents et indique que le gain en vitesse (rapport vitesse de la main / vitesse du stimulus) s'écarte de la valeur unité.

Tâche de poursuite : Etude spécifique

Erreurs directionnelles de poursuite. L'analyse des erreurs directionnelles de poursuite (figure 3.10), i.e. poursuite du stimulus dans la direction opposée à son mouvement réel, indique une augmentation significative du nombre d'erreurs directionnelles lorsque les ouvertures sont invisibles ($F(2,6) = 12,36,\ p < ,01$), et ceci indépendemment du type de forme ($F(4,12) = 2,54,\ p = 0,995$). Néanmoins, on constate que le chevron entraîne des erreurs plus importantes (2,9 %) dans la condition *ouvertures visibles*, en comparaison des deux autres formes, carré (0,1 %) et croix (0,5 %).

Autrement dit, même en présence d'ouvertures contrastées, les sujets éprouvent des difficultés pour évaluer le mouvement du chevron, confirmant les résultats de Lorenceau & Alais (2001) sur la difficulté d'intégrer les informations locales de mouvement pour ce type de forme, bien que cela soit moins visible dans les résultats sur la localisation du centre du stimulus (cf. Fig. 3.5, en bas à gauche).

En revanche, les valeurs que nous observons (valeur max. 4,5 %, i.e. environ 2 essais sur 36) sont inférieures aux pourcentages d'erreurs directionnelles de l'expérience préliminaire (valeur max. 8,0 %, cf. figure 4 de Lalanne et al., 2004). Cette différence pourrait être attribuée au fait que l'expérience précédente n'était pas divisée en sessions séparées, en raison de contraintes horaires concernant les participants, et que les erreurs relevées dans l'expérience précédente proviennent d'un effet additionnel de fatigue attentionnelle.

Analyse cinématique des mouvements de poursuite.

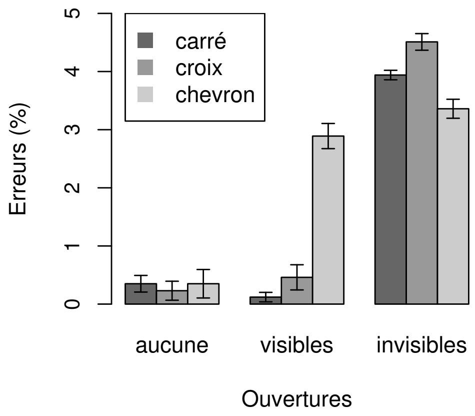


Fig. 3.10. – *Erreurs directionnelles de poursuite. Pourcentage moyen d'erreurs directionnelles de poursuite (poursuite dans la direction opposée au mouvement réel du stimulus) en fonction de la visibilité des ouvertures, en abscisses, et du type de forme (symboles de légende). (36 essais par condition)*

Gain en amplitude. Afin de calculer le gain en amplitude (rapport amplitude stylet / amplitude stimulus), chaque trajectoire individuelle normalisée a été ajustée, pour les deux composantes horizontale et verticale, selon un modèle sinusoïdal identique à celui utilisé dans l'analyse de l'aspect géométrique des trajectoires. Le gain correspondant à la trajectoire est assimilé à la racine de la somme des deux amplitudes ajustées élevées au carré, i.e. $G = \sqrt{A_x^2 + A_y^2}$. Les résultats sont résumés dans la figure 3.11 (haut). On constate que les valeurs observées sont largement distribuées entre les valeurs 0,4 et 0,9, un gain inférieur à 1 signifiant que le mouvement réalisé est de moins grande amplitude (hypométrique) que le mouvement de la cible. Le gain moyen avoisine les $0,64 \pm 0,13$ toutes conditions confondues, mais la variabilité inter-individuelle est très élevée et très inhomogène selon les conditions expérimentales. Cette grande variabilité s'observe également au niveau intra-individuel, l'écart-type associé au gain moyen individuel étant pratiquement doublé chez tous les sujets lorsque les stimuli sont présentés derrière des *ouvertures invisibles*. En conclusion, le geste manuel est beaucoup moins précis et beaucoup moins stable lorsque les stimuli sont peu cohérents.

Phase angulaire. La phase angulaire a été obtenue à l'aide de la même méthode que précédemment, en utilisant le déphasage angulaire entre la trajectoire ajustée par une sinusoïde et

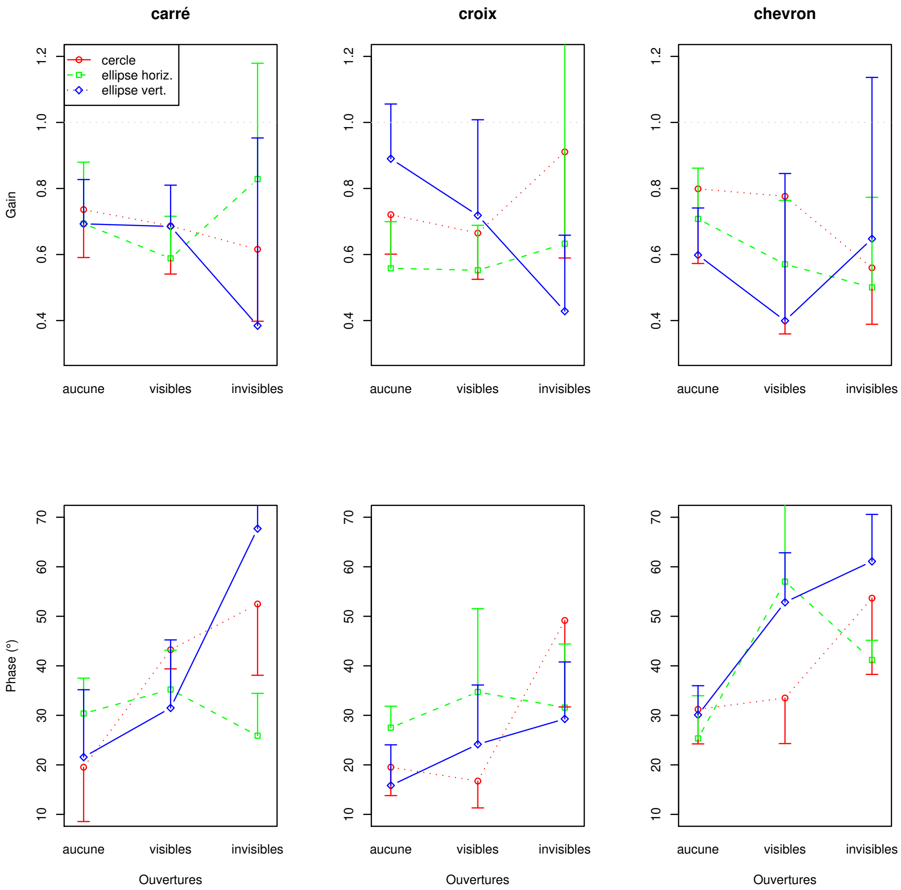


Fig. 3.11. – *Gain en amplitude (haut) et retard de phase angulaire (bas). La phase est exprimée, positivement (de 0 à 90°), sous forme de retard de phase. Les moyennes (+ 1 erreur-type) sont représentées en fonction du type d'ouvrteures (abscisses) et des différentes trajectoires (couleur), pour chaque type de forme.*

la trajectoire du stimulus. Pour chaque essai, celle-ci a été moyennée sur les deux composantes horizontale et verticale. Notons que de la sorte, nous perdons de l'information quant à la précision réelle de la poursuite, mais conservons une idée de la synchronization bi-dimensionnelle du mouvement de poursuite manuelle avec celui de la cible. Les résultats moyens concernant la phase angulaire des mouvements de poursuite manuelle sont indiqués dans la figure 3.11 (bas), et par souci de lecture, le retard de phase est exprimé en valeurs positives. Un retard de phase de 20° signifie ainsi que la position de la main est en retard sur celle de la cible, et que l'écart moyen pour les deux composantes (horizontale et verticale) est en moyenne de 20°. Les résultats sont présentés dans la figure 3.11 (bas), et l'on peut constater une augmentation relative du retard de phase lorsque les ouvertures sont visibles (28,13 ± 18,19) et invisibles (62,76

± 22,93), par rapport à la condition *aucune ouverture* (19,82 ± 11,76). Ces différences sont significatives ($F(2,6) = 5,14,\ p <,05$), mais il n'y a pas d'effet significatif du type de forme ($F(2,6) = 1,23,\ p = 0,222$). Ici encore, la variabilité inter- et intra-individuelle est relativement élevée.

3.2.6 Etude de la coordination oculo-visuo-manuelle

Étant donnés les résultats observés dans le cadre de la poursuite oculaire du même genre de stimuli (Stone et al., 2000), nos résultats suggèrent indirectement que le système manuel et le système oculomoteur partagent la même dépendance à la cohérence perceptive de la cible poursuivie. Pour vérifier le comportement de ces deux effecteurs lorsqu'ils sont engagés conjointement dans la même tâche, nous avons repris le même protocole expérimental en enregistrant à la fois les positions du stylet et celles des yeux[13] lors de la poursuite oculo-manuelle de ce type de cibles. Cette expérience complémentaire, à visée descriptive, a été réalisée avec 2 sujets, dont un n'ayant pas participé à l'Expérience 1, et nous nous sommes principalement intéressés à la phase stable de la poursuite, comme précédemment. Le protocole expérimental a été restreint aux formes carré et chevron, dans les mêmes conditions de visibilité des stimuli, et pour les 3 trajectoires de mouvement. La durée de la stimulation a été réduite à 3,5 s. Pour des raisons techniques de couplage des systèmes d'enregistrement des données oculaires et manuelles, seule la tâche de poursuite a été étudiée.

Un exemple des données oculaires et manuelles ($2,5\ s$ d'enregistrement) relevées chez l'auteur avec le carré et le chevron est présenté dans la figure 3.12, pour les conditions *aucune ouverture* (haut) et *ouvertures invisibles* (bas). Comme on peut le constater, dans les situations où le stimulus est pleinement visible, les mouvements sont beaucoup plus réguliers et conformes à la trajectoire du stimulus. Les mouvements de l'oeil et de la main sont en retard sur celui du

[13]Les positions horizontale et verticale de l'oeil droit ont été enregistrées à l'aide d'une caméra infrarouge et du dispositif ISCAN ETL-400 à une fréquence de 100 Hz, le faisceau IR étant positionné dans l'axe du regard du sujet, sous l'écran de stimulation. Afin de minimiser les mouvements de la tête, le sujet est installé en position assise, la tête maintenue par une mentonnière. Une procédure de calibration a été réalisée au début de chacun des 2 blocs d'essais ($72 \times 2 = 144$ essais au total), en utilisant comme cible pour la calibration une petite croix de couleur verte décrivant une trajectoire en forme de spirale (amplitude max., 330 pixels). Durant la calibration, les sujets devaient suivre aussi précisément que possible la position du stimulus pendant la durée de mouvement (30 s). Une méthode d'ajustement non-linéaire, détaillé en Annexe (p. xv) a permis d'obtenir les paramètres de correction. Ces paramètres ont été appliqués aux données oculaires brutes après l'expérience.

Les données oculaires ont été filtrées des éventuels clignements d'yeux intervenant durant la stimulation, grâce à un algorithme de détection automatique, puis ont été lissées à l'aide de fonctions splines. Les données manuelles ont quant à elle été conservées telles quelles dans la mesure où elles étaient suffisamment régulières et lisses.

carré, mais en phase avec le mouvement du chevron dès 800 ms. On remarquera cependant que dans cet exemple, les mouvements manuels sont hypométriques, tandis que les mouvements oculaires sont mieux calibrés en amplitude, à l'exception des quelques épisodes saccadiques durant la phase de poursuite lente du stimulus. A l'inverse, la présence d'ouvertures induit de forts biais directionnels, et un déphasage quasi-total des trajectoires oculaires et manuelles par rapport à celle de la cible et entre elles, ce qui est clairement visible sur le corrélogramme croisé des signaux oculaires et manuels (Fig. 3.13, milieu). Dans cette condition, les mouvements oculaires sont essentiellement composés de saccades, et les rares phases de poursuite semblent très peu liées à la trajectoire réelle du stimulus, comme l'ont noté également Stone et al. (2000, exp. 1). Les mouvements de poursuite manuelle semblent biaisés par les ouvertures verticales, et donc le mouvement vertical des segments, comme en témoigne l'amplitude de la composante verticale relativement à celle de la composante horizontale. Pour l'autre sujet, les données oculaires sont beaucoup plus dominées par des épisodes saccadiques intermittents, y compris dans les situations sans ouverture. Le gain de la poursuite manuelle évalué chez ces deux sujets est comparable à celui observé dans l'expérience princeps. Moyennés sur les deux formes et pour les deux stimuli, les valeurs observées indiquent une meilleure stabilité de celui-ci dans les conditions *aucune ouverture* (aucune ouverture, $0,75 \pm 0,2$, ouvertures visibles, $0,62 \pm 0,4$, ouvertures invisibles, $0,45 \pm 0,8$). En comparaison, les gains de la poursuite oculaire apparaissent supérieurs lorsque les stimuli sont pleinement visibles, mais sont nettement affectés par la présence d'ouvertures invisibles (aucune ouverture, $0,87 \pm 0,5$, ouvertures visibles, $0,73 \pm 0,7$, ouvertures invisibles, $0,51 \pm 0,6$).

En résumé, ces résultats, qui mériteraient d'être confirmés sur un panel de sujets plus large, tendent à indiquer que les mouvements de poursuite oculaire et manuelle sont relativement bien coordonnés en situation de pleine cohérence, et présentent une dépendance marquée à la présence d'ouvertures invisibles. Dans ce dernier cas, les résultats suggèrent que leur contrôle pourrait être assuré en parallèle puisque les trajectoires sont beaucoup plus désynchronisées.

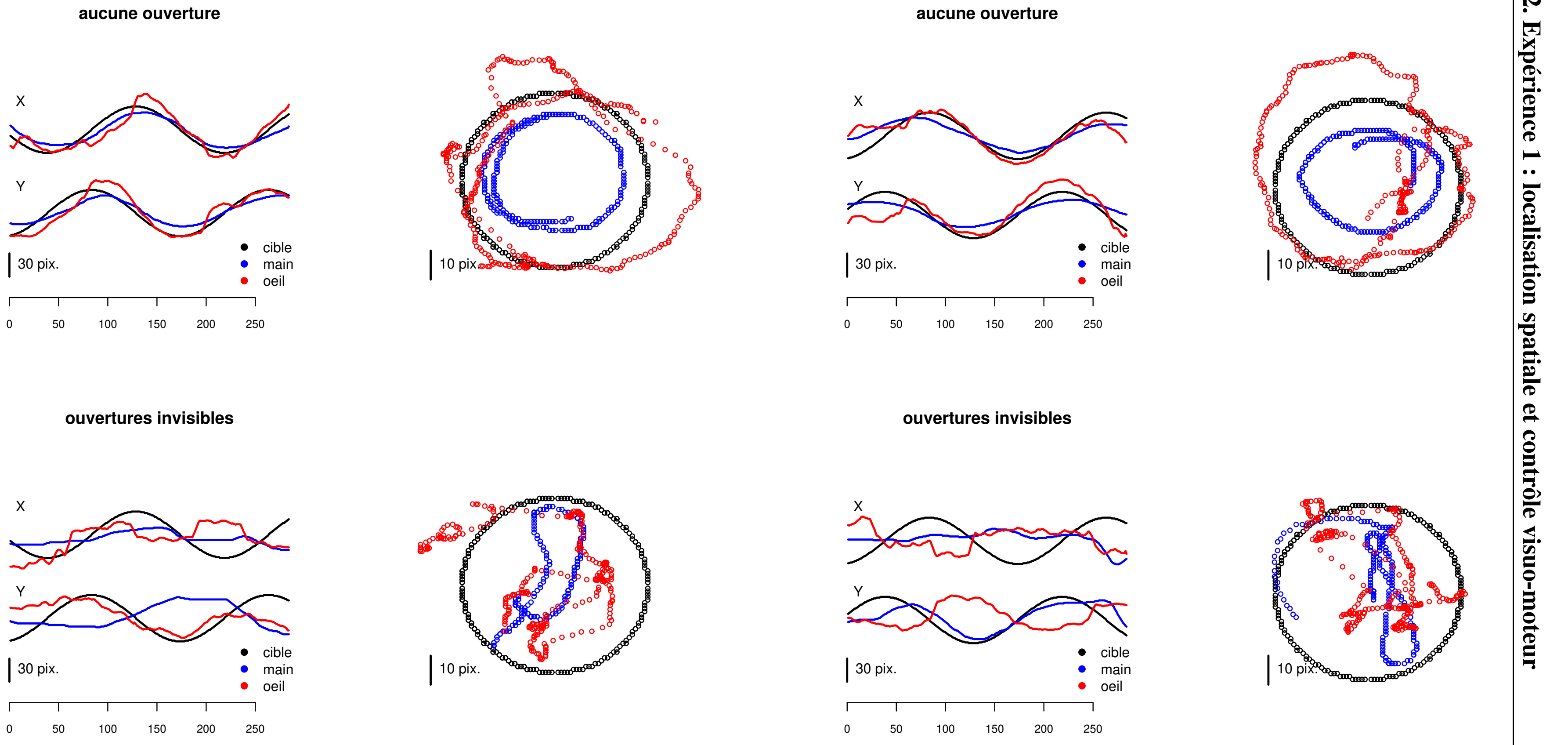


Fig. 3.12. – *Exemples de trajectoires oculaires (en rouge) et manuelles (en bleu) dans la poursuite du* carré *(panneau de gauche) et du* chevron *(panneau de droite), présenté pleinement visible (haut) ou au travers d'ouvertures invisibles (bas). La trajectoire circulaire du carré est indiquée en noir (à droite). Le décours temporel des positions horizontales (X) et verticales (Y) sont indiquées sur le graphique de gauche. Toutes les données présentées sont centrées sur leurs moyennes.*

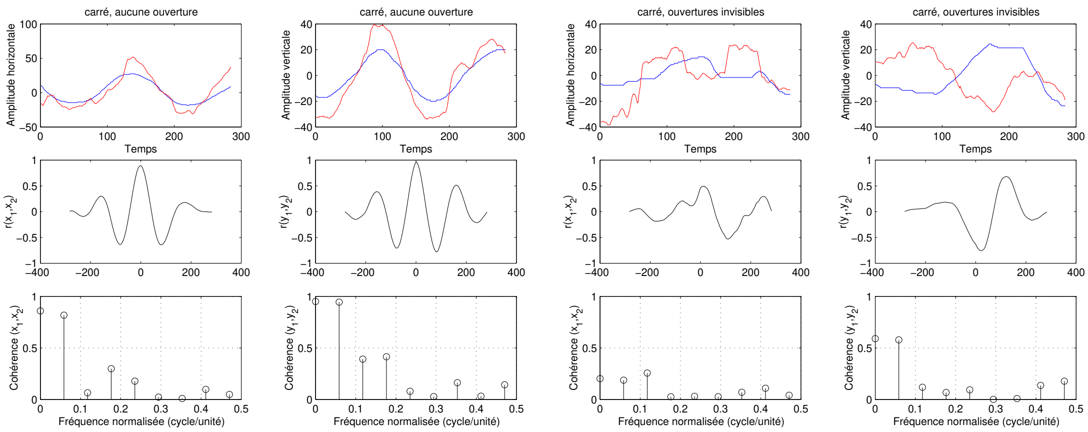


FIG. 3.13. – *Corrélation croisée des trajectoires oculaires (en rouge) et manuelles (en bleu). La corrélation pour les deux composantes horizontales (gauche) et verticale (droite) indiquée est indiquée dans les graphiques du milieu, dans le cas du carré pleinement visible et masqué par des ouvertures invisibles. Les coefficients de corrélation estimés sont normalisés. La fonction de cohérence estimée pour les fréquences normalisées est indiquée dans le diagramme du bas.*

3.3 Discussion

3.3.1 Localisation spatiale relative de stimuli de cohérence perceptive variable

Les résultats concernant la tâche de localisation spatiale dans la situation passive vérifient nos hypothèses et révèlent un effet marqué de la présence d'ouvertures sur les performances individuelles d'identification perceptive du centre des stimuli. Cet effet apparaît plus important dans le cas d'ouvertures invisibles et l'on observe des proportions de réponses correctes inférieures à 50 % (i.e. bien inférieures à la situation attendue dans le cas de réponses au hasard). Ceci est encore plus prononcé pour les formes réputées *difficiles* (chevron).

Ces résultats corroborent les résultats obtenus par Lorenceau & Alais (2001) dans des tâches de discrimination de direction du mouvement de ces mêmes stimuli : les formes ouvertes et concaves (croix et chevron) en mouvement sont plus difficiles à percevoir que les formes closes et convexes [14] (carré), lorsque les bords (indices de clotûre non ambigüs) de celles-ci sont masqués. Comme on peut le voir dans la figure 3.14 (condition sans amorçage préalable, i.e. '*without*

[14] La notion de concavité/convexité est ici à considérer non pas au sens géométrique, mais du point de vue des possibles processus de complétion amodale de contours (cf. Lorenceau & Alais, 2001, pp. 748-749, pour une discussion plus approfondie de ce point).

priming'), les % de réponses correctes s'ordonnent globalement comme dans notre cas : carré > croix > chevron. Il est certain que leur tâche de discrimination de direction perçue n'est pas tout à fait comparable à la nôtre, mais l'identification correcte de la position finale de nos cibles nécessite tout de même l'analyse préalable de leur mouvement. On notera également que les différences entre le carré et la croix ne sont pas aussi importantes que ce qui a été observé dans les expériences de Lorenceau & Alais (2001), résultat qui sera réexploité dans le chapitre suivant. L'interprétation proposée par ces auteurs est que des processus dynamiques de complétion amodale pourraient intervenir dans le liage des contours visibles de ces objets, lorsque celui-ci est possible. Ainsi, dans le cas des formes réputées difficiles, l'impossibilité de percevoir une forme cohérente interdirait en retour l'intégration des informations de mouvement, et n'autoriserait pas dans notre cas la perception correcte de la position du centre du stimulus (tâches passives et poursuite).

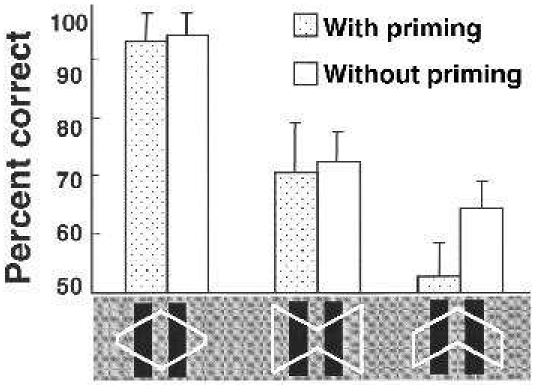


Fig. 3.14. – *Discrimination de direction du mouvement. Pourcentage de réponses correctes (en ordonnées), en choix forcé à 2 alternatives, selon le type de forme (de gauche à droite : carré, croix, chevron), avec ou sans amorçage préalable. (Tiré de Lorenceau & Alais, 2001, fig. 3b, p. 747)*

D'autre part, on observe des performances comparables dans la situation active de poursuite de cibles, suggérant indirectement que ces jugements sont effectués sur la base de la même information visuelle, que le jugement soit associé à un contexte d'identification perceptive en situation passive ou qu'il fasse suite à des traitements assurant le contrôle visuo-moteur en termes de position. Quant à la situation de conduite, on aurait pu s'attendre à observer des performances supérieures à celles des deux autres situations, puisque dans cette condition les stimuli sont assimilés à un retour sensoriel de l'action en cours de réalisation, qui peut être mis en correspondance avec les informations proprioceptives de position de l'effecteur. Or il semble que les sujets ont adopté un mode de réponse reposant plutôt sur l'information proprioceptive de position de la main, sans tenir compte exclusivement de l'information visuelle, comme en attestent les biais de réponse observés dans cette session. La distribution des réponses semble pouvoir s'expliquer par un biais proprioceptif lié à la poursuite du mouvement manuel après l'extinction du stimulus, malgré la consigne imposant un jugement de la position perçue visuellement, mais ce biais proprioceptif est sans doute associé à d'éventuelles stratégies de correction de l'estimation de position perçue reposant sur les informations visuelles. Deux arguments plaident en faveur de cette explication. D'une part, si les jugements de position reposaient uniquement sur la modalité proprioceptive, on s'attendrait à ce que les réponses correspondent toujours à la position dans laquelle se trouve la main à la fin de son mouvement de conduite. Dans le cas d'un biais proprioceptif systématique, on ne devrait observer aucune bonne réponse. D'autre part, les % de BR varient peu en fonction de la cohérence perceptive de la stimulation visuelle (servant de retour sensoriel de l'action) mais ceux-ci sont inférieurs aux % de BR observés dans les tâches passives et de poursuite lorsque les cibles sont pleinement visibles. Il en résulte que les informations visuelles interagissent nécessairement avec les informations proprioceptives lors de l'élaboration de la réponse. Ceci n'est pas très surprenant dans la mesure où il semble clairement établi que lorsque le contexte visuel de l'action est peu cohérent ou ambigü, les sujets reposent principalement sur la modalité proprioceptive dans des tâches de localisation spatiale (e.g. Ernst & Banks, 2002; van Beers et al., 1996).

En dernier lieu, il semble intéressant de revenir sur les arguments de Smeets & Brenner (2001) concernant ce que l'on peut qualifier de *jugements perceptifs*. Nous avons considéré dans cette expérience que les réponses de jugement de localisation relative relevaient plutôt de réponses de nature perceptive, en ce sens qu'elle ne sont pas produites au travers d'un comportement « actif » de l'individu. Il est certain, comme le soulignent Smeets & Brenner (2001), que quelque soit le mode de réponse adopté (choix forcé, ajustement, etc.), celle-ci implique une action de la part de l'individu, et on peut alors considérer que perception et action sont inextricablement liées. Néanmoins, Kerzel, Hommel & Bekkering (2001) ont rapporté, dans le cadre de réponses à deux alternatives (par l'intermédiaire d'un clavier) dans un paradigme de type Simon, une modulation des temps de réaction en manipulant des indices contextuels qui sont supposés ne pas affecter le système sensorimoteur (Bridgeman et al., 1981, 1997b).

Ceci suggère que les représentations visuelles découlant d'une « carte cognitive » de l'espace (Bridgeman et al., 2000) n'influencent pas seulement les réponses perceptives, comme celles collectées par Bridgeman et coll., mais sont également utilisées par le système moteur lors de l'élaboration d'une réponse au moyen du clavier. Selon Kerzel et al. (2001), ces représentations assureraient également l'activation de codes de réponse motrice automatique, fonctions de la compatibilité spatiale entre la position du stimulus (e.g. hémichamp droit) et la « disposition spatiale » de la réponse (réponse avec la main droite ou appui sur la flèche droite du clavier). En conclusion, que l'on considère ou non ces jugements de position comme des réponses perceptives ou sensorimotrices, ils semblent indiquer que ce mode de réponse, qui est celui adopté par Bridgeman et al. (1997b), dépend tout de même de la cohérence perceptive.

3.3.2 Performances motrices (conduite *vs.* poursuite)

De manière concomittante, les difficultés perceptives d'analyse du mouvement des stimuli affectent les performances motrices, à la fois en termes de précision spatiale ou géométrique (modification de l'aspect géométrique des trajectoires, dérive) et de régularité cinématique (variabilité d'amplitude inter-cycles, présence de pics d'accélération et de réajustements directionnels). Cette dégradation des performances motrices apparaît beaucoup plus marquée dans le cas des mouvements de poursuite, où les sujets présentent en outre des gains hypométriques et des retards de phase relativement importants.

Conduite avec un retour visuel de cohérence perceptive variable

Dans la situation de conduite, les performances motrices sont affectées en termes de précision spatiale, mais pas de régularité cinématique, ce qui démontre un effet de la cohérence perceptive du retour visuel de position sur le contrôle de la trajectoire manuelle et permet d'exclure l'hypothèse que les mouvements aient été réalisés totalement en boucle ouverte. D'une part, ceci est en accord avec les travaux de Pennel, Coello & Orliaguet (2002, 2003) qui ont montré dans des tâches de pointage de cibles que le codage vectoriel du déplacement de la main à la cible est sensible aux distorsions directionnelles du retour visuel. De même, Fourneret & Jeannerod (1998) ont montré que des sujets devant tracer une ligne droite, sans vision de l'effecteur, en direction d'une cible présentée sur un écran adaptent la trajectoire de leur mouvement lorsque le retour visuel de position est dévié artificiellement. En dépit de cette influence des informations visuelles de position, notamment lorsque le retour sensoriel est partiellement occlus par des ouvertures visibles, des sources additionnelles d'informations, issus des capteurs proprioceptifs du poignet et des doigts, peuvent avoir contribué au maintien de performances relativement correctes. Cette stabilité pourrait être attribuée aux informations proprioceptives, qui constituent une source potentielle d'afférences sensorielles concernant la précision et la régularité du mouvement (e.g. Ghez et al., 1990; Ingram, van Donkelaar, Cole, Vercher, Gauthier & Miall, 2000; van Beers et al., 2002), et dont on sait qu'elles sont combinées de manière bayésienne aux informations visuelles lors de l'estimation de la position de la main (van Beers et al., 1996, 1999) ou de l'exploration visuo-haptique des propriétés spatiales d'un objet (Ernst & Banks, 2002). Or, la faible cohérence perceptive du retour visuel de position ne facilite sans doute pas l'appariement entre la position de la main, perçue au travers de la modalité proprioceptive, et la position du centre du stimulus, perçue par la modalité visuelle qui, dans ce cas, peut être considére comme une source d'informations « bruitées ». Dans ce contexte, il semble plausible de formuler l'hypothèse que les sujets choisissent d'accorder plus de poids à la modalité proprioceptive car le retour visuel de position est peu cohérent ou nécessite de trop gros efforts attentionnels. Cette interprétation est confortée par l'observation d'une dérive de la trajectoire manuelle au cours de l'essai, qui pourrait refléter une dérive proprioceptive (Paillard & Brouchon, 1968). On retrouve en effet une dérive de même ampleur dans la tâche de poursuite, qui dans ce cas peut s'expliquer par le fait que la poursuite a été réalisée en boucle ouverte. Le fait de retrouver une dérive comparable lors de la conduite, qui est moins importante lorsque les stimuli sont pleinement visibles, suggère que le poids des informations proprioceptives devient plus important lorsque le retour sensoriel est moins cohérent. Ces résultats sont donc cohérents avec ceux observés dans des tâches de pointage de cibles qui montrent que les informations kinesthésiques jouent un rôle non-négligeable dans le contrôle de la trajectoire de la main (e.g. Pennel et al., 2003), et que les mêmes processus de combinaison bayésienne des informations visuelles et proprioceptives sont susceptibles d'assurer l'amélioration progressive de la précision du geste de pointage (Kording & Wolpert, 2004).

Notons toutefois que cette intégration bimodale des informations de position n'est sans doute pas optimale car la réalisation d'action manuelle visuellement contrôlée par un écran vidéo dans le plan frontal entraîne souvent des performances de moins bonne qualité par rapport à une situation de contrôle direct (e.g. Smith & Smith, 1990). Ceci peut être attribué à la difficulté de mettre en correspondance l'espace d'action (horizontal) et l'espace perceptif, et on ne peut exclure dans notre paradigme un effet de cette difficulté de réalignement des espaces proprioceptif et visuel. Dans ce cadre, la prise en compte du retour visuel pourrait ne pas être continue, et le mode du contrôle du mouvement de type discret. Ceci expliquerait que l'aspect géométrique des trajectoires soit affecté en présence d'ouvertures visibles : celles-ci n'empêchent pas l'analyse du mouvement global de l'objet visuel contrôlé, ni *a priori* l'interpolation de son centre, mais ces estimations sont sans doute beaucoup plus imprécises. Lorsque le retour visuel est partiellement occlus par des ouvertures invisibles, l'impossibilité d'évaluer correctement la position visuelle du centre de l'objet, dans des délais raisonnables (pour un retour sensoriel), impose le recours à d'autres sources d'informations positionnelles, fournies essentiellement par la modalité proprioceptive. Un tel mode d'utilisation optimale des informations afférentes utiles pour le contrôle de l'action en cours de réalisation est observé dans le contrôle du geste de pointage (e.g. Elliot et al., 1994), et est inclus dans certains modèles théoriques récents du contrôle moteur (e.g. Wolpert, 1997; Blakemore et al., 1998; van Beers et al., 2002). Il pourrait par ailleurs être spécifique de la phase du mouvement, puisque Sober & Sabes (2003) ont montré que la position du bras est estimée principalement à partir des informations visuelles lors de la planification du mouvement, mais reposent sur les informations proprioceptives lors de la phase de contrôle de la trajectoire. Le contrôle du mouvement pourrait ainsi faire participer ces deux modalités sensorielles dans l'élaboration et durant l'exécution du geste. En dernier lieu, ce type de mouvement régulier et isotonique pourrait également faire participer des circuits spécialisés dans la production d'actions stéréotypées, ou liées au geste de dessin ou d'écriture, connues pour faire intervenir des règles abstraites de production motrice, liant la cinématique à la géométrie du mouvement — e.g. principe d'isochronie et de covariation vitesse-courbure (Viviani & McCollum, 1983; Lacquaniti et al., 1983). Celles-ci seraient susceptibles d'expliquer la régularité cinématique des trajectoires réalisées par les sujets.

En conclusion, l'ensemble de ces arguments plaident en faveur de représentations sensorimotrices flexibles, dont l'utilisation pourrait être placée sous la dépendance des contraintes environnementales de réalisation de l'action, comme le proposent Coello, Orliaguet, Prablanc

& Barraud (1997) : les erreurs spatiales dans les tâches visuo-motrices découleraient d'une mauvaise calibration de l'efférence motrice consécutive à l'appauvrissement des conditions d'exécution, et notamment l'impossibilité d'évaluer sa propre performance. Le contrôle des mouvements pourrait ainsi être effectué sur la base d'un mode discret de traitement de l'information visuelle, et d'un poids plus important accordé aux afférences proprioceptives, renseignant sur la position du bras et de la main par rapport à l'espace de travail.

Poursuite visuo-manuelle de cibles de cohérence perceptive variable

Dans la tâche de poursuite, la perception d'un mouvement cohérent, et donc du « liage » adéquat entre les différents signaux locaux de mouvement portés par les parties visibles de la cible, est nécessaire à l'initiation et au contrôle de la trajectoire de la main. Nous nous sommes principalement intéressés à la phase stable de la poursuite, relevant plus du contrôle « en-ligne » que de la phase initiale impliquant une plus forte composante de planification motrice[15]. Nos résultats dans la tâche de poursuite manuelle montrent que la qualité de la poursuite manuelle de ce type de cibles est également placée sous la dépendance d'une perception cohérente de leur mouvement. Lorsque l'intégration des informations locales de mouvement n'est pas réalisée correctement, par exemple lorsque les stimuli sont présentés derrière des ouvertures invisibles, les mouvements tendent à être désynchronisés et d'amplitude très variable. Ceci suggère que les structures impliquées dans le contrôle du geste manuel et du comportement oculaire de poursuite lente présentent la même dépendance à la cohérence perceptive que les structures impliquées dans l'analyse du mouvement en vue d'une décision perceptive. Cette affirmation est confortée par le fait que l'on retrouve une modulation des performances visuo-motrices en fonction du type de forme qui est qualitativement comparable à celle étudiée par Lorenceau & Alais (2001), et que nous avons décrite dans le cadre des jugements de localisation. Lorsque le stimulus est partiellement occlus, les performances perceptives sont moins bonnes avec le chevron en comparaison du carré, que la tâche vise à l'identification du mouvement global, à la localisation du centre invisible du stimulus ou à sa poursuite. Parallèlement, on observe une

[15]Concernant ces deux phases, les données oculaires analysées par Stone et coll. révèlent un mode de réponse bimodale des yeux au mouvement de ce type de stimuli : lors de la phase d'initiation de la poursuite, la trajectoire des yeux est initialement biaisée dans la direction des informations locales de mouvement (parallèle à l'orientation des ouvertures), puis les yeux suivent la trajectoire réelle du stimulus lorsque le mouvement 2D est perçu correctement (Stone et al., 2000; Masson & Stone, 2001)

dégradation similaire de la qualité de la poursuite oculo-manuelle, en conservant, pour cette dernière, quelques réserves dûes au fait que ce constat porte sur deux sujets uniquement.

Notons que la qualité de la poursuite manuelle est bien inférieure sur le plan temporel et spatial à celle observée dans l'étude de Stone et coll. (Stone et al., 2000, fig 3, p. 775). Deux arguments peuvent justifier ces différences. D'une part, notre tâche de poursuite a été réalisée en boucle ouverte (sans retour visuel de position à l'écran), afin de rendre la stimulation visuelle comparable à celle de la tâche de conduite et s'assurer que les mêmes informations sont disponibles dans les deux cas. Ceci peut bien évidemment entraîner une diminution de la précision spatiale de la poursuite, bien que l'on soit capable de maintenir des performances relativement correctes dans une telle situation. En effet, on a montré dans la tâche de conduite que les sujets sont à mêmes de contrôler la trajectoire réalisée, en utilisant de manière optimale les informations proprioceptives, malgré les éventuels problèmes liés au réalignement des espaces moteur et perceptif. Il n'y a donc pas de raison de supposer que les sujets ne soient pas à mêmes de contrôler de la même manière la trajectoire de leurs mouvements de poursuite, et la dégradation des performances de poursuite relève bien des difficultés d'analyse de mouvement de la cible entraînant l'impossibilité d'assujetir de manière précise et stable la position de la main avec celle de la cible, auxquelles s'ajoute une éventuelle imprécision liée au codage exclusivement proprioceptif de la position de la main. D'autre part, on pourrait argumenter que les meilleures performances observées dans le cas de la poursuite oculaire illustrent la spécialisation plus poussée du système oculomoteur pour le traitement des cibles en déplacement curvilinéaire lorsque les mouvements oculaires et manuels ne sont pas implicitement coordonnés (Daunys, Laurutis & Spakov, 2001). Or, dans notre cas, on observe une bonne corrélation oculo-manuelle avec des cibles pleinement visibles et une dégradation conjointe de la qualité de la poursuite oculo-manuelle lorsque les cibles ne sont pas cohérentes. Dans ce dernier cas, on peut concevoir que ces deux types de mouvement ne sont plus tout à fait synchronisés, comme en attestent d'ailleurs les résultats que nous avons enregistrés. On constate d'ailleurs que les sujets sont capables de mettre en oeuvre des stratégies de poursuite manuelle automatique de la cible, même si celles-ci sont incorrectes, alors que la poursuite oculaire de cibles de faible cohérence perceptive est beaucoup plus difficile, voire impossible. La main semble donc capable d'effectuer un geste stéréotypé, probablement contrôlé à l'aide de boucles de rétrocontrôle similaires à celles mises en oeuvre dans le contrôle du geste de conduite, et ce indépendemment de la cible visuelle, ce que peut plus difficilement réaliser le système de poursuite oculaire. Les travaux de Rossetti et al. (1993) ont montré d'ailleurs que ces deux systèmes moteurs peuvent être activés séparemment. Sur le plan fonctionnel, cela pourrait signifier que malgré l'étroite coordination observée entre ces deux systèmes moteurs, assurée notamment par le cervelet (Miall et al., 2001), le contrôle en parallèle du système de maintien de la poursuite oculaire et manuelle dépend d'autres facteurs comme l'attention ou l'apprentissage (Miall & Jenkinson, 2005).

En conclusion, nos résultats complètent les résultats de Stone et coll. en montrant que les mêmes représentations visuelles de haut niveau sont accessibles au système décisionnel et au système assurant le contrôle de l'action intentionnelle. Le mouvement (global) perçu diffère des mouvements locaux analysables dès les premiers étages du traitement de l'information visuelle, lorsque des ouvertures masquent les indices de clôture des stimuli. Or, les réponses perceptives et sensorimotrices sont modulées par la possibilité d'accéder à ces représentations visuelles structurées et cohérentes de formes en mouvement, qui font intervenir des aires extra-striées spécialisées dans l'analyse du mouvement et le contrôle oculomoteur comme les aires MT et MST, entre autres (Newsome, Wurtz & Komatsu, 1988; Celebrini & Newsome, 1995; Chukoskie & Movshon, 2002, voir aussi Krauzlis, 2004, 2005), en interaction avec des traitements effectués dans la voie ventrale (Lorenceau & Alais, 2001). Ce constat apparaît plus difficilement interprétable dans un modèle où les signuax visuels seraient transformés différemment selon la finalité de la tâche, et où la principale entrée du système de contrôle visuo-manuel serait la voie dorsale (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995). Finalement, cette interprétation n'est pas incompatible avec les travaux expérimentaux de Smeets et coll. dans des tâches d'interception de cibles en mouvement (Smeets & Brenner, 1995) ou de poursuite visuo-manuelle de cibles (López-Moliner et al., 2003a,b), et dont les interprétations favorisent également une hypothèse de représentations partagées pour la perception et l'action (pour une revue, Smeets et al., 2002), en dissociant le rôle des informations de position (utilisées dans le cadre de réponse sensorimotrice) et de mouvement (utilisées dans le cadre de réponse perceptive). Dans le cas des « stimuli-ouvertures » étudiés en psychophysique visuelle, oculomotrice et visuo-motrice, l'estimation de la position des stimuli à l'écran nécessite l'analyse préalable du mouvement global de l'objet, ce qui montre que les informations de mouvement peuvent être utilisées dans le cadre d'une réponse sensorimotrice lorsque les conditions d'exécution de la tâche le nécessitent. En dernier lieu, Glover (2004) a formulé un modèle selon lequel la planification et le contrôle en ligne de l'action feraient intervenir des représentations visuelles différentes — attributs à caractère non-spatial (volume, poids, etc.) *vs.* spatial (forme, taille, etc.) — et ces processus seraient ségrégés sur le plan anatomique au niveau du lobule pariétal. Selon les prédictions de ce modèle, l'incapacité d'anticiper la trajectoire future de la cible ou d'intégrer correctement le retour visuel de position ne devrait pas autoriser une planification efficace de la trajectoire à réaliser, et les mouvements reposeraient essentiellement sur des processus de contrôle en ligne. En conséquence, les interprétations avancées précédemment restent valides, dans la mesure où les processus de contrôle reposent principalement sur les informations de nature spatiale (e.g. forme et position).

Chapitre 4

Influence de la cohérence perceptive visuelle dans le pointage de cibles

4.1 Objet de l'étude

4.1.1 Motivations

Nous avons mis en évidence dans le chapitre précédent que la cohérence perceptive de certains stimuli bien caractérisés sur le plan géométrique affecte sensiblement les performances visuo-motrices de poursuite en boucle ouverte, et, dans une moindre mesure, de conduite de ces mêmes stimuli. Parallèlement, lorsqu'il s'agit d'indiquer en choix forcé la position finale relative du stimulus en ayant été préalablement soumis à une tâche active de poursuite, les performances de localisation sont nettement affectées, comme lors de sessions passives dans lesquelles aucune action intentionnelle n'est requise de la part du sujet. La présence d'ouvertures masquant les indices de clôture des cibles, conjointement au type de forme géométrique utilisée, rend l'interprétation du mouvement global difficile, et se traduit par une augmentation significative des erreurs de localisation du centre de ces mêmes cibles à la fin du mouvement.

Une autre manière de comparer les performances perceptives et sensorimotrices des sujets dans le cadre de la localisation spatiale d'une cible de cohérence perceptive variable est d'utiliser une tâche de pointage manuel, qui est un paradigme couramment utilisé pour étudier la mise en correspondance des espaces perceptifs et moteurs, et celui-ci va nous permettre d'étudier plus finement la distribution des réponses des sujets. La comparaison des performances de localisation relative (i.e. par quadrant) et de localisation absolue dans ces expériences devrait alors nous permettre d'étudier la correspondance entre des jugements passifs et des réponses sensorimotrices lorsque l'on varie la cohérence perceptive des cibles. Si la diminution progressive de la cohérence perceptive induit une dégradation corollaire de la précision des réponses de pointage, cela tendrait à suggérer que la cohérence perceptive visuelle influence non seulement les jugements perceptifs, mais également des « jugements » de nature plus sensorimotrice, au sens proposé par Bridgeman et al. (1981, 1997b).

Comme on l'a vu dans le chapitre 2, les dissociations observées entre ces deux modes de réponse pourraient être attribuées à l'utilisation d'informations différentes lors de l'élaboration de la réponse (Glover, 2004; Smeets et al., 2002). A ce titre, comme le soulignent Smeets et al. (2002), indiquer la position spatiale d'une cible visuelle n'impose pas l'analyse préalable de son mouvement, hormis dans les tâches d'interception où la cible est occluse temporairement. Dans notre cas, au contraire, le sujet doit nécessairement percevoir un mouvement cohérent de la cible afin d'identifier la position finale des cibles en mouvement, ce qui nous place dans des conditions similaires aux expériences précédentes. De ce fait, on peut également aborder cette question du rôle sélectif de certains attributs de l'objet visuel d'interaction (Smeets & Brenner, 1995) en dissociant la contribution relative des informations de mouvement et des informations de forme dans l'estimation de la position spatiale de ce type de stimuli. En effet, il est apparu que la localisation spatiale relative de la croix (Expérience 1) semble légèrement moins affectée par sa cohérence perceptive que dans le cadre de la discrimination de son mouvement (Lorenceau & Alais, 2001). La comparaison des réponses de pointage sur des cibles en mouvement et des cibles stationnaires devrait ainsi permettre de mieux caractériser l'influence du traitement des informations de mouvement sur la précision de la réponse sensorimotrice. Les trois expériences suivantes ont pour but d'étudier l'effet de la cohérence perceptive visuelle dans la précision de la localisation spatiale par pointage de cibles, qui peuvent être présentées en mouvement (Exp. 2-3a) ou rester stationnaires à l'écran avec des durées de visibilité variables (Exp. 3b-4).

4.1.2 Hypothèses

Si les systèmes perceptif et sensorimoteur reposent sur la même information visuelle, structurée et cohérente, il est légitime de penser que les performances des sujets dans une tâche de pointage de cible devraient être affectées par la cohérence perceptive des stimuli utilisés comme cibles de manière comparable à celles observées dans des tâches de localisation relative en choix forcé (Expérience 1). Deux hypothèses de travail motivent ces travaux. D'une part, certains résultats expérimentaux renforcent l'idée que le système oculomoteur est susceptible d'utiliser non pas les informations sensorielles brutes mais celles résultant de processus dynamiques d'intégration de différents attributs visuels, assurant par là même l'élaboration d'un percept cohérent (Stone et al., 2000). En complément de ces observations, nous avons présenté dans le chapitre précédent un certain nombre de faits expérimentaux attestant de la covariation des performances manuelles et perceptives en fonction de la cohérence perceptive des cibles visuelles. De fait, l'observation d'une diminution dans la précision des réponses sensorimotrices portant sur la position spatiale de ces mêmes cibles, qui dépendrait à la fois du type de forme et de son degré de visibilité, suggèrerait que l'information spatiale n'est pas « mieux utilisée » par le système moteur, dans le cadre d'une action intentionnelle de pointage de cibles (Expérience 2), contrairement à ce que suggèrent Bridgeman et al. (2000) en postulant l'existence de représentations distinctes de l'espace : l'une cognitive, sensible aux illusions perceptives et aux influences contextuelles, et l'autre sensorimotrice, représentant fidèlement les propriétés physiques de l'environnement.

D'autre part, le modèle proposé par Smeets & Brenner (1995) suggère que c'est la même entrée visuelle qui guide le comportement moteur et la décision perceptive, et ces auteurs établissent une distinction entre les différents attributs perceptifs susceptibles d'être traités sélectivement par le système sensorimoteur. Les réponses différentielles observées dans les tâches à composante plutôt perceptive ou sensorimotrice pourraient s'expliquer par un modèle reposant sur l'utilisation d'une représentation visuelle interne unitaire, dérivée d'une même source d'informations sensorielles, pour la perception et l'action mais dont l'utilisation serait dépendante du type de tâche ; les réponses observées pourraient ainsi résulter du traitement spécifique des attributs de mouvement perçu, de forme géométrique, pour les jugements de nature perceptive, et de position, pour le contrôle moteur (Smeets et al., 2002). Dans ce contexte, on peut se demander si les processus d'intégration des informations de mouvement portées par les stimuli n'interfèrent pas avec l'utilisation par le système sensorimoteur des informations renseignant sur la position spatiale de la cible, qui peut être extrapolée à l'aide d'indices purement géométriques (orientation et proximité spatiale des contours visibles). En utilisant des cibles stationnaires (Expérience 3–4), on peut alors s'attendre à favoriser l'usage de ces informations géométriques lors de l'estimation de la position spatiale du centre de nos stimuli, et vérifier si celles-ci sont mieux utiliser avec les formes de type croix ou carré.

4.2 Expérience 2 : analyse des performances de pointage en fonction de la cohérence perceptive des cibles

4.2.1 Stimulus et dispositif de mesure

L'expérience proposée utilise les mêmes stimuli que ceux de l'Expérience 1 (§ 3.2.1, p. 64), c'est-à-dire des contours d'objets géométriques entièrement visibles ou partiellement masqués par des ouvertures rectangulaires (Fig. 3.1, p. 65). Les stimuli sont animés d'un mouvement de translation circulaire (ø 30 *pixels*) ou elliptique (demi-axes, 30 et 60 *pixels*, selon les deux axes principaux, vertical et horizontal), à une fréquence angulaire de $0,83\ Hz$, pendant une durée de $3,6\ s$ (i.e. 3 cycles angulaires). Comme précédemment, la position finale du centre des stimuli est paramétrée, à l'aide d'un déphasage constant de 45°, 135°, 225°, 315° des composantes horizontale et verticale du mouvement, et peut être l'une des 4 positions centrales des quadrants délimités par les axes vertical et horizontal de l'écran intersectés au centre de celui-ci (Fig. 3.2, p. 66). Un exemple de la configuration spatiale en position finale des stimuli avec des ouvertures visibles est fourni dans la figure 4.1. Le centre invisible des cibles y est modélisé par un disque de couleur verte.

Le dispositif d'enregistrement est identique à celui de l'Expérience 1. Il s'agit d'un stylet manipulé sur une tablette graphique, disposée devant le sujet, horizontalement à hauteur du coude (Fig. 3.3, p. 67). La position du stylet est représentée en temps réel ($100\ Hz$) sur l'écran au moyen d'une croix de couleur verte. L'appui sur une touche prédéfinie du stylet provoque l'enregistrement de la position du stylet et l'extinction à l'écran de l'indice de position.

4.2.2 Procédure expérimentale

Avant le début de l'expérience, le centre des stimuli a été indiqué explicitement aux sujets, afin qu'il n'y ait pas de confusion possible. Le sujet est en position assise devant la tablette

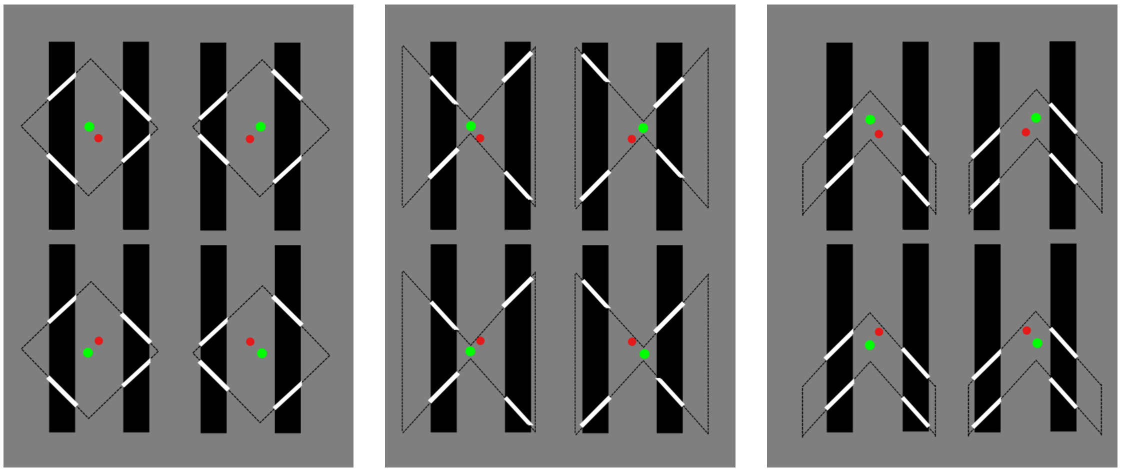


Fig. 4.1. – *Illustration de la position des stimuli. La position spatiale du centre invisible des cibles utilisées en condition d'*ouvertures visibles *(de gauche à droite : carré, croix et chevron) est modélisée par le disque vert. Du point de vue de la configuration spatiale des stimuli, seuls 4 bords orientés sont visibles. Le point de fixation, au centre de l'écran, est représenté par le disque rouge.*

graphique, en conservant le stylet dans sa main préférée en position centrale sur la tablette, et regarde l'écran tout au long des blocs expérimentaux (pas de retour visuel de la main active). Le sujet est informé du début de l'essai par l'apparition d'un point de fixation (croix rouge), suivi immédiatement de la présentation du stimulus en déplacement. Au bout de $3,6\ s$, le stimulus s'arrête et n'est plus visible à l'écran, le sujet indique alors au moyen du stylet la position finale du centre (invisible) du stimulus à l'écran. Le point de fixation reste présent durant cette phase de pointage de position, afin de permettre au sujet de conserver le même référentiel que durant la phase de mouvement du stimulus. L'appui sur la touche du stylet entraîne la fin de l'essai, et l'essai suivant débute après un intervalle de $500\ ms$ pendant lequel l'écran reste de couleur homogène.

4.2.3 Plan expérimental

Les 10 sujets (âge moyen 27,5 ans) ayant participé à l'expérience sont tous droitiers, et ne possèdent aucun déficit visuel ou moteur. Parmi ceux-ci, 6 sujets connaissaient le type de stimuli utilisés, mais tous sont naïfs quant aux objectifs de la présente recherche.

Le plan expérimental adopté inclut 3 facteurs principaux (intra), agencés selon un plan factoriel : le type de forme (carré, croix, chevron), le type d'ouvertures (aucune, visibles, invisibles) et le type de trajectoire (cercle, ellipse verticale, ellipse horizontale). Un facteur secondaire de direction du mouvement (horaire, anti-horaire) est également inclus dans le protocole. En résumé, nous avons 4 facteurs intra :

- F_3, type de forme à 3 modalités : carré, croix, chevron ;
- O_3, degré de visibilité des ouvertures à 3 modalités : aucune, visibles, invisibles ;
- T_3, type de trajectoire à 3 modalités : circulaire, ellipse verticale, ellipse horizontale.
- D_2, direction du mouvement à 2 modalités : horaire, anti-horaire.

et, avec les mêmes conventions qu'au chapitre 3 (cf. note 7, p. 70), le plan expérimental complet retenu pour les analyses statistiques peut s'écrire :

$$S_{10} * F_3 * O_3 * T_3 * D_2$$

le facteur sujet S_{10} étant considéré comme un facteur aléatoire. Les variables dépendantes retenues pour l'analyse sont des mesures de la précision absolue et relative des réponses de pointage par rapport aux cibles, définies au paragraphe suivant. L'ensemble des conditions sont présentées dans un ordre pseudo-aléatoire. Il y a 24 essais par condition (6×4 positions finales), soit au total 648 essais répartis en 6 blocs de 10 *min* chacun. Des pauses entre chaque bloc sont réservées à la convenance des sujets.

4.2.4 Mesures de la précision des réponses

Si les facteurs expérimentaux influencent, comme dans l'Expérience 1, les performances sensorimotrices, nous devrions observer une augmentation des erreurs spatiales moyennes, et éventuellement une augmentation de la variabilité moyenne associée à ces erreurs spatiales. En effet, on peut supposer que les erreurs dans les réponses de pointage résultent de deux facteurs additifs : une erreur globale dans l'identification de la position finale, à laquelle s'ajoute une variabilité relative des réponses par rapport à cette erreur globale. En d'autres termes, un sujet peut commettre une certaine erreur dans sa réponse moyenne mais être relativement constant dans l'ensemble de ces réponses. Ceci tendrait à indiquer un biais assez constant dans les réponses, caractéristique d'une perception stable bien qu'erronée de la position de la cible. A l'inverse, on peut observer des réponses à la fois très éloignées de la position de la cible et très variables entre elles, suggérant au contraire un biais non-sélectif reflétant plutôt une incertitude sur la position réelle de la cible.

Nous avons analysé pour l'ensemble des sujets la distribution des positions de pointage, illustrée par ces deux mesures de l'erreur de pointage :

1. l'erreur spatiale moyenne (EC), qui est en fait la moyenne des distances algébriques entre chaque position de pointage et chacune des 4 cibles respectives pour chaque condition[1], soit $EC_j = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(d_{i,j})^2$, où $(d_{i,j})^2$ représente l'écart entre les i positions pointées et la cible j (Fig. 4.2, en haut à gauche) ;
2. la variabilité spatiale moyenne (EV), qui mesure la dispersion des positions de pointage par rapport au centre de gravité de l'ensemble des positions pointées, et qui est exprimée en termes d'écart-type afin de conserver une dimension commune, exprimée en pixels ou cm écran (Fig. 4.2, en haut à droite).

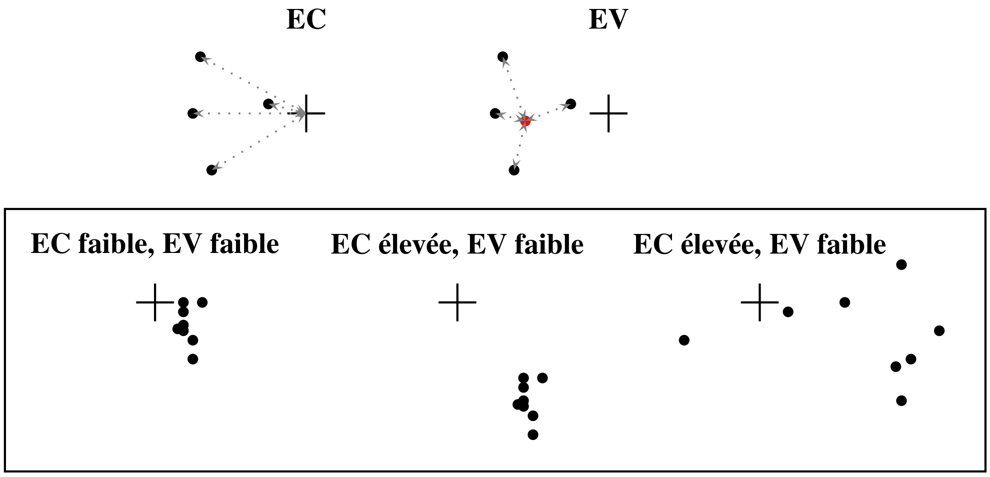


FIG. 4.2. – (Haut) *Calcul de l'EC et de l'EV. L'EC correspond à la distance algébrique moyenne des positions de pointage à la cible, ici modélisée par une croix. L'EV correspond à la dispersion relative des positions de pointage par rapport à leur centre de gravité, ici indiqué par le disque gris.* (Bas) *Illustration de différentes situations possibles. A gauche, une EC et une EV faibles traduisent une distribution relativement homogène des positions de pointage, peu éloignée de la cible ; au milieu, la même distribution est plus excentrée par rapport à la cible car l'EC est plus importante mais l'EV est identique au schéma de gauche ; à droite, l'EC et l'EV sont élevées, ce qui se traduit par des positions de pointage beaucoup plus dispersées et éloignées de la cible.*

On peut voir différentes illustrations des variations de ces deux mesures de précision spatiale

[1]Notons qu'une autre mesure possible aurait (i) été de prendre la distance algébrique entre le centre de gravité de l'ensemble des positions de pointage et la cible considérée, comme le font certains auteurs dans des tâches de pointage manuel (e.g. Admiraal, Keijsers & Gielen, 2003), ou (ii) d'utiliser des calculs algébriques reposant sur les vecteurs propres pour déterminer les axes maximisant la variabilité losrque les données sont projetées dessus, à la manière de l'analyse en composante principale (e.g. Gordon et al., 1994).

dans la figure 4.2 (bas) : par exemple, une EC élevée associée à une EV faible se traduit par une distribution de positions de pointage relativement homogène (peu de distance entre les positions de pointage) mais relativement éloignée de la cible visée (situation du milieu dans la figure) ; de même, une EC élevée associée à une EV élevée se traduit par une distribution beaucoup moins homogène (les positions de pointage sont éloignées les unes des autres, par exemple) et l'ensemble des positions de pointage sont relativement éloignées de la cible visée (situation de droite dans la figure).

Pour avoir une idée de l'erreur de base que peuvent commettre les sujets dans l'évaluation de la position spatiale d'une cible avec ce dispositif expérimental, chaque sujet a préalablement effectué la même tâche de pointage avec une cible circulaire (ø 5 *pixels*) décrivant des trajectoires circulaires ou ellipsoïdales. Les résultats de ce pré-test indiquent que les sujets sont tous capables d'effectuer correctement la tâche et présentent une EC moyenne de $5 \pm 0,8$ *pixels*, et une EV de $1,4 \pm 1,2$ *pixels*.

4.2.5 Hypothèses opérationnelles

Si la cohérence perceptive des cibles visuelles influence les réponses sensorimotrices de manière comparable aux jugements perceptifs étudiés dans l'Expérience 1 (session passive), nous devrions observer une modulation similaire des performances en fonction de la forme et du degré de visibilité des stimuli.

Les performances devraient ainsi être moins bonnes pour les conditions ouvertures *visibles* et *invisibles*, en comparaison de la condition *aucune ouvertures*. Cet effet du facteur O_3 devrait être beaucoup plus prononcé dans le cas des ouvertures *invisibles*, qui correspondent à la situation la moins cohérente. De même, les performances devraient être moins bonnes pour le *chevron* et la *croix*, en comparaison du *carré* (effet du facteur F_3). Quant au type de trajectoire T_3, il n'a pas été étudié dans les expériences de psychophysique visuelle mentionnées (Lorenceau & Alais, 2001), mais les résultats dans des tâches de jugement de position relative n'ont montré aucun effet de ce facteur sur les performances perceptives des sujets. Dans le cas d'une réponse en choix forcé portant sur des régions spatiales (i.e. les 4 quadrants considérés dans l'Expérience 1), il peut paraître logique que ce facteur n'ait pas influencé de manière significative les réponses des sujets puisqu'il s'agissait d'indiquer une position relative qui ne varie pas selon l'amplitude des composantes horizontale ou verticale de la cible. Cependant, dans la tâche de pointage, la position spatiale du centre des stimuli que le sujet doit indiquer est une position absolue sur l'écran, donc on peut attendre éventuellement un effet des différents types de trajectoire sur la précision relative des réponses. *A priori*, il y a alors peu de raisons que cet effet se manifeste au niveau de l'erreur variable (toutes autres conditions confondues), mais on peut supposer qu'il peut contribuer à augmenter l'erreur moyenne de pointage dans la mesure où l'estimation de la trajectoire du stimulus peut être moins précise lorsque les deux composantes horizontale et verticale du mouvement de la cible covarient avec des amplitudes différentes. Nous n'attendons en revanche aucun effet du facteur secondaire D_2.

4.2.6 Résultats

Les résultats concernant l'erreur moyenne (EC) et la variabilité moyenne (EV) ont été moyennés sur les sujets et la direction de mouvement (effet du facteur D_2 non significatif), et ils sont représentés graphiquement dans les figures 4.3 et 4.4 (moyenne + erreur-type).

Erreur spatiale moyenne (EC)

On constate une augmentation de l'EC lorsque les ouvertures sont *visibles* (+$4,6$ *pixels*[2]) et *invisibles* (+$9,6$), par rapport à la condition *aucune ouvertures* ($EC = 25,6$). On constate d'autre part que l'EC est en moyenne plus importante pour les formes *carré* ($31,6$) et *chevron* ($34,1$) par rapport à la forme *croix* ($25,4$). On note enfin des différences selon le type de trajectoire, l'EC étant en moyenne plus importante pour les trajectoires *ellipse verticale* ($33,2$) et *ellipse horizontale* ($37,1$), en comparaison de la trajectoire *circulaire* ($20,8$). L'examen des données individuelles ne fait pas apparaître de biais préférentiels dans l'augmentation des EC chez les sujets, pour la condition *aucune ouvertures* en fonction du type de forme ; en revanche, la présence d'*ouvertures invisibles* influence de façon marquée l'évaluation de la position finale puisque certaines réponses se retrouvent souvent à l'opposé (par rapport au point de fixation) des positions finales du centre des stimuli, ou demeurent dans le même quadrant mais fortement excentrées, ce qui a pour conséquence, dans les deux cas, d'augmenter significativement l'EC.

[2] 1 *pixel* = $0,037$ *cm écran*. Toutes les valeurs d'erreur spatiale rapportées entre parenthèses sont exprimées en pixels.

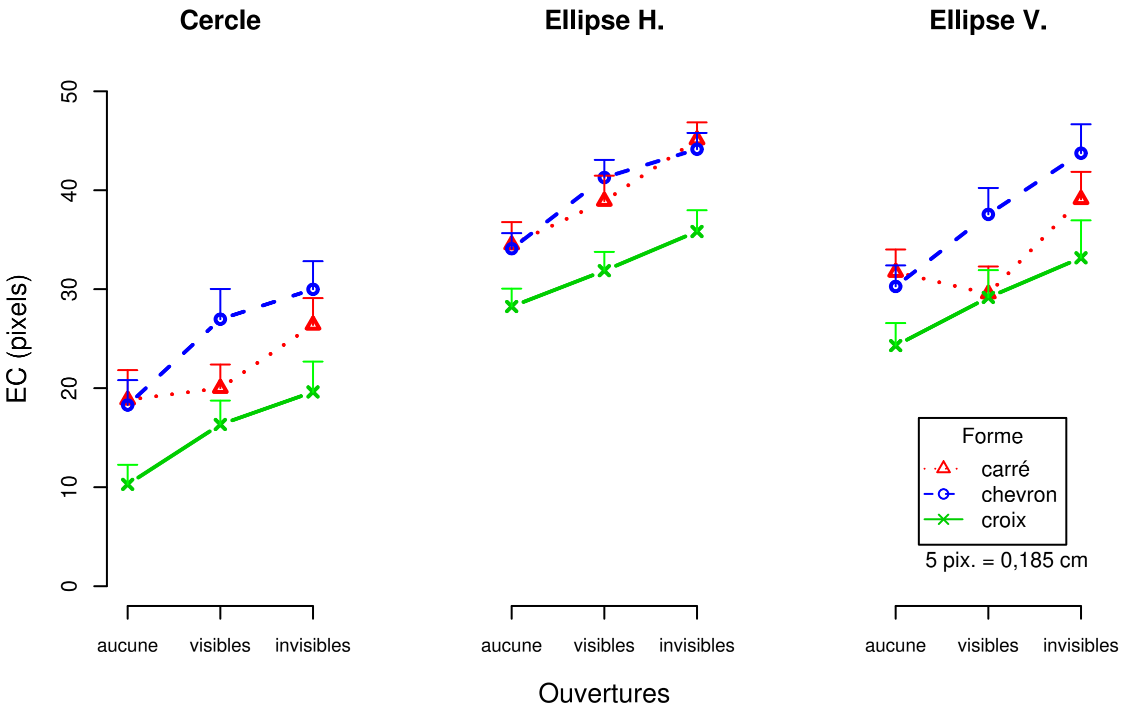


Fig. 4.3. – *Erreur spatiale moyenne (+ erreur-type) pour l'ensemble des formes (symboles) et des trajectoires (de gauche à droite, cercle, ellipse horizontale, ellipse verticale), selon le type d'ouvertures (en abscisses).*

Une analyse de variance sur le plan factoriel considéré révèle que le type d'ouvertures a un effet significatif ($F(2, 18) = 34,70,\ p < ,001$) sur la variable dépendante mesurée (EC). Il existe également un effet significatif du type de forme sur l'EC ($F(2, 18) = 11,26,\ p < ,001$), mais les différences entre les formes *carré* et *chevron* ne sont pas significatives (méthode des contrastes, $F(1,9) = 1,35,\ p = 0,276$) : seules sont différentes les EC entre ces deux formes réunies et la forme *croix* ($F(1,9) = 29,93,\ p < ,001$). Enfin, l'effet du type d'ouvertures n'est pas le même selon le type de forme, l'interaction entre les deux facteurs étant significative ($F(4,36) = 4,44,\ p < ,01$) : il y a peu d'augmentation pour le carré entre les conditions *aucune ouvertures* et *ouvertures visibles* ($F(1,9) = 2,64,\ p = 0,139$), alors les différences sont significatives entre ces deux conditions pour les deux autres formes ($p < ,05$). Finalement, l'analyse de variance révèle un effet principal significatif du facteur type de trajectoire ($F(2, 18) = 144,84,\ p < ,001$), sans interaction (double ou triple) avec les autres facteurs : cet effet d'augmentation de l'EC avec les trajectoires elliptiques est donc le même pour l'ensemble des formes et des types d'ouvertures considérés. Aucune différence n'est mise en évidence entre les deux trajectoires elliptiques ($F(1,9) = 1,88,\ p = 0,245$).

Variabilité spatiale moyenne (EV)

En ce qui concerne la variabilité moyenne, on constate une augmentation globale de l'EV selon le type d'ouvertures, le type de forme, mais, contrairement à l'EC, l'EV demeure relativement constante selon le type de trajectoire (Fig. 4.4). L'EV est plus importante pour le carré ($15,9$ *pixels*) et le chevron ($15,7$) en comparaison de la croix ($11,5$), sans que les valeurs moyennes entre le carré et le chevron diffèrent sensiblement, pour l'ensemble des trajectoires. L'EV est également plus importante pour les conditions ouvertures *visibles* ($+2,7$) et *invisibles* ($+4,4$), en comparaison de la condition *aucune ouverture* ($11,9$). Mais pour le chevron les différences entre ces deux conditions de visibilité des ouvertures sont largement moins prononcées que pour les deux autres formes.

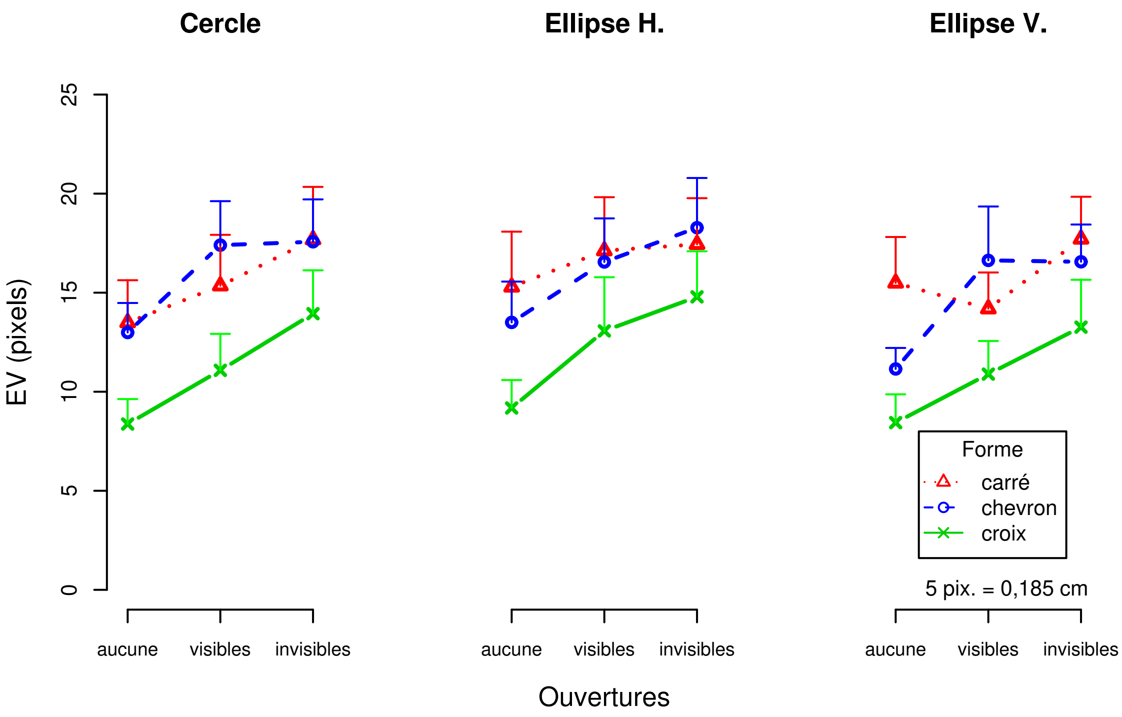


Fig. 4.4. – *Variabilité spatiale moyenne (avec erreur-type) pour l'ensemble des formes (symboles) et des trajectoires (de gauche à droite, cercle, ellipse horizontale, ellipse verticale), selon le type d'ouvertures (en abscisses).*

Pour l'analyse statistique de ces données, nous avons appliqué une transformation racine-carrée aux données individuelles car l'examen des données révèle une corrélation forte et positive entre moyenne et variance ($r = 0,70$), contraire au principe d'homoscédasticité assumé dans l'analyse de variance[3]. L'analyse statistique concernant l'effet principal de ces 3 facteurs révèle un effet significatif du type d'ouvertures ($F(2,18) = 7,81,\ p < ,01$) et du type de forme ($F(2,18) = 11,43,\ p < ,001$), mais il n'y a pas d'effet de la trajectoire des cibles ($F(2,18) = 3,49,\ p = 0,052$) sur la variabilité relative de pointage. Les comparaisons à l'aide de contrastes indiquent que le *carré* et le *chevron* ne diffèrent pas en moyenne sur l'ensemble des modalités considérées ($F(1,9) = 0,004,\ ns$), et que pour le *chevron*, il n'y a pas de différences significatives entre les conditions ouvertures *visibles* et *invisibles* ($F(1,9) = 0,42,\ ns$). Par ailleurs, l'effet du type d'ouvertures n'est pas le même selon le type de forme et l'interaction entre ces deux facteurs est significative ($F(4,36) = 2,97,\ p < ,05$) : ceci tient principalement au fait que la différence entre les conditions ouvertures *visibles* et *invisibles* varie selon la forme considérée, et est beaucoup plus marquée pour la *croix*. Aucune autre interaction d'ordre supérieur n'est observée.

4.2.7 Discussion

Conformément à nos hypothèses initiales, la présence d'ouvertures visibles, mais surtout invisibles, contribue à augmenter l'erreur spatiale moyenne que commettent les sujets lorsqu'ils indiquent la position finale du centre invisible du stimulus au moyen du stylet, et ces erreurs dépendent également du type de forme géométrique présentée à l'écran : le chevron et le carré entraînent une augmentation de l'erreur spatiale moyenne plus importante, en comparaison de la croix. Finalement, l'effet de la présence d'ouvertures est plus marqué pour les trajectoires elliptiques. D'un autre côté, la distribution des positions de pointage est également plus variable en présence d'ouvertures, essentiellement sur l'axe vertical, et dépend du type de forme géométrique puisque cette variabilité est plus prononcée pour le carré et le chevron.

Les performances se distinguent donc assez clairement selon le type de forme qui sert de cible. Une interprétation plausible pour expliquer la meilleure précision générale observée pour la croix est sans doute sa configuration géométrique particulière, qui, à l'opposé des autres formes (carré et chevron), possède un centre plus facilement identifiable. En effet, bien que ce centre ne corresponde pas à l'intersection des segments orientés à 45° (cf. Fig. 4.1, milieu),

[3] Après transformation, on observe bien la suppression de cette forte corrélation positive ($r = -0,32$)

l'apparente « convergence » des segments vers ce celui-ci rend probablement sa position spatiale plus saillante que dans le cas du chevron et du carré pour lesquels le centre géométrique doit être extrapolé à partir de la position spatiale relative des segments. Cette discussion sera poursuivie dans la suite de ce chapitre, à la lumière des résultats observés dans l'Expérience 3 qui contraste des cibles en mouvement et des cibles statiques. Notons que même lorsque les stimuli sont pleinement visibles, l'erreur moyenne commise par les sujets est assez importante par rapport à l'erreur moyenne de base évaluée avec une cible simple ($\approx \times 4$ pour le carré et le chevron, $\approx \times 2$ pour la croix), ce qui souligne la difficulté d'estimer correctement le centre invisible de ces contours d'objets géométriques. En fait, cette erreur spatiale moyenne semble être plutôt dûe à une sur-estimation de l'amplitude des trajectoires des stimuli qui se traduit par des pointages plus excentrés de la position de la cible par rapport au centre de l'écran. On ne peut pas exclure non plus l'hypothèse que l'extinction du stimulus avant le début du geste de pointage rende cette estimation moins précise, même si les mouvements ont tous été réalisés en moins de 3 s.

L'observation que le système moteur, recruté dans les actions de pointage de cibles visuelles, est affecté par la cohérence perceptive des cibles, comme le système assurant la décision perceptive en l'absence d'action intentionnelle, suggère que les sorties perceptives et sensorimotrices reposent sur une même source d'information visuelle commune. Pour quantifier cette analogie entre les réponses catégorielles observées dans l'Expérience 1 et les données recueillies dans cette expérience, nous avons repris les réponses de pointage et les avons exprimées de manière similaire aux réponses de localisation spatiale de la session passive de l'Expérience 1, c'est-à-dire en quadrants. *A priori*, si un sujet est capable de localiser correctement la cible, sa position de pointage ne devrait pas être très éloignée de la position de la cible, et *a fortiori* devrait se trouver dans le même quadrant qu'elle. La figure 4.5 indique la différence entre les % de réponses correctes observés dans cette expérience et ceux de l'Expérience 1. Une différence positive indique par conséquent que les % de BR sont supérieurs dans cette expérience en comparaison de la précédente. Comme on peut le constater, il y a globalement assez peu de différences entre les deux expériences. On peut remarquer que les performances sont supérieures lorsque les cibles sont pleinement visibles, notamment pour la croix (+13 %), et les réponses de pointage sont moins bonnes lorsque des ouvertures (visibles ou invisibles) sont présentes, excepté pour la croix présentée derrière des ouvertures visibles.

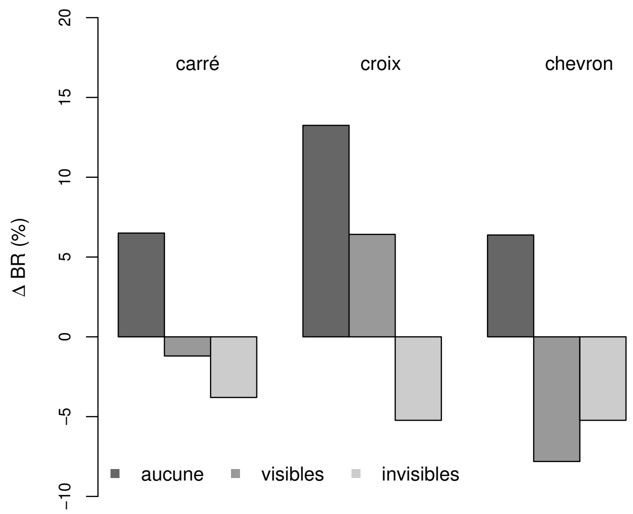


Fig. 4.5. – *Comparaison des précisions de réponses sensorimotrices et perceptives. Les différences entre les % de BR entre les expériences 2 et 1 sont représentées en fonction des formes (de gauche à droite : carré, croix, chevron) et de la visibilité des ouvertures. Une différence positive indique que les % de BR observés dans l'Expérience 2 sont supérieurs à ceux observés dans l'Expérience 1.*

Ces données, associées à celles de l'Expérience 1 sur les jugements de localisation et les données recueillies dans le cadre de la discrimination de direction de mouvement (Lorenceau & Alais, 2001), indiquent que l'interprétation du mouvement global de ce type de « stimuli-ouvertures » influence de manière significative à la fois les performances perceptives et les performances sensorimotrices. Lorsque le mouvement perçu de la cible n'est pas cohérent, on observe une dégradation de ces performances. D'autre part l'analogie entre les réponses catégorielles passives et les réponses sensorimotrices portant toutes les deux sur la position spatiale des stimuli suggère que ces deux modes de réponse utilisent les mêmes informations visuelles. Ce constat apparaît peu compatible avec un modèle de dichotomie *stricte* entre des traitements visuels spécifiquement dédiés à l'identification perceptive et au contrôle sensorimoteur (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995), ou sur la considération d'espaces de représentation distincts utilisés pour guider les jugements cognitif et sensorimoteur (Bridgeman et al., 2000). On ne peut en revanche pas se prononcer avec ces résultats sur le fait que les informations de position et de vitesse sont traitées indépendemment l'une de l'autre, comme le proposent Smeets & Brenner (1995), mais nos résultats montrent que le système moteur manuel accède à une représentation cohérente du mouvement de l'objet, et ne repose pas simplement sur des informations de position.

On peut également se demander quelle est la contribution respective des informations de mouvement et des indices géométriques, liés à la forme géométrique servant de cible, dans les réponses observées. On sait que la conformation géométrique des cibles module les capacités d'intégration des informations locales de mouvement (Lorenceau & Alais, 2001), et l'on a observé un effet marqué du type de forme utilisée (chevron *vs.* croix et carré) sur la précision des réponses sensorimotrices et sur la qualité des réponses perceptives. De manière intéressante, les résultats obtenus par Lorenceau & Alais (2001) (Fig. 3.14, p. 95), ne font pas apparaître cette facilitation avec la croix (en comparaison du carré et du chevron) que nous observons ici. Ceci suggère que cet effet de la cohérence perceptive des stimuli, dépendant du type de forme et de leur degré de visibilité, pourrait entraîner des biais différents selon que la tâche consiste à indiquer la direction du mouvement ou à la position du centre du stimulus. La finalité de la tâche perceptive ou sensorimotrice pourrait « orienter » les sujets vers une utilisation sélective et différentielle des attributs de forme et de mouvement. Ceci pourrait expliquer les meilleures performances observées avec la croix lors de réponses de pointage et de jugements de localisation relative, en considérant que les sujets décident d'accorder plus de poids aux indices géométriques (orientation et positionnement des segments) qu'aux informations de mouvement dans l'élaboration de leur réponse. Une façon d'étudier le rôle de ces différents attributs portés par les cibles dans les réponses observées consiste à dissocier leur présence en utilisant des cibles en mouvement et des cibles statiques, ce qui est réalisé dans les deux expériences suivantes.

4.3 Expérience 3 : rôle des informations de forme et de mouvement

Cette expérience est déclinée en deux sous-expériences. L'expérience 3a comporte des stimuli en mouvement (cibles dynamiques), tandis que l'expérience 3b utilise des stimuli statiques (cibles statiques). Dans les deux expériences, la tâche du sujet consiste à indiquer comme précédemment la position du centre invisible des stimuli à l'aide d'un stylet graphique (dans l'expérience 3a, la réponse porte sur la position du stimulus à la fin du mouvement).

4.3.1 Matériel et méthode

Les deux expériences ont été réalisées à l'aide du même logiciel et d'un écran IIyama 19" (150 Hz).

Stimuli

Les mêmes stimuli sont utilisés dans les deux expériences : il s'agit des stimuli des expériences 1 et 2, décrits dans le chapitre précédent (§ 3.2.1, p. 64, et Fig. 3.1). Pour augmenter le nombre de répétitions de réponses de pointage par cible, le facteur trajectoire n'a pas été repris dans le protocole expérimental. Dans l'expérience précédente, le temps de présentation des stimuli à l'écran était constant ($3,6\ s$), donc la position finale du stimulus était identique à sa position de départ. Pour distinguer clairement le biais lié aux informations de mouvement associées aux informations géométriques portées par les stimuli d'un éventuel biais lié à une analyse préalable de la position du stimulus avant le mouvement, qui permettrait aux sujets d'effectuer un appariement entre la configuration géométrique initiale du stimulus avant le début du mouvement et à la fin de celui-ci, sans que le mouvement ne soit réellement pris en compte, ces positions initiales et finales ne sont plus en correspondance.

Dans l'expérience 3a, l'objet est animé d'un mouvement de translation circulaire de durée variable (comprise entre 0,75 et $1,75\ cycles$). La position finale des stimuli correspond toujours à l'une des 4 positions pré-définies et situées sur l'axe du mouvement au niveau des premières bissectrices des axes vertical et horizontal, mais cette fois-ci elles ne sont jamais identiques à la position de départ du stimulus (Fig. 4.6). Ces positions sont situées à 30 $pixels$ du centre de l'écran. Dans l'Expérience 3b, les mêmes positions ont été conservées (mais elles sont toujours randomisées). Dans l'expérience 3a, le stimulus en mouvement est visible pendant une durée variable d'environ $900 - 2100\ ms$, puis il est éteint à la fin du mouvement. Dans l'Expérience 3b, le stimulus statique est visible durant 250 ou 500 ms. Ce délai variable de temps de présentation sert à contrôler un éventuel biais de réponse des sujets, reposant sur la similitude dans la configuration des stimuli, malgré la randomisation des conditions. Un petit disque de couleur rouge est présent au centre de l'écran durant toute l'animation ou lors de la présentation statique du stimulus, et demeure présent durant 1250 ms après l'extinction du stimulus.

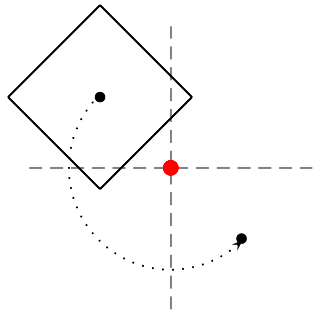


FIG. 4.6. – *Illustration de la trajectoire circulaire autour du point de fixation (disque rouge) et d'une des positions initiale (quadrant haut-gauche) et finale (quadrant bas-droit) possibles du centre du stimulus. Le centre du stimulus est ici figuré par un disque noir mais il est invisible durant l'expérience.*

Procédure

La procédure expérimentale est identique à la précédente. Le sujet indique sa réponse (position perçue du centre invisible des formes) au moyen du stylet graphique, et peut la valider dès l'extinction du disque rouge central. Une croix verte modélise à l'écran la position du stylet sur la tablette graphique. Lorsque le stylet a été positionné, le sujet valide sa réponse en appuyant sur l'un des deux boutons du stylet. L'essai suivant débute aussitôt après.

4.3.2 Plan expérimental et hypothèses opérationnelles

L'expérience 3a comprend 7 sujets (âge moyen 28 ans), et l'expérience 3b utilise 12 sujets (âge moyen 26,5 ans) répartis en deux échantillons indépendants équilibrés : 6 sujets ayant effectué au préalable l'Expérience 3a (groupe « non-naïf »), et 6 autres sujets n'ayant pas expérimenté les stimuli en mouvement (groupe « naïf », ou contrôle). L'utilisation de ces deux groupes de sujets devrait permettre de contrôler que les informations géométriques ne sont pas mieux utilisées par les sujets ayant déjà eu une expérience avec des stimuli portant à la fois des informations de mouvement et des informations géométriques. En effet, on pourrait penser que l'utilisation différentielle de ces informations selon la nature de la tâche est susceptible d'évoluer lors de l'exposition répétée à ce type de « stimuli-ouvertures ».

Les facteurs expérimentaux (facteurs intra) et le plan d'analyse considéré pour l'Expérience 3a sont identiques à ceux de l'Expérience 2, à l'exception du facteur trajectoire. Le plan considéré est ainsi :

$$S_7 * F_3 * O_3 * D_2$$

Pour l'expérience 3b, le plan est identique avec un facteur de groupe G_2 (facteur inter) en plus, et le facteur D_2 (direction du mouvement) est remplacé par le facteur T_2 (temps de présentation, à 2 niveaux : 250 et 500 ms), soit :

$$S_6 < G_2 > *F_3 * O_3 * T_2$$

Pour chacune des deux expériences, il y a 36 répétitions par condition (9 $\times$ 4 positions finales), soit au total 648 essais, administrés en 3 blocs consécutifs, espacés d'une courte pause. Les expériences durent au total 45 et 30 *min*, respectivement. L'ensemble des conditions expérimentales est randomisé pour chaque sujet.

Les variables dépendantes retenues pour l'analyse sont les mêmes que dans l'Expérience 2, et les hypothèses que l'on peut formuler sont les suivantes :

– dans l'Expérience 3a, on devrait a priori retrouver le même effet des facteurs O_3 et F_3 (avec interaction) sur les performances (augmentation de l'EC et de l'EV lorsque la cohérence perceptive, fonction de ces deux facteurs, diminue) ;
– comme précédemment, on n'attend pas d'effet de la direction du mouvement (facteur secondaire D_2) sur les performances (EC et EV) ;
– dans l'Expérience 3b, si les réponses sensorimotrices sont dépendantes d'indices spatiaux, plus que des informations de mouvement, nous devrions observer un effet moins marqué des facteurs O_3 et F_3 ;
– dans l'éventualité où il y aurait un effet facilitateur dû à l'expérience préalable avec des stimuli en mouvement, les sujets du groupe non-naïf devraient manifester moins de biais que ceux du groupe contrôle ;
– enfin, nous n'avons pas d'hypothèses a priori sur la durée de présentation (facteur secondaire T_2), mais on peut supposer que les durées utilisées, largement suffisante dans le cadre des processus mis en œuvre lors de tâches simples d'identification visuelle, ne devraient pas entraîner de différences marquées au niveau des performances de pointage.

4.3.3 Résultats

L'Expérience 3a comportait initialement 7 sujets, mais un sujet a été exclu des analyses en raison de résultats aberrants par rapport à l'ensemble des autres sujets. En effet, ses positions de pointage étaient distribuées de manière circulaire autour du point de fixation, sans lien apparent avec les cibles. Les scores moyens de ce sujet, comparés aux 6 autres sujets, étaient situés à plus de 2 écarts-type des moyennes intra-condition. Les résultats de l'Expérience 3a portent donc sur un échantillon de 6 sujets. A titre illustratif, les données individuelles recueillies pour ces deux expériences avec les trois stimuli dynamiques ou statiques sont représentées dans les figures 4.7 (carré), 4.8 (croix) et 4.9 (chevron), en fonction du type d'ouvertures.

Expérience 3a – Cibles dynamiques

Après vérification dans une ANOVA préliminaire de l'absence d'effet de la direction du mouvement des stimuli, les données concernant l'EC et l'EV ont été moyennées sur ce facteur et sur l'ensemble des sujets.

Erreur constante. La précision globale du pointage (distance moyenne à la cible) est résumée dans le tableau 4.1 (haut). On observe une augmentation de l'erreur constante lorsque des ouvertures sont présentes pour toutes les formes ($F(2, 10) = 15,81,\ p < ,001$), et l'EC est plus importante pour le carré et le chevron, en comparaison de la croix ($F(2, 10) = 6,54,\ p < ,05$). L'interaction entre les deux facteurs $O_3 \times F_3$ est significative ($F(4, 20) = 4,39,\ p < ,05$). Très faiblement marquée pour le carré entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures visibles*, l'erreur constante moyenne augmente de 7,6 et $15,2$ *pixels* pour la croix et le chevron entre les mêmes conditions. En comparaison des ouvertures visibles, la présence d'ouvertures invisibles contribue à augmenter nettement l'erreur constante pour le carré (+17 *pixels*) et la croix ($+15,9$), et on observe une augmentation moins marquée pour le chevron ($+7,9$). Aucune autre interaction n'est significative. Notons qu'entre les conditions extrêmes (*aucune ouverture* et *ouvertures invisibles*), l'erreur constante moyennée sur les trois formes est approximativement multipliée par un facteur 2.

Erreur variable. La variabilité associée aux pointages (Tab. 4.1, bas) présente à quelques nuances près un profil comparable à celui évoqué pour l'erreur constante. On observe une influence du degré de visibilité des ouvertures sur la variabilité spatiale des positions pointées qui se manifeste par une augmentation significative de celle-ci entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures visibles* ($F(2, 10) = 16,24,\ p < ,001$). L'analyse de variance révèle également des différences significatives entre les formes ($F(2, 10) = 10,78,\ p < ,01$), et l'interaction entre les deux facteurs est significative ($F(4, 20) = 5,23,\ p < ,01$). En fait, il s'avère que l'augmentation de l'EV entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures visibles* est plus marquée pour le chevron (+8,5 *pixels*) et peu visible pour le carré (+0,6). En revanche, on observe une augmentation plus marquée entre les conditions *ouvertures visibles* et *ouvertures invisibles* pour le carré et la croix (+8,1 et +8,6, respectivement), et quasi inexistante pour le chevron (+0,6).

EC	aucune	visibles	invisibles	
carré	18,1 (*3,9*)	18,8 (*4,4*)	35,8 (*14,6*)	*24,2*
croix	9,4 (*3,2*)	17,0 (*10,1*)	32,9 (*9,5*)	*19,8*
chevron	16,3 (*4,5*)	31,5 (*7,9*)	39,4 (*11,3*)	*29,1*
	14,6	*22,4*	*36,0*	

EV	aucune	visibles	invisibles	
carré	9,9 (*3,9*)	10,5 (*4,2*)	18,6 (*4,0*)	*13,0*
croix	5,2 (*2,2*)	9,4 (*5,1*)	18,0 ((*6,1*)	*10,9*
chevron	9,4 (*3,3*)	17,9 (*4,6*)	*18,5* ((*4,8*)	*15,3*
	8,2	*12,6*	*18,4*	

TAB. 4.1. – *Expérience 3a. Erreur spatiale moyenne (EC, en haut) et variabilité spatiale moyenne (EV, en bas) en fonction du type de forme (lignes) et du degré de visibilité des ouvertures (colonnes). Les écarts-type correspondant à chaque moyenne sont indiqués entre parenthèses, et les moyennes conditionnelles sont reportées dans la dernière ligne et la dernière colonne de chaque tableau.*

Expérience 3b – Cibles statiques

L'ensemble des données relatives à la précision et à la variabilité spatiale moyenne sont résumées dans le tableau 4.2, pour les deux groupes de sujets (naïf *vs.* non-naïf). Notons qu'en raison de l'absence d'effet du facteur durée de présentation (EC, $F(1, 10) = 1,12,\ p = 0,315$; EV, $F(1, 10) = 2,64,\ p = 0,135$), les données de chacun des groupes ont été moyennées sur les deux temps de présentation et sont indiquées en regard l'une de l'autre dans chaque cellule du tableau (à gauche, les données du groupe non-naïf ; à droite, les données du groupe naïf). Cette distinction est purement illustrative car il y a très peu de différences entre les deux groupes de sujets ; les valeurs observées sur l'ensemble des conditions sont sensiblement comparables, et sont modulées par les facteurs expérimentaux de manière très similaire. Ceci est confirmé par une ANOVA préliminaire qui n'a révélé aucun effet principal du facteur de groupe sur l'EC ($F(1, 10) < 1,\ ns$) et l'EV ($F(1, 10) = 1, 29,\ p = 0, 283$). Le seul effet observé est une interaction $G_2 \times T_2$ significative ($F(1, 10) = 7, 86,\ p < , 05$) pour l'EC indiquant que celle-ci est plus faible pour le groupe de sujets non-naïfs avec la durée la plus brève ($-0, 4$ *pixels*) tandis qu'elle augmente pour l'autre groupe ($+1, 2$). La taille de ces effets ne laisse pas présumer une différence vraiment pertinente entre les deux durées de présentation, d'autant que l'EC augmente en moyenne de $0, 3$ *pixels* sur l'ensemble des conditions lorsque la durée est de 250 *ms* par rapport à la durée de 500 *ms*, et cet effet n'est pas significatif ($F(1, 10) = 1, 12,\ p = 0, 315$).

Erreur constante. Pour l'ensemble des sujets, la précision globale du pointage est, toutes formes confondues, bien meilleure lorsque les stimuli sont pleinement visibles, en comparaison des autres conditions de visibilité des ouvertures (cf. Fig. 4.7 et suivantes), et des cibles dynamiques de l'Expérience 3a. La précision des réponses diminue (i.e. l'EC augmente) lorsque des ouvertures sont présentes, et l'erreur moyenne de pointage est maximale (≈ 20 *pixels*) pour des *ouvertures invisibles* ($F(2, 20) = 51, 18,\ p < , 001$), mais il y a peu de différences entre les conditions *ouvertures visibles* et *ouvertures invisibles* bien que celles-ci soient significatives ($F(1, 10) = 8, 12,\ p < , 05$). Les réponses de pointage sont plus précises avec la croix, par rapport aux deux autres formes, dans la condition *aucune ouverture*, et l'EC est en moyenne deux fois plus élevée pour le chevron. On observe par ailleurs peu de différences entre les conditions *ouvertures visibles* et *ouvertures invisibles* pour le carré et la croix. L'ANOVA indique un effet significatif du facteur F_3 ($F(2, 20) = 8, 48,\ p < , 01$), et il n'y a pas de différences significatives entre le carré et la croix sur l'ensemble des conditions ($F(1, 10) = 0, 05,\ ns$). On observe également une interaction significative entre les deux facteurs $O_3 \times F_3$ ($F(4, 40) = 6, 93,\ p < , 001$) : en fait, l'augmentation de l'EC entre les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures visibles* est plus marquée pour le chevron (+15 *pixels*), et moins marquée pour le carré (+5) en comparaison de la croix (+10), et il y a une légère augmentation de l'EC entre les conditions *ouvertures visibles* et *ouvertures invisibles* pour le chevron (+4) et le carré ($+1, 5$) alors que les performances restent sensiblement identiques avec la croix[4] .

EC	aucune	visibles	invisibles
carré	8,7 (*2,4*) | 8,0 (*2,7*)	13,7 (*3,7*) | 13,1 (*2,5*)	15,4 (*6,2*) | 13,9 (*2,0*)
croix	4,0 (*1,5*) | 4,8 (*1,6*)	16,3 (*13,4*) | 13,9 (*5,2*)	16,5 (*11,7*) | 14,2 (*3,8*)
chevron	10,5 (*5,0*) | 13,1 (*13,0*)	25,8 (*11,6*) | 29,7 (*15,5*)	31,2 (*12,1*) | 32,0 (*15,7*)
EV	aucune	visibles	invisibles
carré	5,2 (*2,3*) | 4,8 (*3,0*)	8,2 (*2,8*) | 6,7 (*1,7*)	8,4 (*3,0*) | 7,0 (*1,7*)
croix	2,6 (*1,4*) | 2,6 (*1,3*)	10,6 (*12,8*) | 5,8 (*1,5*)	11,2 (*11,6*) | 6,1 (*1,5*)
chevron	5,0 (*2,2*) | 4,6 (*2,5*)	14,9 (*8,8*) | 10,7 (*4,0*)	13,3 (*7,2*) | 10,4 (*1,8*)

Tab. 4.2. – *Expérience 3b. Erreur spatiale moyenne (EC, en haut) et variabilité spatiale moyenne (EV, en bas) en fonction du type de forme (lignes) et du degré de visibilité des ouvertures (colonnes). Dans chaque cellule, les valeurs du groupe de sujets ayant préalablement participé à l'Expérience 3a sont indiqués à gauche, et celles du groupe de sujets naïfs à droite. Les écarts-type correspondant à chaque moyenne sont indiqués entre parenthèses.*

Erreur variable. La variabilité spatiale associée aux réponses de pointage suit globalement le même profil que celui décrit pour l'erreur constante, et on note une influence caractérisée du type de forme ($F(2,20) = 3,94,\ p < ,05$) : l'EV est plus importante pour le chevron (+3 *pixels*) par rapport au carré et la croix pour lesquels les différences sont peu marquées et non significatives ($F(1,10) = 0,02,\ ns$). La présence d'ouvertures influence également significativement la variabilité moyenne ($F(2,20) = 16,92,\ p < ,001$), indépendemment du type de forme ($F(4,40) = 2,35,\ p = 0,070$). Il n'y a de différences significatives entre les conditions *ouvertures visibles* et *ouvertures invisibles* ($F(1,10) = 0,01,\ ns$). Dans ces deux conditions, c'est pour le carré que l'on observe la plus faible variabilité ($7,5$ *pixels*), peu différente de celle de la croix (≈ 8 *pixels*) mais nettement inférieure à celle relevée pour le chevron (≈ 12 *pixels*). En l'absence d'ouvertures, on retrouve une variabilité moindre pour la croix ($2,6$ *pixels*), et des performances comparables pour le carré et le chevron (≈ 5 *pixels*).

[4]On notera enfin que la variabilité inter-individuelle des réponses est beaucoup plus importante pour la croix et le chevron dans les conditions *ouvertures visibles* et *ouvertures invisibles*, comme l'indiquent les écarts-types associés aux moyennes par condition. Notons cependant que l'on ne s'écarte pas trop des conditions de sphéricité pour l'analyse de ce type de plan à mesures répétées, et que les effets principaux mentionnés restent significatifs après ajustement des ddl par la méthode de Greenhouse-Geisser ($\hat{\varepsilon}$) ou de Huynh et Feldt ($\tilde{\varepsilon}$), selon le cas : O_3 ($\hat{\varepsilon} = 0,62,\ \tilde{\varepsilon} = 0,74$), F_3 ($\hat{\varepsilon} = 0,78,\ \tilde{\varepsilon} = 0,99$).

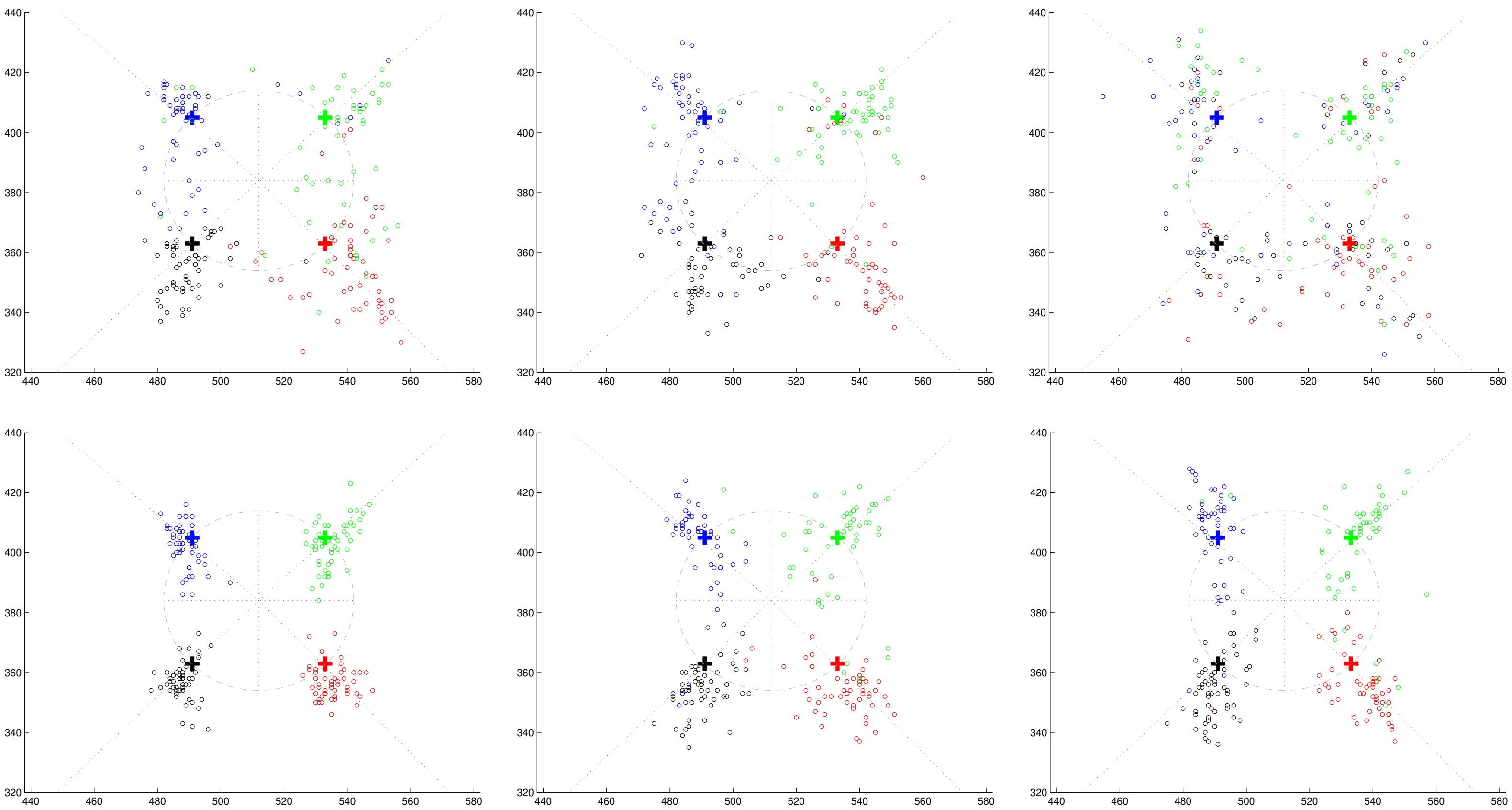


Fig. 4.7. – *Exemple de pointage pour la forme* carré*, dans les conditions* aucune ouverture *(gauche),* ouvertures visibles *(milieu) et* ouvertures invisibles *(droite), dans les expériences 3a (haut) et 3b (bas, groupe non-naïf ayant préalablement participé à l'Expérience 2, pour une durée de présentation de 500 ms).*

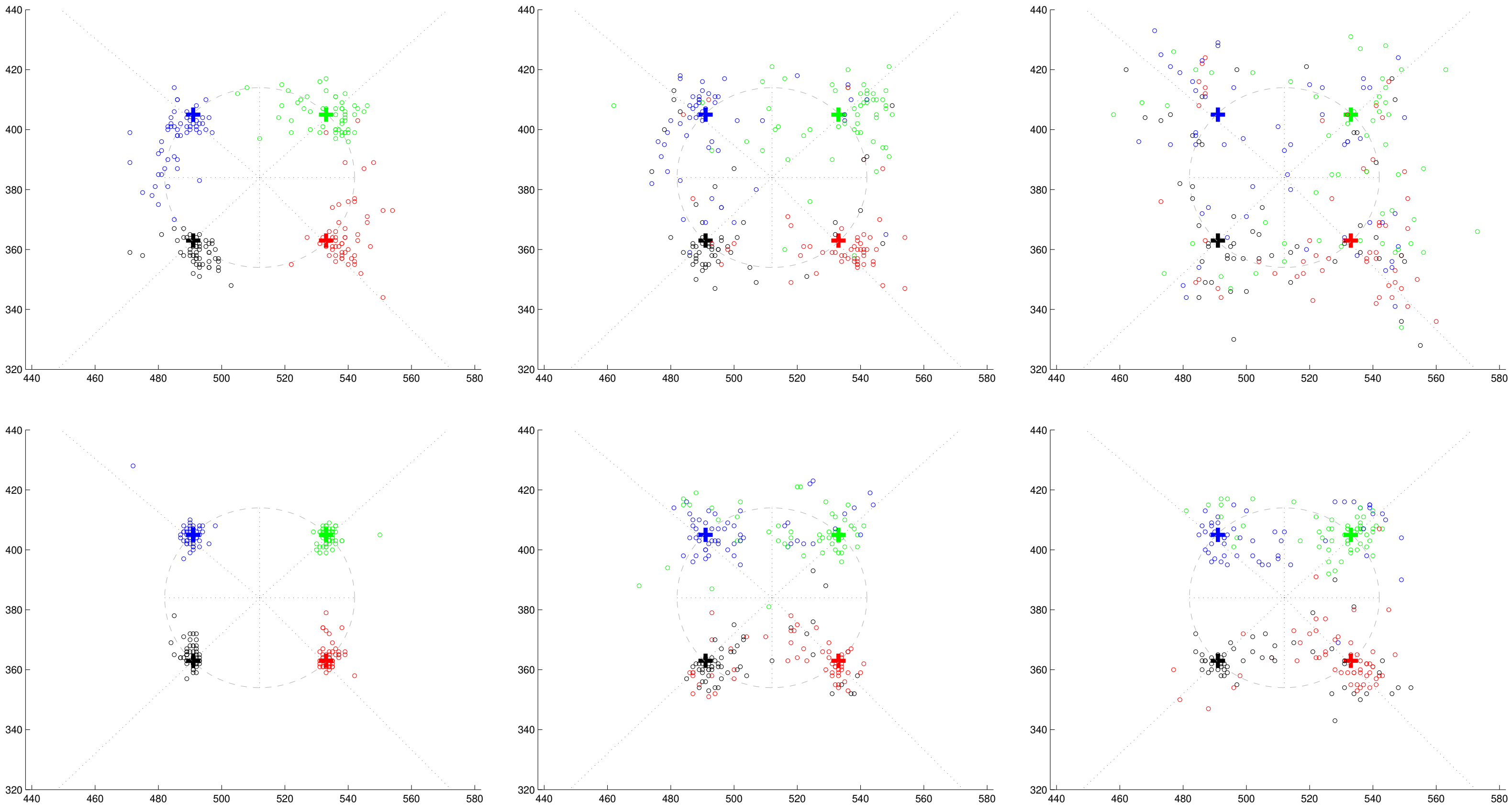


Fig. 4.8. – *Exemple de pointage pour la forme* croix, *dans les conditions* aucune ouverture *(gauche),* ouvertures visibles *(milieu) et* ouvertures invisibles *(droite), dans les expériences 3a (haut) et 3b (bas, groupe non-naïf ayant préalablement participé à l'Expérience 2, pour une durée de présentation de 500 ms).*

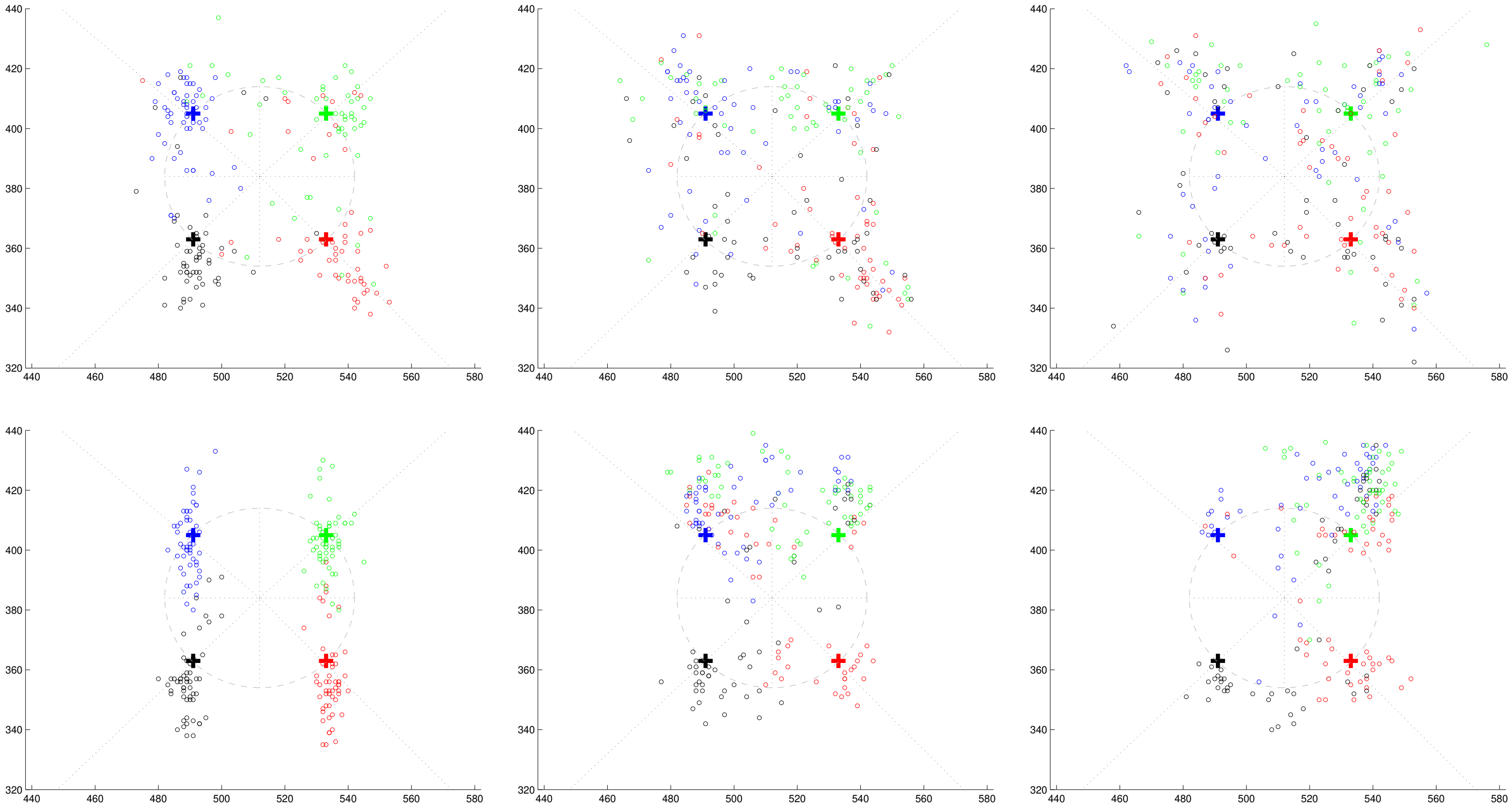


Fig. 4.9. – *Exemple de pointage pour la forme* chevron*, dans les conditions* aucune ouverture *(gauche),* ouvertures visibles *(milieu) et* ouvertures invisibles *(droite), dans les expériences 3a (haut) et 3b (bas, groupe non-naïf ayant préalablement participé à l'Expérience 2, pour une durée de présentation de 500 ms).*

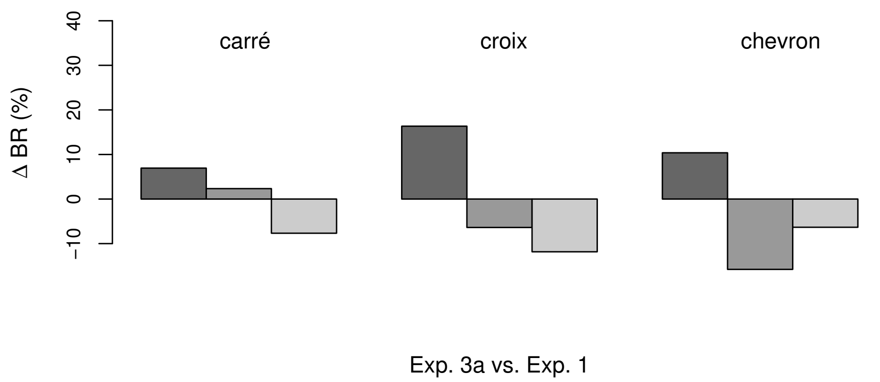
Synthèse des résultats

En résumé, les points essentiels des résultats pour ces deux expériences sont les suivants :

- *effet des ouvertures sur l'EC* : (i) globalement, l'EC est toujours inférieure dans les situations statiques par rapport à la situation dynamique, et ce quelque soit l'expérience préalable des sujets avec les formes en mouvement. D'autre part, (ii) l'effet des ouvertures (visibles ou invisibles) n'est pas le même en situation dynamique et en situation statique ; dans la première situation, on continue d'observer une augmentation de l'EC dans la condition *ouvertures invisibles* en comparaison de la condition *ouvertures visibles*, tandis que dans les situations statiques, cet effet des ouvertures est beaucoup moins marqué.
- *effet des formes sur l'EC* : l'effet des formes reste à peu près comparable entre les deux situations, bien que les différences entre croix et carré soient moins claires dans les situations statiques, notamment en présence d'ouvertures.
- *effet des ouvertures sur l'EV* : on observe des résultats qualitativement similaires à ceux évoqués pour l'EC (cf. 1.).
- *effet des formes sur l'EV* : la différence entre le chevron et les deux autres formes est beaucoup plus importante dans les situations statiques en comparaison de la situation dynamique, lorsque des ouvertures sont présentes (visibles ou invisibles).
- la *durée de présentation* n'influence pas de manière particulière les performances.

4.3.4 Discussion

Comme dans le cas de l'Expérience 2, nous avons également exprimé les réponses de pointage en réponses relatives par rapport aux quadrants pour les comparer avec les jugements de localisation de la session passive de l'Expérience 1. Les résultats sont repris dans la figure 4.10 qui indique les différences entre les pourcentages de réponses correctes exposés précédemment et ceux obtenus dans l'Expérience 1. Une différence positive indique que le % de BR observé dans l'Expérience 3a ou 3b est supérieur à celui observé dans l'Expérience 1. Nous n'avons repris que les données du groupe non-naïf puisqu'il n'y a pas de différences très marquées avec le groupe contrôle. On constate qu'il y a assez peu de différences entre les % de BR dans l'Expérience 1 et dans l'Expérience 3a qui utilisait les mêmes cibles en mouvement (Fig. 4.10, haut) : les performances ont tendance à être supérieures dans la localisation relative (i.e. par quadarant) lorsque les formes sont pleinement visibles (env. +10 %), et peu différentes ou inférieures lorsque des ouvertures sont présentes. En revanche, lorsqu'on compare les % de BR de l'Expérience 1 avec les performances observées sur des cibles statiques (Fig. 4.10, bas), on retrouve le même effet que celui mentionné avec la précision du pointage par rapport aux cibles dynamiques : les performances sont plus nettement supérieures lorsque les cibles sont pleinement visibles (entre 95 et 100 % de BR), et diminuent de façon moins marquée en présence d'ouvertures.



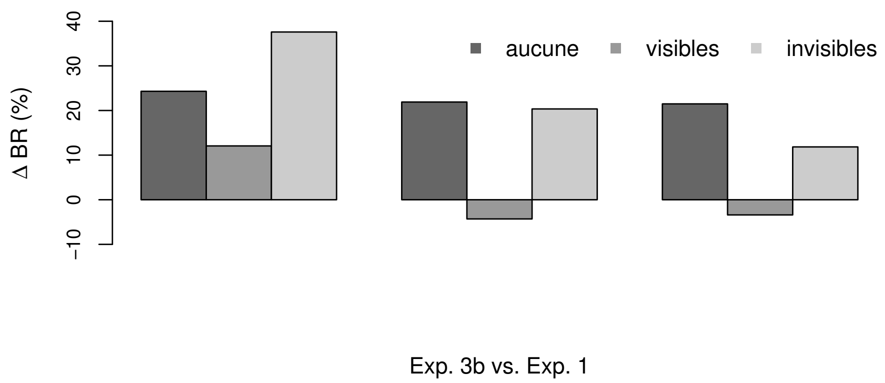


Fig. 4.10. – *Comparaison des précisions de réponses sensorimotrices et perceptives. Les différences entre les % de BR entre les expériences 3a et 1 (haut) et 3b et 1 (bas) sont représentées en fonction des formes (de gauche à droite : carré, croix, chevron) et de la visibilité des ouvertures. Une différence positive indique que les % de BR observés dans l'Expérience 3a ou 3b sont supérieurs à ceux observés dans l'Expérience 1.*

L'ensemble de ces résultats confirment la congruence des réponses perceptives et sensorimotrices dans le cadre de cibles en mouvement, et montrent que les performances sont nettement supérieures avec des cibles statiques. Cette différence de performances avec des cibles dynamiques *vs.* des cibles statiques est susceptible de traduire une meilleure utilisation des informations géométriques lorsque celles-ci ne sont pas associées à des informations de mouvement pour extrapoler le centre invisible des cibles. L'examen de la distribution des réponses de pointage suggère que deux types de biais liées aux informations de mouvement sont potentiellement à l'origine des différences observées : un biais lié à l'anticipation éventuelle de la trajectoire des cibles, et un biais de surestimation de la position finale des cibles par rapport au centre de l'écran. Nous analysons dans la suite de cette discussion ces deux sources de biais, afin d'éclairer les mécanismes responsables du codage de la position de la cible dans ce type de tâche.

Biais directionnels. Pour les cibles dynamiques (Expérience 3a), la qualité de l'interaction visuo-manuelle avec des cibles visuelles est souvent dépendante de la capacité à anticiper le mouvement de la cible, lorsque cela est possible, afin de pouvoir formuler des prédictions concernant sa position spatiale future. Or, certains auteurs ont observé que dans le cas de la perception de certains types de mouvements particuliers (e.g. mouvements biologiques ou cibles mobiles), les sujets fournissent des réponses biaisées par un mécanisme inconscient d'anticipation de la position future de la cible, à partir d'informations dérivées du « centre de masse » de l'objet ('*momentum effect*', e.g. Hubbard & Motes, 2002; Freyd & Finke, 1984). Lorsque le mouvement d'une cible visuelle est parfaitement prédictible, ce qui suppose que celui-ci a été correctement analysé, les sujets pourraient recourir à un principe de prédiction de la trajectoire du stimulus. Cette anticipation de la trajectoire du stimulus devrait influencer l'EC, mais il n'y a pas de raison que l'EV soit affectée, si cette estimation de la position future de la cible n'évolue pas au cours des essais. Nous avons voulu vérifier si ce type de processus pouvait être mis en oeuvre avec nos cibles de cohérence perceptive variable. A priori, on s'attend à ce que seules les cibles pour lesquelles le mouvement est correctement perçu puissent entraîner des biais anticipateurs dans l'estimation de la position finale de leur centre.

Il s'avère à l'examen des données individuelles que l'on observe un biais quasi-systématique des réponses de pointage des sujets dans la direction du mouvement du stimulus pour la croix lorsque celle-ci est pleinement visible. Comme on peut le voir sur la figure 4.11, la distribution des réponses de pointage des 6 sujets est décalée dans le sens du mouvement par rapport à la position de la cible. En comparaison, le carré et le chevron entraînent beaucoup moins de déviation moyenne par rapport à la position la cible, comme on peut le vérifier sur les figures 4.7–4.9, pour le mouvement de la cible dans le sens anti-horaire.

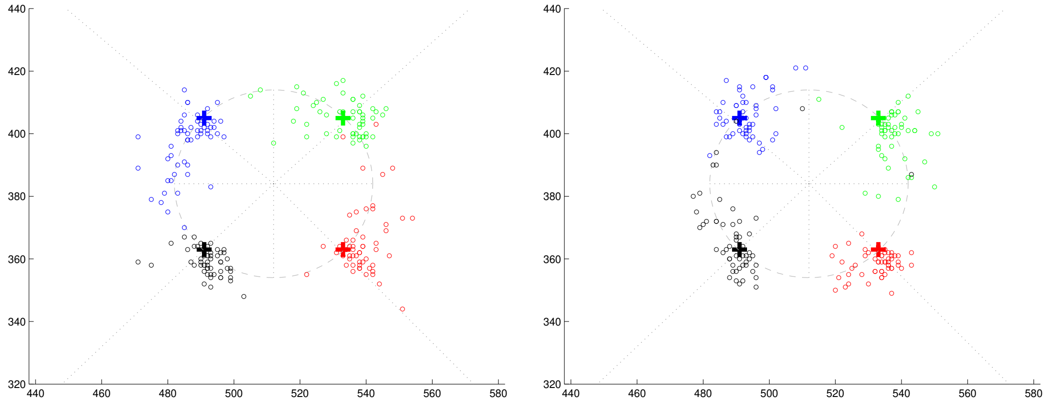


FIG. 4.11. – *Exemple de pointage pour la forme* croix*, dans la condition* aucune ouverture *lorsque le mouvement de la cible est dans le sens horaire (droite) ou anti-horaire (gauche).*

Pour quantifier cette déviation systématique dans la direction du mouvement du stimulus, nous avons calculé la déviation angulaire moyenne (θ_m) entre le centre de gravité des nuages de réponses et les quatre positions de la cible correspondantes, en prenant comme origine de référence le centre de l'écran, pour chaque forme et chaque condition de visibilité des ouvertures[5]. Les résultats sont résumés dans la figure 4.12. Comme on peut le constater, la déviation moyenne est beaucoup plus importante pour la croix lorsque celle-ci est pleinement visible ($\theta_m = 6,5°$), en comparaison des deux autres formes dans les mêmes conditions de visibilité. C'est également pour cette seule forme que l'on observe une diminution marquée de θ_m lorsque des ouvertures sont présentes ($-3,6°$ et $-6,3°$ pour les ouvertures visibles et invisibles, respectivement). Pour les deux autres formes, on ne peut pas dire qu'il y aît vraiment de déviation marquée des réponses de pointage corrélant à la direction du mouvement de ces stimuli, et elle semble en tout cas peu liée à la visibilité des stimuli.

Il peut sembler paradoxal que la déviation angulaire soit plus importante pour la croix qui est le stimulus pour lequel on observe l'EC la plus faible (Tab. 4.1), alors que pour les deux autres formes on observe peu de déviation angulaire et une plus forte erreur spatiale moyenne.

[5]la déviation angulaire est calculée comme une différence angulaire entre deux segments, le centre de l'écran étant pris comme origine des segments. A titre indicatif, pour une distance au centre de l'écran de 30 pixels, 1°de déviation correspond à une distance d'environ 0,5 pixel par rapport à la cible.

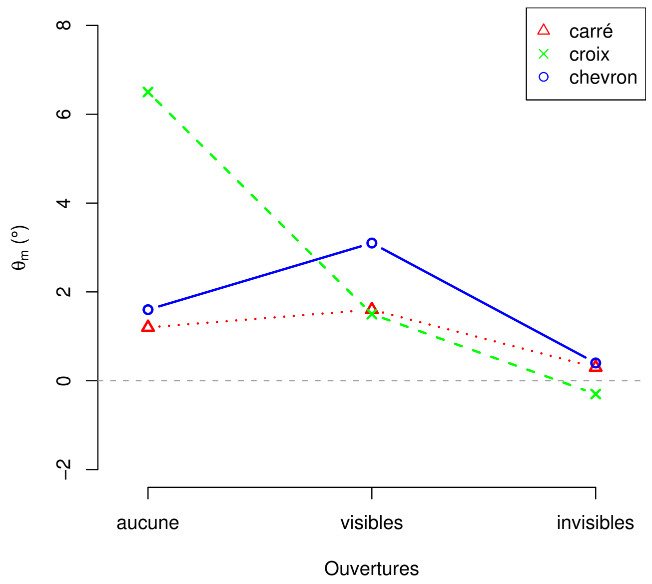


Fig. 4.12. – *Déviation angulaire moyenne (θ_m) en fonction du type de forme et du type d'ouvertures (en abscisses) observée dans l'Expérience 3a. Une déviation positive correspond à une position du centre de gravité du nuage des réponses décalée dans le sens du mouvement (horaire ou anti-horaire) par rapport à la position de la cible.*

Cela s'explique par le fait que nous avons choisi d'utiliser le centre de gravité pour évaluer le décalage angulaire de la distribution des réponses pour chaque condition, alors que l'EC est calculée à partir de la moyenne des distances algébriques entre chaque position de pointage et la cible (cf. § 4.2.4, p. 110). La variabilité spatiale des réponses pour le carré et le chevron, comme on peut le voir dans les figures 4.7 et 4.9 entraînent des erreurs moyennes plus importante, associées à des EV également plus importantes, en comparaison de la croix. D'autre part, dans cette expérience, les durées de mouvement sont variables ($900 - 2100\ ms$), ce qui ne facilite sans doute pas toujours l'anticipation de la position future des cibles et pourrait expliquer que les biais dans la direction du mouvement sont peu prononcés, y compris la croix.

Biais en amplitude. Par ailleurs, pour les cibles statiques (Expérience 3b) et dynamiques (Expérience 3a), comme on peut le constater en regardant l'ensemble des données individuelles reportées dans les figures 4.7–4.9 (haut), une grande proportion des réponses de pointage est plus excentrées que la position de la cible par rapport au centre de l'écran. Le tableau 4.3 reprend ces % de surestimation en amplitude pour chaque condition expérimentale, dans l'Expérience 3a et pour le groupe de sujets non-naïfs de l'Expérience 3b. Ce biais hypermétrique s'observe donc pour des formes dont le mouvement est tout à fait cohérent (pas d'ouvertures) et est moins prononcé pour la croix (64 %) en comparaison du carré (80 %) et du chevron (75 %), même si on peut remarquer que l'amplitude de ce biais ne varie pas beaucoup en fonction de la visibilité des ouvertures. Notons que la surestimation en amplitude de la position de la croix en mouvement apparaît nettement plus dépendante de la cohérence perceptive des cibles que pour les deux autres formes. Ce biais s'observe également pour les formes statiques, mais il de bien moindre amplitude (−24 % en moyenne). On observe toujours une forte dépendance au type d'ouvertures pour la croix, et peu de modulations pour le carré et le chevron lorsque des ouvertures sont présentes.

Exp. 3a	aucune	visibles	invisibles
carré	80 ± 24	80 ± 22	78 ± 25
croix	64 ± 23	68 ± 28	72 ± 28
chevron	75 ± 23	69 ± 32	71 ± 33
Exp. 3b	aucune	visibles	invisibles
carré	49 ± 15	41 ± 29	45 ± 28
croix	36 ± 15	19 ± 10	23 ± 12
chevron	53 ± 15	53 ± 26	54 ± 29

Tab. 4.3. – *Expérience 3a, b. Pourcentages de surestimation en amplitude dans les réponses de pointage en fonction du type de forme (lignes) et du degré de visibilité des ouvertures (colonnes), dans l'Expérience 3a (haut) et 3b (bas). Pour cette dernière, seuls figurent les % de réponses des sujets du groupe non-naïf.*

En conclusion, les meilleures performances observées avec des cibles statiques suggèrent que l'analyse de la position spatiale des cibles est facilitée en l'absence de mouvement préalable de celles-ci, même lorsque le carré et la croix sont présentés derrière des ouvertures invisibles. Ceci suggère que les informations géométriques sont mieux utilisées en l'absence de mouvement et que le mouvement des cibles constitue, même dans des situations tout à fait cohérentes sur le plan perceptif, une source additionnelle de « bruit » dans l'extrapolation de la position finale du centre des stimuli. Cette analyse sélective des indices géométriques semble mise en œuvre de manière relativement indépendante de l'analyse des informations de mouvement, puisque l'on n'observe pas de différences entre les sujets ayant préalablement expérimenté ces mêmes formes en mouvement et les sujets « naïfs ». Dans une dernière expérience, nous cherchons à préciser la dynamique de ces traitements relatifs à la forme géométrique en variant la disponibilité temporelle des informations visuelles.

4.4 Expérience 4 : rôle des contraintes temporelles

4.4.1 Matériel et méthode

L'expérience est en tout point identique à l'Expérience 3b, excepté que cette fois-ci nous utilisons 3 temps de présentation : 250, 135 et 67 ms, et seules les conditions *aucune ouverture* et *ouvertures invisibles* ont été conservées. Tous les facteurs sont présentés dans un ordre pseudo-aléatoire. Six sujets (âge moyen 24,5 ans), tous droitiers et ne possédant aucun déficit visuo-moteur, ont participé à cette expérience.

4.4.2 Plan expérimental et hypothèses opérationnelles

Le plan expérimental considéré pour les analyses statistiques est :

$$S_6 * F_3 * O_2 * T_3$$

Etant donné les résultats observés dans l'expérience précédente (Exp. 3b), nous attendons un effet des mêmes facteurs — type de forme (F_3) et type d'ouvertures (O_2). Si la facilitation observée dans les réponses des sujets avec des cibles statiques relève de processus d'analyse de la configuration géométrique des stimuli facilitant l'extrapolation du centre des stimuli, on s'attend à observer une diminution des performances lorsque l'on réduit la disponibilité de l'information visuelle.

4.4.3 Résultats

Erreur constante

Les résultats moyennés sur les 6 sujets sont résumés dans la figure 4.13 : comme on peut le constater, l'EC est en moyenne plus importante dans la condition *ouvertures invisibles* ($17,2$ pixels), en comparaison de la comparaison *aucune ouverture* ($12,2$), et c'est visiblement valable à toutes les durées bien que pour le chevron on observe un effet inverse pour la plus faible durée.

Hormis pour cette forme, il ne semble pas y avoir de différences sensibles entre les durées, mais l'EC moyenne est légèrement supérieure pour la plus faible durée (250 ms, $13,0$, 135 ms, $13,4$, 67 ms, $17,8$). Une première analyse de variance réalisée sur le plan complet, reprise dans le tableau 4.4, présente un tableau des effets assez complexe en raison des nombreuses interactions entre les facteurs.

	ddl	SC	CM	F	p
Résidus (S_6)	5	2170.46	434.09		
F_3	2	6049.89	3024.94	13.90	0.0013 **
Résidus	10	2176.63	217.66		
T_3	2	521.00	260.50	28.46	0.0001 ***
Résidus	10	91.54	9.15		
0_2	1	661.17	661.17	12.59	0.0164 *
Résidus	5	262.53	52.51		
$F_3 \times T_3$	4	475.34	118.83	11.21	0.0001 ***
Résidus	20	212.04	10.60		
$F_3 \times O_2$	2	88.34	44.17	0.79	0.4800
Résidus	10	558.81	55.88		
$T_3 \times O_2$	2	446.78	223.39	32.61	0.0000 ***
Résidus	10	68.50	6.85		
$F_3 \times T_3 \times O_2$	4	665.90	166.47	15.70	0.0000 ***
Résidus	20	212.09	10.60		

Tab. 4.4. – *Expérience 4. Tableau d'ANOVA sur le plan $S_6 * F_3 * O_2 * T_3$ pour l'erreur constante (EC). (*, $p < ,05$, **, $p < ,01$, ***, $p < ,001$)*

Pour préciser le sens des différences mises en évidence au travers de ces interactions, nous avons décomposé le modèle complet d'ANOVA pour les trois formes, et effectué des ANOVA séparées pour chacune d'elle. Le facteur F_3 n'est en effet pas en interaction avec le facteur O_2, et l'interaction $F_3 \times T_3$ s'explique principalement par le comportement singulier des performances pour le chevron à la durée la plus brève (66 ms). Les résultats sont résumés dans le tableau 4.5. L'effet de la durée de présentation est présent pour toutes les formes, et on notera que pour la durée de présentation la plus élevée (250 ms), les données moyennes pour chaque forme et chaque condition de visibilité des ouvertures sont légèrement supérieures à celles observées dans l'Expérience 3b pour la même durée de présentation. D'autre part, on n'observe pas d'effet principal du type d'ouvertures avec le chevron. Cela est dû au fait que, pour le chevron, l'EC augmente en condition *ouvertures invisibles* pour les durées 250 et 135 ms, mais diminue pour la durée la plus basse, comme l'indique l'interaction significative $T_3 \times O_2$ pour cette forme (F(2,10)=21,77,

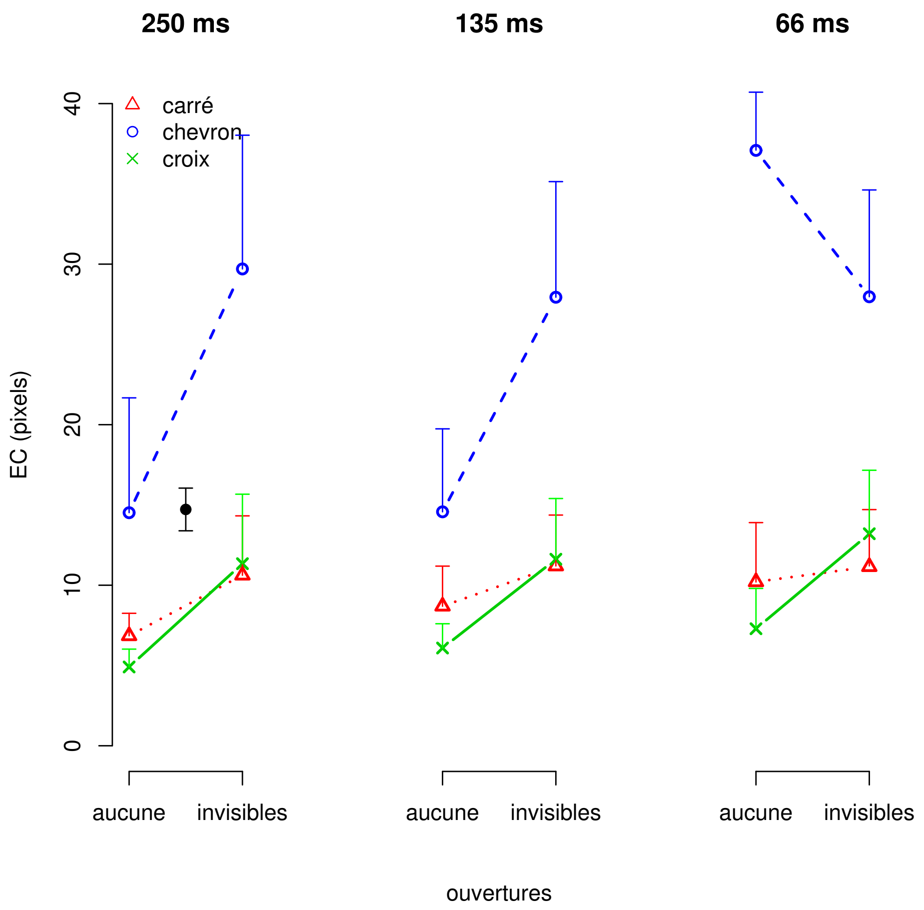


Fig. 4.13. – *Erreur constante (+ 1 écart-type) représentée en fonction du type de forme(symboles) et de la visibilité des ouvertures, pour chacun des temps de présentation (de gauche à droite : 250, 133 et 67 ms). La valeur moyenne (± l'erreur-type de l'interaction $F_3 \times O_2 \times T_3$) est représentée par le disque noir dans le graphique de gauche.*

p<,001). De même, l'augmentation de l'EC entre les deux conditions de visibilité des stimuli ne varie pas selon la durée de présentation pour la croix ($T_3 \times O_2$, $F(2, 10) = 0,37,\ ns$), et cette augmentation de l'EC diminue lorsque la durée de présentation diminue pour le carré ($T_3 \times O_2$, $F(2, 10) = 5,26,\ p < ,05$).

En conclusion, l'effet de la durée de présentation apparaît dépendant du type de stimulus et de son degré de visibilité. Les sujets sont en général moins précis avec des cibles partiellement visibles, mais cette tendance disparaît pour le carré et le chevron pour de faibles durées de présentation. Pour la croix, les performances tendent à se dégrader lorsque la durée de présentation diminue. Notons toutefois que la taille de ces effets liés à la durée de présentation, excepté pour le chevron, est relativement faible.

F_3 (ms)	O_2		T_3	
	F	p	F	p
carré	15,39	*,0112* *	8,41	*,0072* **
croix	21,11	*,0059* **	6,53	*,0153* *
chevron	2,59	,1684	17,61	*,0005* ***

Tab. 4.5. – *Tableau partiel d'analyse de variance concernant les effets du degré de visibilité des ouvertures (facteur O_2) et de la durée de présentation des stimuli (facteur T_3) sur l'EC (pixels) en fonction du type de stimulus. Les seuils de significativité sont reportés en vis-à-vis des valeurs F calculées (ddl : (2,10) pour T_3 et (1,5) pour O_2) :* $* p <, 05$, $** \ p <, 01$, $*** p <, 001$.

Erreur variable

Les résultats concernant la variabilité spatiale moyenne, résumés dans la figure 4.14, montrent également une modulation des performances en fonction des facteurs expérimentaux manipulés. L'EV est en moyenne plus importante ($8,1$ *pixels*) pour le chevron ($F(2,10) = 21,36,\ p < ,001$), indépendemment de la durée de présentation ($F(4,20) = 2,81,\ p = 0,053$) et du type d'ouvertures ($F(2,10) = 3,11,\ p = 0,089$). De même, elle est plus élevée dans la condition *ouvertures invisibles* (7,5 *vs.* $4,58$ *pixels*, $F(1,5) = 11,14,\ p < ,05$), indépendemment des autres facteurs, ainsi que pour la plus faible durée ($6,6$ *pixels*), toutes conditions confondues. Aucune interaction d'ordre 2 ou 3 entre ces facteurs n'est significative. On notera toutefois que pour le chevron, l'EV diminue légèrement entre les conditions 135 *ms* ($8,8$) et 66 *ms* ($8,1$), alors que pour les deux autres formes elle augmente légèrement (carré, 5,2 *vs.* $6,6$ *pixels*, croix, 4,6 *vs.* $5,2$ *pixels*), mais l'interaction $F_3 \times T_3$ n'atteint pas le seuil de significativité ($F(4,20) = 2,81,\ p = 0,053$).

Les sujets ont ainsi tendance à être plus variables (en termes de précision relative) dans leurs réponses de pointage avec des cibles peu cohérentes, ou lorsque la durée de présentation est faible, bien que les effets soient également de faible amplitude.

4.4.4 Discussion

Contrairement à ce que l'on aurait pu penser en diminuant la disponibilité de l'information visuelle, et donc des indices géométriques susceptibles de faciliter l'extrapolation du centre invisible des cibles, on n'observe pas de dégradation très marquée des performances (EC + EV),

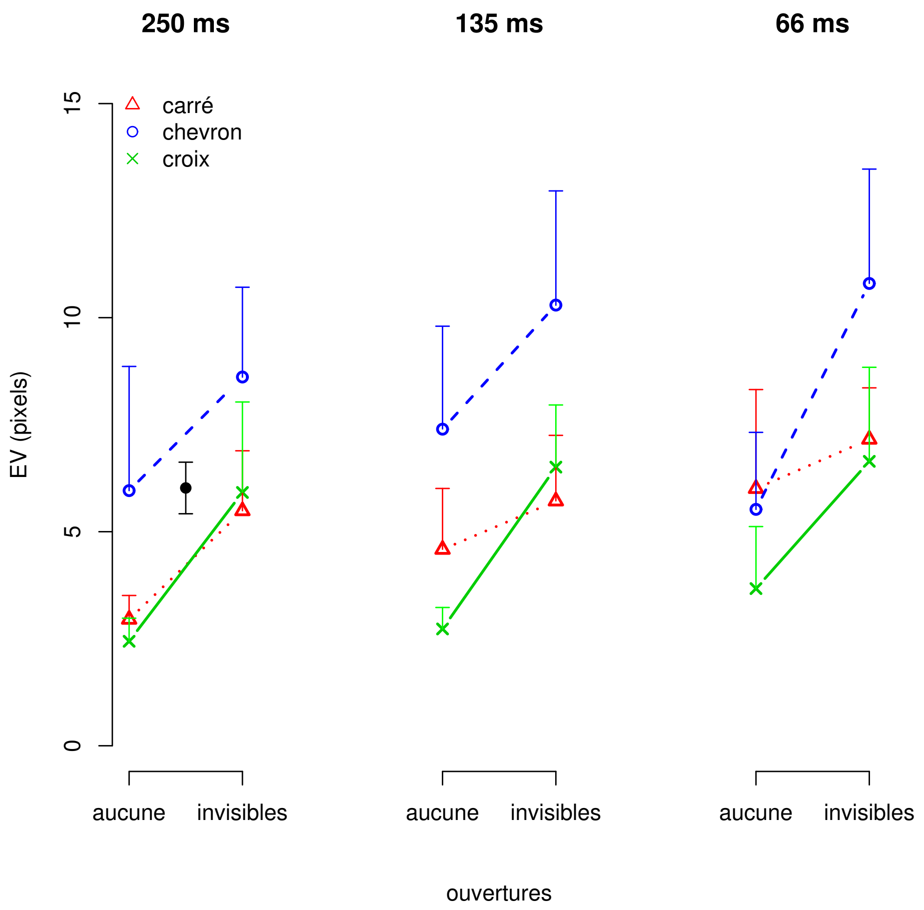


FIG. 4.14. – *Erreur variable (+ 1 écart-type) représentée en fonction du type de forme(symboles) et de la visibilité des ouvertures, pour chacun des temps de présentation (de gauche à droite : 250, 133 et 67 ms). La valeur moyenne (± l'erreur-type de l'interaction $F_3 \times O_2 \times T_3$) est représentée par le disque noir dans le graphique de gauche.*

excepté pour l'EC associée au chevron à la durée la plus brève. Les réponses observées à 250 *ms* sont légèrement supérieures à celles observées dans l'expérience précédente, pour la même durée, mais ces réponses n'évoluent pas de manière très importante (bien que significative) avec la diminution de la durée de présentation des cibles, et on constate cette fois-ci des différences moins marquées entre le carré et la croix. Quelque soit la durée de présentation, la précision du pointage est en moyenne supérieure à celle relevée avec des stimuli en mouvement (cf. Tab. 4.1 et 4.2). Cependant, pour la croix et le carré, les performances restent relativement stables et à peu près comparables à celles observées dans l'Expérience 3b. Or, la précision du pointage de la position du chevron pleinement visible durant 66 *ms* ($37,1$ *pixels*) est bien moins bonne que lorsque celui-ci est visible durant 250 *ms* ($14,5$), mais elle est comparable à celle mesurée lorsqu'il est présenté en mouvement derrière des ouvertures invisibles (39, 4).

Ceci suggère que l'utilisation des informations géométriques pour extrapoler le centre invisible des stimuli dépend tout de même de la disponibilité de l'information visuelle, mais que ces traitements sélectifs de l'information spatiale sont forme-dépendants. Pour des durées de présentation $\geq 135\ ms$, la localisation spatiale du chevron est meilleure lorsque celui-ci est présenté statiquement, en comparaison de la situation dynamique. Pour le carré et la croix, ces traitements peuvent être mis en œuvre même à des durées de présentation de 66 ms.

4.5 Discussion générale

L'ensemble de ces résultats soulignent deux points importants dans le pointage la position de cibles de cohérence perceptive variable. D'une part, on observe dans ces expériences une modulation des performances sensorimotrices en fonction de la cohérence perceptive des stimuli qui est très proche de celle que l'on a observée dans l'Expérience 1 avec des jugements perceptifs réalisés en situation passive (jugements catégoriels de localisation relative). Ces résultats n'apparaissent pas vraiment compatibles avec le postulat d'une dissociation stricte entre les performances perceptives et sensorimotrices, reposant sur l'existance de traitements différents des signaux visuels et/ou amenant à des représentations séparées de l'espace d'action et de la cognition spatiale des objets (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995; Bridgeman et al., 1997b, 2000). D'autre part, en comparaison des résultats observés dans des tâches de discrimination de direction de mouvement (Lorenceau & Alais, 2001), nos expériences utilisant des cibles en mouvement et des cibles statiques suggèrent un effet différentiel des informations de nature géométrique, caractérisant les stimuli d'un point de vue spatial, sur les performances d'analyse de leur mouvement et de leur position.

La covariation observée entre les performances en situation passive et les performances sensorimotrices de pointage pour les cibles en mouvement souligne, comme nous l'avons mentionné dans le chapitre 3 à propos de notre tâche de poursuite, que la cohérence perceptive visuelle affecte autant les réponses purement perceptives, réalisées sans action intentionnelle, que les réponses impliquant une forte composante motrice. Ces observations portant sur des tâches de coordination visuo-manuelle complémentent les travaux de Stone et al. (2000); Stone & Krauzlis (2003), indiquant des biais similaires dans la décision perceptive et dans le comportement oculomoteur, à la fois en termes de performances globales mais également sur la base d'une analyse essai par essai dans une double tâche oculo-visuelle (Stone & Krauzlis, 2003). L'ensemble de ces résultats appuient l'hypothèse que les représentations visuelles utilisées dans le cadre d'une décision perceptive — direction du mouvement ou localisation du centre d'un stimulus partiellement visible — sont accessibles et utilisées par les structures impliquées dans le geste de pointage, ainsi que la poursuite oculaire.

D'un autre côté, l'observation que (i) les sujets sont plus précis lorsque les cibles partiellement visibles sont présentées statiquement et que (ii) ces performances sont meilleures avec un stimulus en forme de croix (indépendemment de la présence d'ouvertures) diffère sensiblement des résultats observés lorsque la tâche consiste à indiquer la direction du mouvement de ces mêmes stimuli (Lorenceau & Alais, 2001). Les tâches que nous avons utilisées portent sur la localisation de ces stimuli sur l'écran, ce qui implique une analyse portant sur la position de ces cibles. Il semble raisonnable d'admettre que, pour réaliser cette tâche, les sujets utilisent préférentiellement des informations géométriques leur permettant d'extrapoler le centre invisible des cibles. Cette hypothèse est confortée par le fait que les performances sont meilleures lorsque les stimuli sont présentés statiquement. L'ajout d'informations de mouvement, dans le cas des cibles dynamiques, pourrait rendre le traitement de la position spatiale plus difficile, même lorsque les stimuli sont pleinement visibles. En effet, plusieurs études ont mis en évidence que le traitement de la position spatiale d'une cible est influencé par des informations contextuelles de mouvement (e.g. Nishida & Johnston, 1999; Whitney & Cavanagh, 2000) et par le mouvement même de la cible (e.g. Snowden, 1998; Bucher & Palmer, 1985). Le fait que les sujets sont plus précis dans la localisation du centre d'un stimulus en forme de croix va également dans ce sens. En effet, pour ce type de stimulus, l'extrapolation du centre est facilitée par la configuration des extrêmités des segments les plus proches du centre de l'écran. Comme on peut le voir dans la figure 4.15 où les trois stimuli sont présentés dans leur configuration « partiellement visible », le centre de la croix est toujours situé dans le prolongement des segments les plus proches. Pour le carré, celui-ci est situé du côté où les segments sont les plus éloignés l'un de l'autre. Pour le chevron les segments sont toujours équidistants et le centre est situé du côté où les deux segments sont le plus décalés verticalement. L'utilisation de tels indices apparaît donc beaucoup plus aisé dans le cas de la croix, d'autant plus que les segments semblent « converger » vers le centre du stimulus. Pour les deux autres formes, dont les segments ne sont pas orientés vers leur centre respectif, l'extrapolation de celui-ci est sans doute plus difficile, et nos résultats indiquent que c'est avec le chevron que les performances sont les plus dégradées, notamment lorsque l'on diminue la disponibilité de l'information visuelle. Cette extrapolation du centre à partir de la distance inter-segments est encore plus difficile lorsque les stimuli sont en mouvement, puisque, dans ce cas, la distance inter-segments durant le mouvement varie beaucoup plus pour le carré que pour la croix, et reste constante pour le chevron.

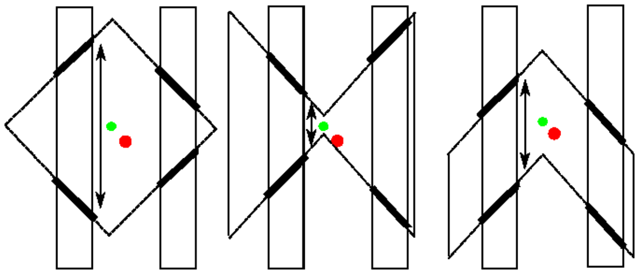


FIG. 4.15. – *Configuration géométrique des stimuli présentés derrière des ouvertures verticales. Les segments visibles sont représentés en trait épais. Leur centre est indiqué par le disque vert, le disque rouge modélisant le centre de l'écran.*

Nos résultats suggèrent ainsi une utilisation préférentielle des attributs de géométriques dans le cadre d'un jugement de localisation spatiale, où le principal attribut de l'objet utile pour réaliser cette tâche est sa position, qui peut être dérivée à partir des informations géométriques portées par le stimulus. Cette influence de la forme géométrique sur le traitement de la position spatiale a déjà été démontrée dans des études portant sur la localisation du *centre* de formes géométriques (Baud-Bovy & Soechting, 2001; Baud-Bovy & Gentaz, 2004). Une de ces études, réalisées chez des enfants de 5 ans et chez des adultes, montre par exemple que le centre perçu d'un triangle rectangle est localisé à mi-chemin entre le centre de gravité et le centre du cercle inscrit (Baud-Bovy & Gentaz, 2004). Les informations additionnelles de mouvement pourraient interférer avec ces processus dynamiques d'extrapolation du centre à partir de l'orientation et de la distance inter-segments des stimuli, en ajoutant une incertitude sur la position perçue (cas de la croix) ou en rendant impossible l'utilisation de tels indices (cas du carré et du chevron). Au contraire, dans une tâche de discrimination de mouvement, les informations pertinentes pour réaliser cette tâche sont plutôt dérivées des informations locales de mouvement des segments, bien que le type da forme aît un effet indéniable sur la capacité des sujets à intégrer correctement ces informations (Lorenceau & Alais, 2001). En d'autres termes, on retrouve des interactions entre le traitement de la forme et du mouvement, mais la finalité de la tâche pourrait implicitement orienter un traitement plus sélectif des informations géométriques lorsque l'on cherche à extrapoler le centre de ce type de « stimuli-ouevrtures ».

Chapitre 5

Effet des informations contextuelles de mouvement dans la coordination oculo-visuo-manuelle

5.1 Objet de l'étude

5.1.1 Considérations théoriques

Nous avons étudié dans les deux chapitres précédents l'effet de la manipulation d'une propriété intrinsèque de la cible de l'action, sa cohérence perceptive, sur les performances perceptives et sensorimotrices. Une autre source importante de stimulation sensorielle impliquée dans les interactions entre perception et action provient des informations contextuelles renseignant sur les différents aspects de l'environnement relatifs à l'action en cours de réalisation. Notons que ces deux approches sont complémentaires, puisqu'elles permettent d'étudier la « co-relation » entre les performances perceptives et sensorimotrices en fonction des informations visuelles pertinentes pour la tâche étudiée (position, mouvement, forme, etc.). Comme l'ont montré López-Moliner et coll., la manipulation de la trajectoire apparente d'une cible visuelle en utilisant des indices contextuels statiques (López-Moliner et al., 2003a) ou en variant les propriétés intrinsèques de la cible (López-Moliner et al., 2003b, taille apparente,) influence de manière significative les performances perceptives et la qualité de la poursuite manuelle.

Une illustration particulièrement saisissante des effets contextuels de mouvement sur la perception est fournie par les paradigmes de mouvement induit. Dans ce contexte, l'interprétation perceptive du mouvement d'une cible est influencée par le mouvement simultané d'un second objet, lié à la cible par des relations spatiales (de proximité par exemple) et de synchronie temporelle. Par exemple, la direction perçue du mouvement d'un objet est affectée par le mouvement de l'« arrière-plan » (ci-après dénommé « mouvement contextuel ») sur lequel il est présenté ; c'est le cas notamment dans les différentes variantes de l'illusion de Duncker (Duncker, 1929, 1938). Une cible visuelle se déplaçant verticalement, en même temps qu'un cadre disposé autour et qui est animé d'un mouvement horizontal, apparaît se déplacer selon une trajectoire oblique, correspondant à la résultante vectorielle des vecteurs de vitesse respectifs des deux objets : la composante horizontale (perçue) de la cible est opposée à la direction du mouvement du cadre (Fig. 5.1).

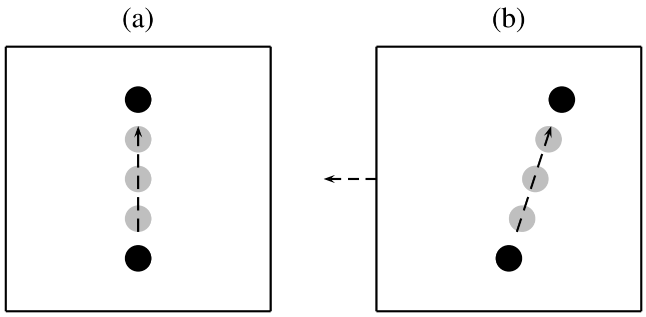


Fig. 5.1. – *Illusion de Duncker. Lorsque le cadre est immobile, le mouvement perçu d'une cible se déplaçant verticalement correspond au mouvement réel (a), tandis que lorsque le cadre est animé d'un mouvement de translation horizontale, le mouvement perçu est biaisé selon une direction oblique (b), résultante vectorielle de la soustraction des deux vecteurs de vitesse.*

Dans leur expérience de mouvement induit stroboscopique, Bridgeman et al. (1981) ont montré que le pointage de la cible n'est pas affecté par le mouvement illusoire perçu de celle-ci. Selon eux, la position spatiale de la cible est représentée correctement par le système sensorimoteur, et seul le système cognitif est influencé par les informations contextuelles. Dans une autre tâche, ces auteurs ont demandé à leurs sujets d'ajuster le déplacement réel de la cible, pendant que le cadre inducteur se déplace en phase, jusqu'à ce que celle-ci soit perçue comme stationnaire. De la sorte, ils annulent l'effet perceptif, et le système cognitif repose sur une information visuelle stable. En demandant à nouveau aux sujets de pointer la direction de la cible, ils ont montré que cette fois les réponses manuelles étaient biaisées, suggérant que la position spatiale de la cible est toujours représentée correctement dans le système sensorimoteur. Cet effet de double dissociation est intéressant, mais d'autres travaux ont également mis en évidence un effet de la présence d'informations contextuelles de mouvement sur le comportement de poursuite manuelle (e.g. Bacon et al., 1982; Masson et al., 1995; Smeets & Brenner, 1995) et oculaire (e.g. Masson et al., 1995; Zivotofsky et al., 1995) ainsi que sur la précision du pointage manuel (e.g. Saijo, Murakami, Nishida & Gomi, 2005; Soechting et al., 2001). Cependant, dans ces études, on ne dispose pas d'une quantification de l'effet de ces informations contextuelles en situation de vision passive.

Notons par ailleurs que ce type de configurations illusoires affecte différemment les mouvements saccadiques de l'oeil et les mouvements oculaires de poursuite, bien que ces systèmes fonctionnent en étroite interaction. Zivotofsky et al. (1995) ont en effet montré que lors de la poursuite d'une cible visuelle présentée sur un arrière-plan se déplaçant selon un mouvement orthogonal à celle-ci, les saccades anticipatrices et les mouvements de poursuite de la tête sont biaisés par le percept illusoire de mouvement, alors que les mouvements de poursuite oculaire ne présentent pas de tels biais et suivent correctement le mouvement physique de la cible (cf. également Collewijn & Tamminga, 1984). Ce type de configuration entraîne également des erreurs spatiales plus importantes (4° contre 1.1°) lors de saccades vers des cibles périphériques mémorisées, en comparaison d'une situation où l'arrière-plan sur lequel elles sont présentées reste statique (Zivotofsky et al., 1996; Zivotofsky, White, Das & Leigh, 1998). Ces auteurs favorisent une interprétation selon laquelle la configuration illusoire perturbe à la fois la représentation interne de la composante horizontale du mouvement de la cible (dans le cas d'un mouvement vertical), ainsi que la mémoire de travail visuelle. Ils rendent compte des différences observées entre les mouvements saccadiques et les mouvements de poursuite en postulant une distinction sur leurs modes de contrôle (discret vs. continu, respectivement), qui seraient associés à une ségrégation des voies anatomiques sous-tendant ces processus (champ oculomoteur frontal *vs.* aire MST, respectivement). Quant aux mouvements de poursuite avec la tête, ils impliqueraient un mécanisme de prédiction utilisant le percept illusoire du mouvement de la cible, dans lequel la participation des signaux extra-rétiniens pourrait être beaucoup plus importante.

Ces résultats mettent en évidence un effet différentiel du percept illusoire sur les mouvements de poursuite oculaire et les saccades, mais la nature des attributs visuels traités — position spatiale vs. mouvement perçu — demeure hypothétique. Selon Collewijn & Tamminga (1986), en ce qui concerne le comportement de poursuite oculaire, les mouvements sont guidés par la position rétinienne plutôt que par le mouvement perçu, que le mouvement illusoire de la cible soit horizontal ou bi-dimensionnel (diagonal). Or les travaux de Stone et al. (2000), lors de poursuite oculaire de cibles partiellement masquées, semblent au contraire indiquer que le système de poursuite oculaire utilise le mouvement global perçu, résultant de l'intégration des signaux locaux de mouvement. Cette différence pourrait s'expliquer par le fait qu'avec les stimuli partiellement masqués utilisés par ces auteurs, l'identification de la position de la cible nécessite que le mouvement global de l'objet soit perçu. Il semble donc logique que les mouvements de poursuite soient affectés par le mouvement perçu. Au contraire, dans les configurations de mouvement induit de type Duncker, l'erreur rétinienne est tout à fait à même de permettre un suivi actif de la cible, bien que celle-ci puisse être contaminée par un réflexe optocinétique.

Plus récemment, Soechting et al. (2001) ont montré que les mouvements de pointage manuel, dans une tâche d'interception de cibles, sont également biaisés par ce type de mouvement contextuel. La tâche d'interception proposée aux sujets consistait à indiquer du doigt la position où devait réapparaître un spot lumineux décrivant une trajectoire oblique, dont la trajectoire était initialement visible, puis masquée derrière une ouverture contenant un ensemble de points aléatoires se déplaçant horizontalement de manière cohérente. Leurs résultats ont mis en évidence que les mouvements de pointage sont biaisés par le mouvement contextuel des points constituant la texture d'occlusion. Les biais présentent une plus grande variabilité en termes de temps d'interception ($ety = 22,5\ ms$, $[16,5 - 39,1]$) que d'erreur de position spatiale ($ety = 2,51\ pixels$, $[1,36 - 3,78]$). Ces auteurs ont également montré que les mouvements manuels sont accompagnés de saccades anticipatrices, débutant avant la réapparition de la cible et qui sont clairement influencées par le mouvement contextuel, ce qui confirme les observations de Zivotofsky et al. (1996). Celles-ci présentent un biais directionnel opposé à la direction du mouvement de la texture d'occlusion, mais on observe également une réponse oculaire de poursuite pendant la phase d'occlusion, biaisée dans une direction opposée à celle des mouvements saccadiques. En somme, lorsque la texture de points se déplace vers la gauche, on observe des saccades déviées vers la droite, mais celles-ci sont combinées à une une dérive horizontale vers la gauche.

Une analyse fine des trajectoires des mouvements de poursuite oculaire révèle en fait que les mouvements de poursuite ne sont pas biaisés dans la phase initiale de la poursuite, mais sont graduellement combinés avec la réponse de suivi oculaire dans la direction du mouvement de la texture de points. L'influence du mouvement contextuel sur le comportement de poursuite oculaire s'observe également au niveau de la chute du gain en vitesse (jusqu'à 50 %) pendant la phase d'occlusion.

En résumé, ces résultats montrent que l'illusion de Duncker influence également les mouvements manuels de pointage de cibles mémorisées, et que ces mouvements manuels sont associés à des saccades anticipatrices biaisées par le mouvement contextuel. Les réponses oculaires observées dans ce type de configuration (combinaison de saccades + poursuite) pourraient en fait résulter de deux sources d'influence : l'une liée à la sélection de la cible, l'autre aux interactions entre informations locales de mouvement (Stone et al., 2000). Celles-ci seraient également susceptibles de rendre compte des différences observées entre les études portant sur des réponses manuelles. En effet, dans la tâche de Bridgeman et coll., la cible se déplace sur un fond homogène « à l'intérieur » du stimulus inducteur (le cadre), tandis que dans les tâches de poursuite manuelle (Masson et al., 1995; Smeets & Brenner, 1995; Saijo et al., 2005; Soechting et al., 2001), le stimulus inducteur est un arrière-plan dynamique sur lequel est présentée la cible. Ces différentes configurations expérimentales pourraient être à l'origine d'une utilisation différente des signaux rétiniens et extra-rétiniens dans le contrôle du geste manuel.

5.1.2 Problématique et hypothèses générales

Dans certaines conditions, l'oeil semble « guider » la main, en fournissant un signal de position biaisé par le mouvement illusoire (Soechting et al., 2001). D'autres travaux ont également montré que la réalisation concomittante de gestes coordonnés ou congruents avec le mouvement de poursuite oculaire améliore les performances, à la fois en termes de gain spatial et de latence, en comparaison d'une condition de poursuite oculaire simple (Miall et al., 2001; Gauthier et al., 1988; Bacon et al., 1982). Ces résultats soulignent l'étroit couplage entre les mécanismes de contrôle des mouvements de la main et des yeux, que nous avions discuté dans le chapitre 2. Dans ce contexte, on peut se demander en particulier si le système oculomoteur et le système manuel ont accès à la même information visuelle que celle utilisée lors d'une simple estimation du mouvement perçu. Nos données portant sur la poursuite (Exp. 1) et le pointage manuel (Exp. 2–4) suggèrent que c'est bien le cas, mais les représentations visuelles sous-tendant ces comportements portaient sur les attributs portés par un même objet visuel. Il apparaît donc intéressant de caractériser conjointement les performances perceptives et sensorimotrices des sujets lorsque les informations de mouvement émanent de sources différentes.

Nous nous proposons dans ces expériences d'étudier l'effet des interactions entre le traitement des informations de mouvement intrinsèques et extrinsèques à la cible sur les réponses perceptives et oculo-manuelles. L'observation d'une co-variation entre ces deux types de réponse indiquerait que le système assurant le maintien de la poursuite oculaire et manuelle accède également à une représentation de l'environnement d'interaction intégrant ces deux sources d'informations de mouvement. Dans les deux expériences suivantes, nous étudions l'influence de ces informations contextuelles en utilisant deux types de stimulus inducteur :

– un cadre simple, identique à ceux utilisés classiquement, mais se déplaçant de manière continue, en phase avec le déplacement de la cible (Expérience 5) ;
– un cadre virtuel, défini par une surface de points disposés aléatoirement, et dont les mouvements relatifs peuvent être manipulés indépendemment (Expérience 6) ; ce type de cadre virtuel permet de varier la saillance perceptive des informations contextuelles et de préciser la nature des interactions entre ces informations de mouvement intrinsèques et extrinsèques à la cible.

5.2 Expérience 5 : couplage visuo-manuel dans une illusion de mouvement induit

5.2.1 Matériel et méthode

Sujets

Huit sujets naïfs (âge moyen 28,5 ans), tous droitiers et ne possédant aucun déficit visuel ou moteur, ont participé à cette expérience décomposée en deux sous-expériences (Exp. 5a, $n = 5$, Exp. 5b, $n = 3$). L'ensemble des sujets, excepté l'auteur, étaient naïfs quant aux objectifs de l'expérience.

Matériel expérimental

Description des stimuli. L'écran est situé à 57 cm de la tête des observateurs (à cette distance, 1 $pixel = 0,035\ dva$). La luminance moyenne de l'écran est constante et approximativement égale à 40 cd/m^2.

Les stimuli utilisés sont des figures géométriques élémentaires : un disque, de rayon 50 *pixels* et de couleur blanche, est présenté en mouvement rectilinéaire sinusoïdal[1] selon les deux axes cardinaux (horizontal et vertical), en même temps qu'un carré, de côté 300 *pixels* et de même couleur, se déplaçant dans une direction perpendiculaire, selon un mouvement de caractéristique identique (même amplitude, même fréquence). En manipulant le sens initial du mouvement de ces deux objets, on obtient un ensemble de 4 types de mouvement (2 axes × 2 directions) pour l'ensemble des stimuli. Par exemple, pour une trajectoire horizontale de la cible, celle-ci peut se déplacer (i) initialement vers le haut tandis que le cadre se déplace vers la gauche, ou (ii) la cible se déplace initialement vers le haut et le cadre vers la droite. Leurs mouvements sont toujours synchrones, seul le sens du mouvement est manipulé. L'amplitude des trajectoires est de 100 *pixels*, et la fréquence d'oscillation est de 1 *Hz*.

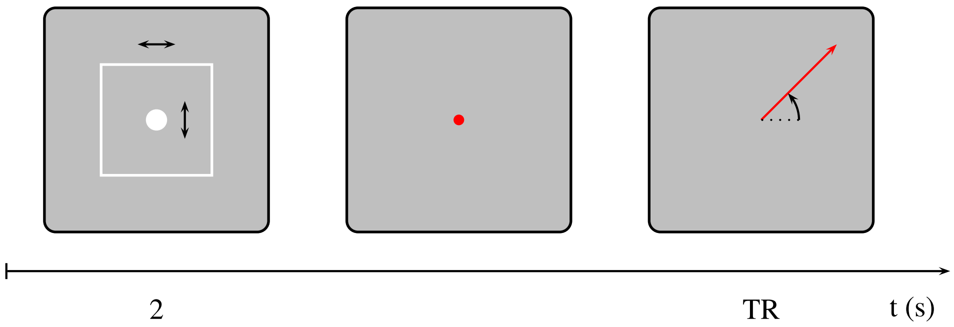


FIG. 5.2. – *Illustration du déroulement d'un essai dans l'expérience 5a. On présente au sujet les deux stimuli en mouvement, la tâche consistant à évaluer la direction du mouvement du disque à la fin de l'essai, dès l'extinction des stimuli. Le sujet donne sa réponse en ajustant un vecteur rotatif.*

Dispositif de réponse. L'interface de saisie manuelle est un stylet de tablette graphique, identique à celui utilisé dans les expériences précédentes de pointage. Celui-ci est tenu par la main

[1] Selon Zivotofsky et al. (1995), les mouvements de type sinusoïdaux induisent des effets d'illusion plus nets que les mouvements « en rampe ».

dominante, le coude étant libre de tout mouvement. La même interface est utilisée pour indiquer les réponses de direction perçue et pour la tâche de poursuite du stimulus. Dans ce dernier cas, la position du stylet sur la tablette est enregistrée durant tout le mouvement, avec une fréquence d'échantillonnage de 100 *Hz*, et les coordonnées horizontale et verticale sont stockées dans un fichier pour les analyses subséquentes.

5.2.2 Procédure

Expérience 5a : Tâche pilote

Dans cette expérience, on s'intéresse à l'effet du stimulus illusoire sur les jugements perceptifs de direction du mouvement. Ces expériences doivent nous permettre de valider le matériel expérimental pour l'étude du couplage visuo-manuel dans ce type de configuration de mouvement induit. La cible et le cadre en mouvement sont présentés pendant une durée de 2 *s*. A la fin du mouvement, l'écran redevient gris et le sujet est invité à donner sa réponse en ajustant un pointeur rotatif au moyen du stylet. L'essai suivant débute dès que le sujet a validé sa réponse en appuyant sur l'un des boutons du stylet (Fig. 5.2). En plus des 4 conditions expérimentales décrites au § 5.2.1, il y a 4 conditions additionnelles dans lesquelles le mouvement de la cible est oblique (45 et 135°, avec 2 directions de mouvement). Ces conditions sont dénommées par la suite *a*, *b*, *c* et *d*, et les conditions avec mouvement horizontal ou vertical de la cible, *e*, *f*, *g* et *h* (Fig. 5.3).

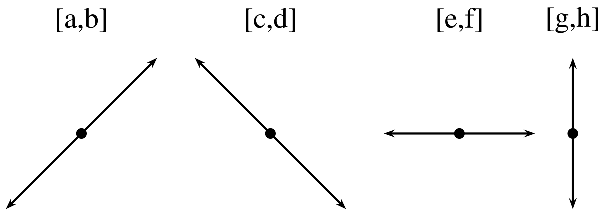


Fig. 5.3. – *Conditions expérimentales de l'Expérience 5a. Pour chaque direction de mouvement de la cible, on distingue deux conditions (e.g. a et b) selon la relation de phase entre le mouvement de la cible et celui du cadre*[†].
[†] *Les conditions e–h sont reprises dans l'Expérience 5b, et y sont dénommées a–d.*

Il y a 128 essais au total (16 essais × 8 conditions), et la durée totale de l'expérience n'excède pas 45 *min*.

Expérience 5b : Sessions passive vs. active

Cette expérience a pour but d'étudier l'influence de ce type d'informations contextuelles de mouvement sur les performances de poursuite manuelle de la cible, et sur les réponses perceptives portant sur la direction perçue, recueillies simultanément.

Phase de familiarisation. Afin de s'assurer que les sujets sont capables de manipuler le stylet graphique sans gêne, et d'effectuer des mouvements précis en termes de direction spatiale, chaque sujet est familiarisé avec l'emploi de cette interface, au moyen d'une tâche de tracé de segments (disposés selon une configuration en étoile) avec ou sans retour visuel de position (20 essais pour chacune des 8 directions proposées). Un examen qualitatif des mouvements produits indique que les sujets réussissent correctement cette tâche, à la fois en termes d'amplitude et d'orientation, éventuellement après quelques essais peu précis.

Phase expérimentale. L'expérience se compose de 2 blocs expérimentaux :

– une session passive (PASS), dans laquelle le sujet regarde simplement le stimulus en mouvement, comme dans l'expérience 5a ;
– une session active de poursuite (TRAC), dans laquelle le sujet doit poursuivre la cible à l'aide du stylet, sans retour visuel de position à l'écran, ni de la main active.

La durée de chaque essai est de 4 s. Dans les deux sessions, le sujet indique à la fin de l'essai la direction perçue, au moyen du pointeur rotatif piloté par le stylet et valide sa réponse en appuyant sur l'une des touches de ce dernier. Les réponses sont bornées sur l'intervalle [0°-180°].

L'expérience comporte 160 essais au total (20 essais $\times$ 4 conditions $\times$ 2 blocs), et la durée de l'expérience est approximativement de 1 h, pauses inter-blocs comprises.

5.2.3 Plan expérimental et hypothèses opérationnelles

La variable dépendante retenue pour les analyses est le biais directionnel absolu. Celui-ci correspond à la moyenne des écarts (en valeur absolue) entre les réponses des sujets (directions perçues) et la direction physique de la cible. Celle-ci résume l'ampleur du biais indépendamment de son sens. A cette mesure peut être associée une autre mesure d'erreur, le biais absolu relatif, qui est la moyenne des écarts signés entre ces deux directions, et qui indique si le biais correspond bien au sens attendu. Remarquons que ces deux mesures sont identiques si les biais sont tous ≥ 0 ou ≤ 0. Le plan expérimental considéré pour les analyses statistiques est un plan factoriel avec un seul facteur intra (type de condition expérimentale, *a–h* ou *a–d* pour les expériences 5a et 5b, respectivement).

Dans l'*Expérience 5a*, nous ne devrions pas observer de différences entre les conditions contrôle *a–d*, qui entraînent peu de biais perceptifs, mais les biais directionnels dans les conditions expérimentales *e–h* devraient être supérieurs à ceux observés dans les conditions contrôle, s'il y a un effet des informations contextuelles de mouvement. On s'attend ainsi à ce que la direction perçue de la cible résulte d'une combinaison des vecteurs vitesse de la cible et du cadre. Par exemple, pour la condition *e*, la cible se déplaçe horizontalement (pas de composante verticale de mouvement) et le cadre verticalement ; la relation de phase entre ces deux mouvements est telle que, initialement, la cible se déplace vers la gauche et le cadre vers le haut. L'effet du mouvement induit devrait se traduire par la perception illusoire d'une composante verticale de mouvement de la cible, entraînant un percept de mouvement oblique (compris entre 90°et 180°).

Pour l'*Expérience 5b*, s'il y a un effet des informations contextuelles de mouvement, on devrait retrouver des effets d'amplitude comparables à ceux de l'Expérience 5a (conditions expérimentales) dans la session passive. Dans la session de poursuite manuelle, si le système de poursuite manuelle n'est pas affecté par ces mêmes informations contextuelles de mouvement, alors les trajectoires manuelles ne devraient pas beaucoup différer de la trajectoire physique des stimuli. En revanche, si le système moteur a accès aux mêmes informations que celles utilisées par le système perceptif, alors on devrait observer des biais directionnels au niveau de la trajectoire manuelle co-variant avec les biais perceptifs.

5.2.4 Résultats

Expérience 5a

Les résultats pour l'ensemble des 5 sujets sont présentés dans la figure 5.4 (en haut, conditions contrôle *a–d*, en bas, conditions expérimentales, *e–h*), sous forme d'histogrammes circulaires (intervalle de classe = 36°) indiquant la distribution des réponses de direction perçue en fonction des conditions expérimentales. Par souci de lisibilité, les conditions *a* et *c* ont été représentées sur le même histogramme, ainsi que les conditions *b* et *d*. Les conditions expérimentales concernent en revanche les données pour une même direction de mouvement de la cible (*e* et *f*, mouvement vertical ; *g* et *h*, mouvement horizontal). Pour chacune des conditions *a*–*h*, la direction de la cible est modélisée dans la partie basse de l'histogramme par une flèche de la même couleur que les données correspondantes. La moyenne des réponses pour chaque condition est indiquée par le vecteur de couleur correspondant.

Malgré l'apparente asymétrie de certaines des distributions observées, notamment pour les conditions expérimentales, il y a peu d'écart entre les moyennes et les médianes et les coefficients d'asymétrie estimés sont tous ≤ 1 (en valeur absolue) : on peut donc considérer que la moyenne reste un indicateur de tendance centrale fidèle. Ceci s'applique également aux biais relatifs. Les biais observés sont résumés dans le tableau 5.1, et les biais moyens sont représentés avec les profils individuels dans la figure 5.5, pour chaque condition. Les médianes figurent également dans le tableau, pour comparaison avec les résultats de l'Expérience 5b (p. 159). Pour chacune des conditions, nous avons indiqué la direction physique de la cible. Notons que pour les cibles ayant une trajectoire horizontale, nous attendons un biais au niveau de la direction perçue du mouvement par les sujets. Or, en raison de la relation de phase introduite entre le mouvement du cadre et celui de la cible, la direction de ce biais oblique peut être comprise entre 90 et 180° (condition *e*), ou entre 0 et 90° (condition *f*). Pour cette raison, nous avons considéré les directions 180 et 0° comme directions de référence pour ces deux conditions, respectivement. Pour l'analyse statistique des données, les conditions *a*–*d* et *e*–*h* ont été considérées séparemment.

Comme on peut le constater, il y a très peu de biais directionnels lorsque la direction de la cible est oblique (conditions contrôle à 45° ou 135°, Fig. 5.4, haut), et le sens initial du mouvement de la cible et du cadre ne modifie pas sensiblement les résultats (cond. *a vs. b* et *c vs. d*). Comme l'indique le tableau 5.1, la direction perçue moyenne des sujets est de 42,1° ± 8,8 lorsque la cible se déplace selon une trajectoire orientée à 45° (*a* et *b*), et elle est de 137,1° ± 6,9 lorsque la trajectoire de la cible est orientée à 135° (*c* et *d*). Notons également que la variabilité associée aux biais absolus est assez élevée, en particulier dans la condition *b*. L'examen des données individuelles (Fig. 5.5) indique que celle-ci peut être attribuée en particulier à un sujet

	a 45°	**b** 45°	**c** 135°	**d** 135°
moy	41,1	43,1	136,8	137,3
ety	4,8	11,6	7,3	6,3
med	42,0	42,5	136,0	136,0
biais	$-3,9 \pm 2,2$	$-1,9 \pm 5,1$	$1,8 \pm 3,3$	$2,3 \pm 2,8$
| biais |	$4,9 \pm 1,8$	$5,1 \pm 4,6$	$5,2 \pm 2,5$	$4,4 \pm 2,3$
	e 180°	**f** 0°	**g** 90°	**h** 90°
moy	156,2	24,5	121,2	57,8
ety	18,5	21,2	15,2	17,7
med	161,5	17,5	117,5	57
biais	$-23,8 \pm 8,3$	$24,5 \pm 9,6$	$31,2 \pm 7,0$	$-32,2 \pm 7,8$
| biais |	$23,8 \pm 8,3$	$24,5 \pm 9,6$	$32,1 \pm 6,1$	$35,0 \pm 4,8$

Tab. 5.1. – *Les réponses moyennes (avec écart-type) et les médianes observées (med) dans chacune des conditions a–h sont indiquées, ainsi que les biais relatifs (avec erreur-type) et absolus correspondants (| biais |). Les valeurs reportées sous les conditions correspondent aux directions attendues en l'absence de biais perceptif. (Explication dans le texte)*

(ML), qui contribue en moyenne à 32 % de la variance[2].

Une analyse de variance restreinte sur les conditions *a–d* indique qu'il n'y a pas de différences du point de vue des biais absolus entre ces conditions ($F(3, 12) = 0,63,\ p = 0,057$). Les sujets présentent en moyenne un biais de $4,9 \pm 2,9°$ qui peut être considéré comme non nul ($t(4) = 3,95,\ p < ,01$, unilatéral), mais ce biais est le même quelle que soit la direction du mouvement de la cible (45° ou 135°) et du cadre par rapport à celle-ci[3].

Dans les conditions expérimentales, on observe une déviation systématique de la direction perçue par rapport à la direction physique du stimulus. Lorsque la trajectoire de la cible est horizontale, la direction perçue moyenne est de 156,2 et 24,5° dans les conditions *e* et *f*, respectivement. Indépendemment du sens initial de mouvement de la cible et du cadre, le biais directionnel absolu moyen est ainsi de 24,1°. De même, lorsque la trajectoire de la cible est verticale, la direction perçue moyenne est de 121,2 et 57,8° (conditions *g* et *h*, respectivement), ce qui donne un biais directionnel absolu moyen de 33,6°. Une ANOVA sur les biais absolus met

[2]De plus, la variabilité importante associée à la moyenne des réponses dans la condition s'explique par un point aberrant, résultant probablement d'une erreur non-intentionnelle lors de la réponse d'un sujet.

[3]Comme les réponses se distribuent de part et d'autre de la direction physique de la cible, nous avons également analysé les données en considérant le biais relatif comme variable dépendante. On ne retrouve pas non plus de différence entre les 4 conditions ($F(3, 12) = 3,33,\ p = 0,057$), et le biais moyen est $-0,45 \pm 3,7°$(non différent de 0, $t(4) = -0,56,\ p = 0,605$, bilatéral).

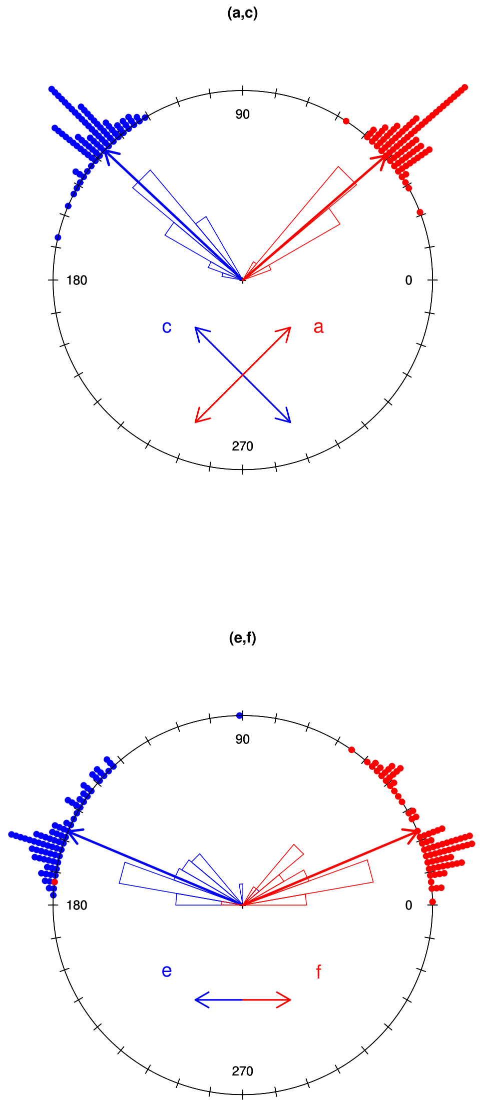


Fig. 5.4. – *Expérience 5a – Direction perçue (n=5) pour les conditions contrôle (haut) et les conditions expérimentales (bas). Les conditions (a) à (d) correspondent à un mouvement oblique de la cible. Les conditions (e) et (f) correspondent à un mouvement de la cible sur l'axe vertical, et les conditions (g) et (g) à un mouvement sur l'axe horizontal. La moyenne pour chacune des conditions est indiquée par le vecteur de couleur correspondant. La direction correspondante de la cible est modélisée par la double flèche de couleur rouge et bleu dans la partie basse des histogrammes.*

en évidence un effet principal des conditions expérimentales (*e–h*) ($F(3, 12) = 4,78,\ p < ,05$), mais il n'y a pas de différences entre les conditions *e* et *f* ($p = 0,779$), ni entre les conditions *g* et *h* ($p = 0,095$). La relation de phase entre le mouvement du cadre et celui de la cible ne modifie donc pas sensiblement les biais moyens, mais elle induit un changement net de direction perçue contrairement à ce qui est observé dans les conditions *a–d*. Enfin, bien que les biais apparaissent plus importants lorsque la trajectoire de la cible est verticale, la différence entre les conditions *e–f vs*. *g–h* n'est pas significative ($p = 0,612$).

En résumé, lorsque la trajectoire de la cible est oblique, les biais sont relativement faibles (biais moyen, $4,9 \pm 2,7°$). Dans les autres conditions, le mouvement contextuel du cadre induit un biais absolu moyen de $24,1 \pm 8,5°$ au niveau de la direction perçue du mouvement de la cible lorsque celle-ci effectue une trajectoire verticale et de $33,6 \pm 7,2°$ lorsque cette dernière est horizontale. En tenant compte de la relation de phase entre le mouvement de la cible et celui du cadre, les biais peuvent être considérés comme identiques pour les deux axes de mouvement de la cible.

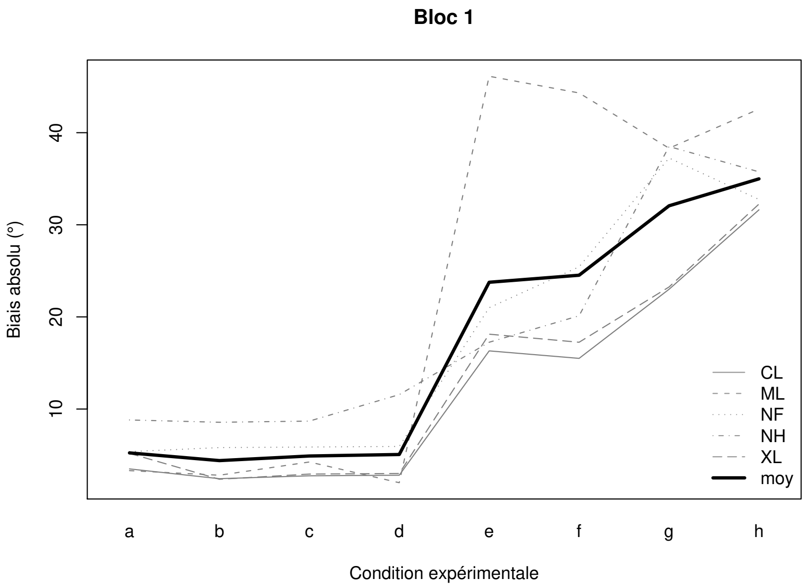


Fig. 5.5. – *Expérience 5a – Profils individuels (n=5) et moyen (trait noir épais) des biais absolus en fonction des conditions a–h. La moyenne est représentée par le trait noir épais.*

Expérience 5b

Données perceptives. La distribution des réponses pour les 3 sujets est représentée pour chaque condition expérimentale (*a*–*b*, trajectoire horizontale de la cible, *c*–*d*, trajectoire verticale) sous forme d'un histogramme circulaire (intervalle de classe, 36°) dans les figures 5.6 (session passive) et 5.7 (session de poursuite manuelle). Cette fois-ci, en raison du faible effectif entraînant une asymétrie plus marquée des données, nous avons utilisé les médianes empiriques plutôt que les moyennes, pour les résumés numériques.

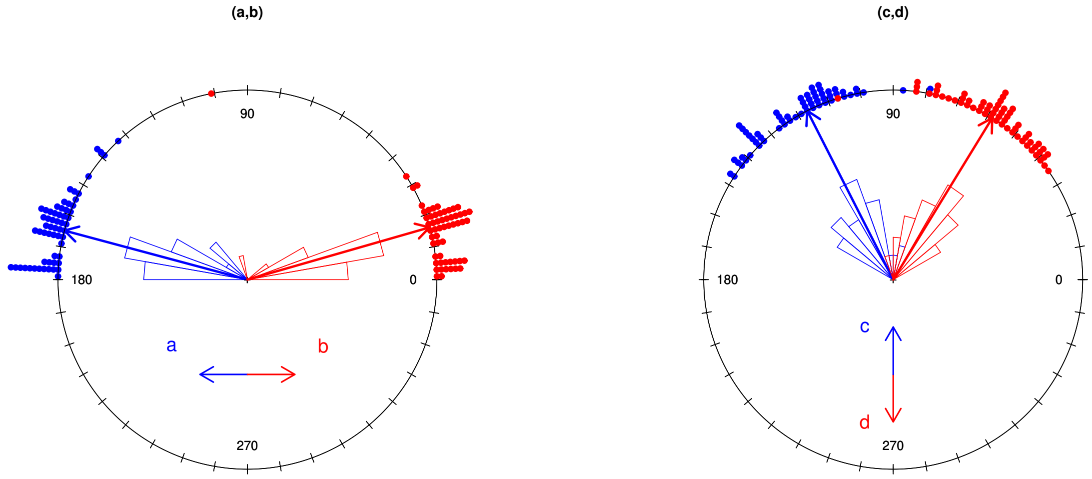


Fig. 5.6. – *Expérience 5b – Direction perçue (n=3) dans la* session passive *lorsque la cible effectue un mouvement horizontal (cond. a et b) ou vertical (cond. c et d). La médiane pour chacune des conditions est indiquée par le vecteur de couleur. La direction correspondante de la cible est modélisée par la double flèche de couleur rouge et bleu.*

Comme dans l'Expérience 5a, on constate dans la session passive une influence du mouvement du cadre sur la direction perçue du mouvement de la cible. Lorsque la trajectoire de la cible est horizontale, la direction perçue (médiane + intervalle inter-quartile) est de 164,0 ($[156,5 - 174]$) et 16,0° ($[7,5 - 20]$) dans les conditions *a* et *b*, respectivement. Le biais absolu est de 16°. Ces biais sont inférieurs à ceux relevés dans l'Expérience 5a (conditions *e*–*f*). Ceci s'explique par un pourcentage non négligeable de réponses correspondant à la direction réelle de la cible (cf. Fig. 5.6, gauche), que l'on n'observait pas dans l'Expérience 5a. Ces réponses sont dûes pour une grande majorité à un seul des 3 sujets (SG), qui n'a pas participé l'expérience précédente. Lorsque la trajectoire de la cible est verticale (*c* et *d*), la direction perçue est de 117,0 ([110, 75 − 134, 25]) et 58,5° ([48 − 67, 25]), soit un biais absolu de 29°. Les biais observés lorsque la cible décrit une trajectoire verticale sont presque deux fois supérieurs à ceux relevés dans le cas d'une trajectoire horizontale de la cible, mais ils ne sont pas sensiblement différents de ceux observés dans l'Expérience 5a pour les mêmes conditions (i.e. *g*–*h*).

En résumé, les biais apparaissent plus importants pour les trajectoires verticales en comparaison des trajectoires horizontales sans que la relation de phase entre le mouvement du cadre et celui de la cible n'influence l'ampleur de ces biais. L'absence d'effet du contexte illusoire chez un sujet pour les trajectoires horizontales de la cible n'est en soi pas surprenante puiqu'elle a déjà été reportée dans certaines études (e.g. Zivotofsky, 2004, dont le protocole expérimental utilisait également des cibles avec des trajectoires horizontales). Or, l'effet illusoire est quand même observé chez ce sujet avec des cibles dont la trajectoire est verticale, ce qui pourrait indiquer que cet effet illusoire de mouvement induit est plus stable lorsque la cible décrit une trajectoire verticale et que le cadre se déplace horizontalement.

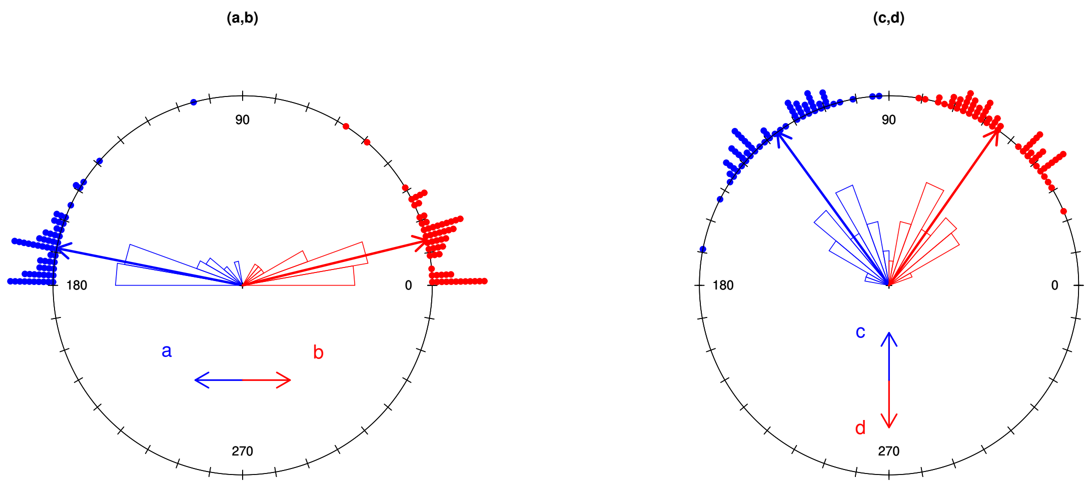


Fig. 5.7. – *Expérience 5b – Direction perçue (n=3) dans la* session poursuite *lorsque la cible effectue un mouvement horizontal (cond. a et b) ou vertical (cond. c et d). La médiane pour chacune des conditions est indiquée par le vecteur de couleur. La direction correspondante de la cible est modélisée par la double flèche de couleur rouge et bleu.*

De même, dans la session poursuite, on constate des biais similaires (médiane + intervalle inter-quartile) pour les deux directions de mouvement de la cible. Pour la trajectoire horizontale, les directions perçues médianes sont de 170,0 ($[165-177]$) et 14,0° ($[3-18]$) dans les conditions *a* et *b*, et le biais absolu est de 12°. Pour la trajectoire verticale de la cible, les directions perçues médianes sont de 126,5 ($[114-137,25]$) et 58,5° ($[42-67]$) dans les conditions *c* et *d*, et le biais absolu moyen est de 34°. On observe le même profil de réponse pour le sujet SG, qui présente des biais lorsque la cible décrit une trajectoire verticale mais pas lorsque celle-ci se déplace horizontalement. L'observation que les biais sont comparables (intra- et inter-sujets) entre les deux sessions conforte l'idée que les sujets ont effectué la tâche correctement, c'est-à-dire qu'ils ont bien évalué la trajectoire perçue de la cible et pas la trajectoire manuelle qu'ils ont préalablement réalisée lors de la poursuite de la cible.

Données motrices. Un exemple des trajectoires manuelles de poursuite d'un sujet est illustré dans la figure 5.8 (panneau de gauche), où l'ensemble des 20 trajectoires 2D correspondant à chaque condition sont représentées sur un même graphique. Par exemple, la figure en haut à gauche représente les 20 mouvements de poursuite d'une cible se déplaçant selon une trajectoire horizontale, en phase avec un cadre se déplaçant verticalement (condition *a*). Pour faciliter la lecture, chacune des trajectoires (centrée) est décalée verticalement, une trajectoire sur deux étant figurée en gris, l'autre en noir. Sur le panneau de droite, ces trajectoires sont décomposées selon les deux composantes horizontale et verticale, et moyennées pour l'ensemble des 20 trajectoires de chacune des 4 conditions expérimentales. L'écart-type associé à la trajectoire moyenne intra-individuelle est figuré par la zone grisée. La variabilité observée pour la composante horizontale dans la condition *a* s'explique par la fait que nous n'avons pas aligné les trajectoires sur une phase commune, mais cela ne change pas les analyses subséqsuentes portant sur la pente de la trajectoire (cf. infra).

Comme on peut le constater à la lecture de ces graphiques, les mouvements de poursuite manuelle semblent clairement influencés par la direction perçue du stimulus, à l'instar des jugements directionnels. On voit que les mouvements sont toujours inclinés dans le plan (Fig. 5.8, gauche), pour les deux types de trajectoire de la cible (*a*–*b*, mouvement horizontal, *c*–*d*, mouvement vertical), et que les biais directionnels manuels sont plus importants dans les conditions *c*–*d*. L'examen de la composante verticale du geste manuel de poursuite losrque la cible effectue un mouvement horizontal indique que celle-ci est loin d'être nulle comme on l'attendrait pour un mouvement manuel purement horizontal (Fig. 5.8, cond. *a* et *b* à droite). Cependant, le biais apparaît plus marqué dans la condition b, comme en témoignent les amplitudes de la composante verticale dans les conditions *a* et *b*. Le même constat s'applique aux données des deux autres sujets, mais le sujet SG présente des biais directionnels moins prononcés, notamment pour les trajectoires horizontales.

Pour quantifier ce biais dans les trajectoires manuelles, nous avons estimé la direction principale des trajectoires individuelles de la manière suivante : chaque trajectoire a été décomposée en cycles de mouvement, en excluant les 200 *ms* initiales afin de ne travailler qu'avec les périodes stables du mouvement ; la pente de chacun de ces cycles a été estimée à partir de celle d'une droite ajustée aux moindres carrés sur les coordonnées spatiales ; puis nous avons moyenné les pentes de chaque cycle de mouvement pour obtenir une pente par essai pour chaque sujet. Cette estimation est assimilée à la direction « principale » de la trajectoire, étant donné que les mouvements réalisés présentent une bonne régularité, sans distorsion notable. La pente reflète ainsi assez fidèlement l'axe de la trajectoire.

Dans un premier temps, nous avons estimé, pour chaque sujet, la corrélation entre les directions perçues et la direction principale des trajectoires manuelles dans chaque condition. Les corrélations observées sont comprises entre $-0,21$ et $0,34$ pour l'ensemble des sujets, ce qui suggère qu'il n'y a pas vraiment d'association très marquée entre ces deux types de réponse, bien que les distributions univariées des deux types de réponse soient globalement concentrées sur le même intervalle de valeurs (Fig. 5.9 et 5.10, haut). On retrouve une variabilité des réponses beaucoup plus importante pour le sujet SG, et la direction principale de ses trajectoires manuelles est très proche de la direction physique des cibles dans les conditions a et b. Il s'avère que c'est c'est le même sujet qui présentait un grand nombre de réponses non-biaisées lors de l'évaluation perception de la direction du mouvement de la cible (§ 5.2.4, p. 159).

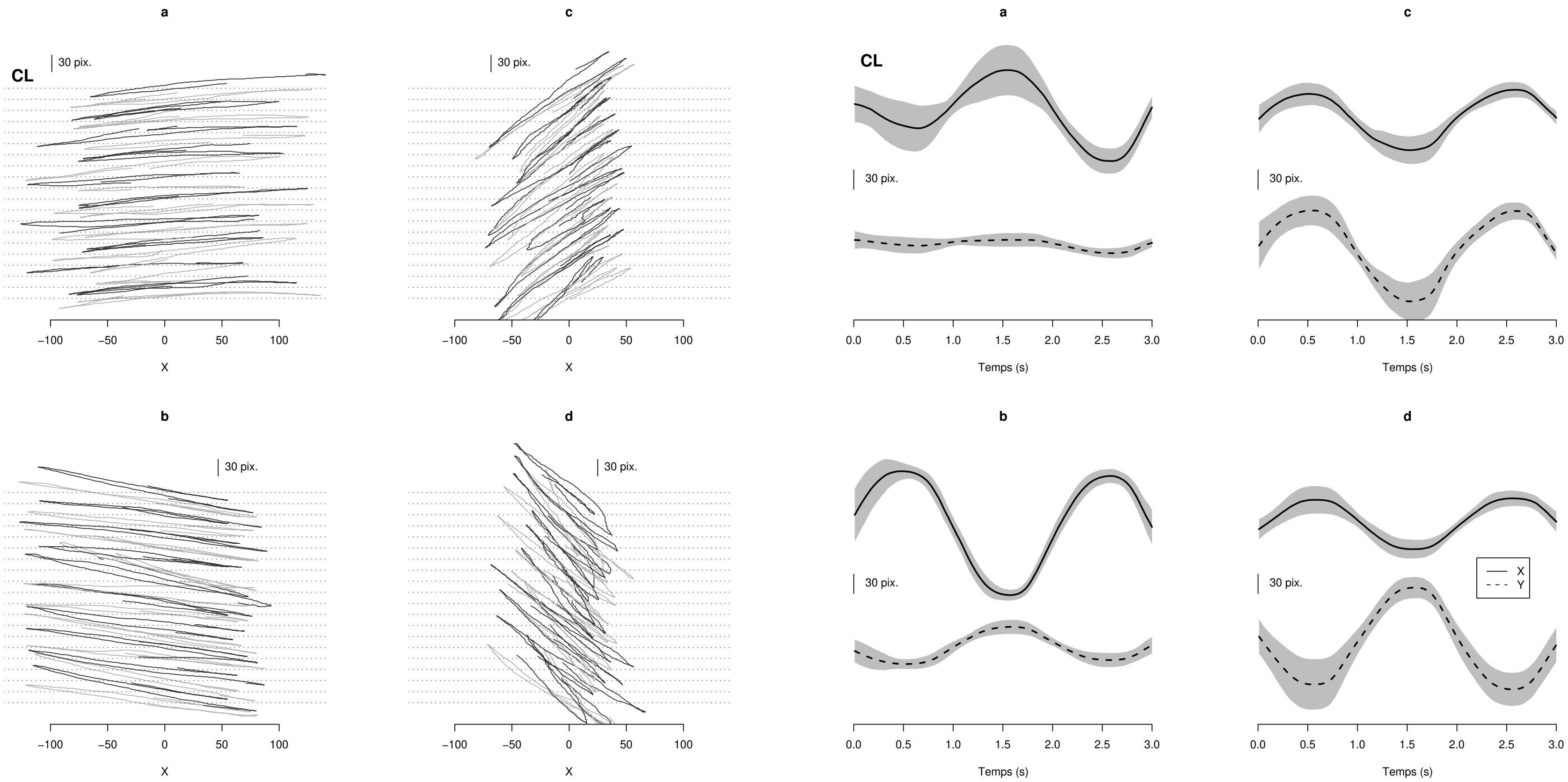


Fig. 5.8. – *Expérience 5b* – (Gauche) *Trajectoires 2D de poursuite manuelle réalisées par un sujet (CL) pour chacune des trajectoires de la cible (a, b : horizontale ; c, d : verticale). Chacun des 20 essais est représenté sur le même diagramme, avec un décalage vertical et des couleurs alternées par souci de lisibilité.* (Droite) *Evolution temporelle des composantes horizontale (trait plein) et verticale (tirets) moyennes des mêmes essais. La surface grisée représente l'écart-type*†.
† *Les trajectoires présentées ne comprennent pas le premier cycle de mouvement.*

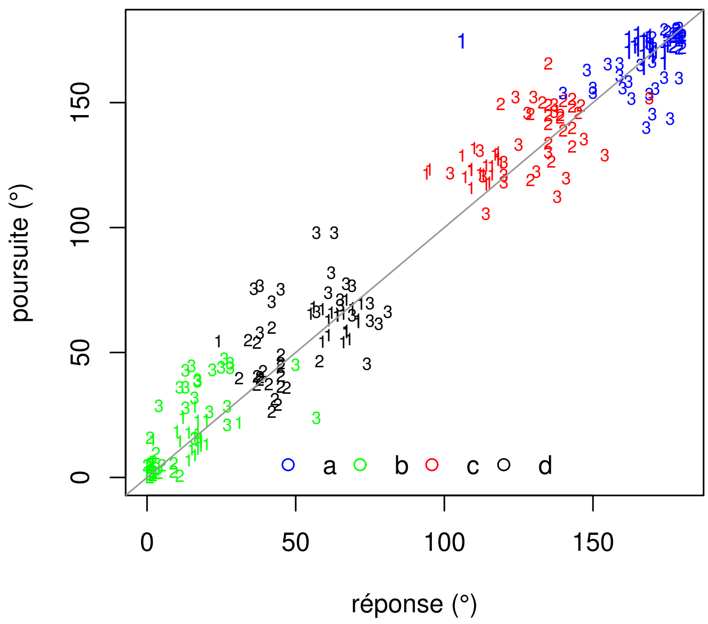


Fig. 5.9. – *Expérience 5b – Graphique d'association entre les réponses perceptives (en abscisses) et motrices (en ordonnées) pour chaque sujet (1 = CL, 2 = NF, 3 = SG), en fonction de la trajectoire de la cible (a, b : mouvement vertical, en bleu et vert ; c, d : mouvement horizontal, en rouge et noir). La droite grise représente la droite de pente unité.*

Les résultats individuels sont exposés dans la figure 5.10 (haut), sous forme de boîtes à moustaches[4]. Les pentes médianes observées lorsque la cible se déplace horizontalement (*a* et *b*) sont de 172,1° ($[163,8 - 175,9]$) et 15,7° ($[5,4 - 28,2]$), tandis que pour les trajectoires verticales de la cible (*c* et *d*) elles sont de 129,6° ($[121,2 - 145,4]$) et 64° ($[45,6 - 68,3]$). Le biais absolu médian est de 11,8° pour l'ensemble des trajectoires horizontales et de 33,2° pour les trajectoires verticales. Ces dernières valeurs sont très proches de celles relevées dans le cadre du jugement de direction perçue (cf. p. 161, et Fig. 5.10, bas), et l'écart entre les biais observés dans les deux types de réponse selon les conditions n'excède pas 4° (*a*, 2,1°, *b*, 1,7°, *c*, 3,1°, *d*, 3,3°).

En conclusion, les réponses perceptives et motrices n'apparaissent pas sensiblement différentes selon les différentes conditions expérimentales, bien que l'on note des différences dans

[4]Ces boîtes à moustaches délimitent les 3 quartiles et les « moustaches » indiquent les valeurs comprises entre $\pm 1,5$ l'intervalle inter-quartile par rapport à la médiane (indiquée par un trait au centre de la boîte). Les valeurs excédant cette distance à la médiane sont indiquées directement sur le graphique.

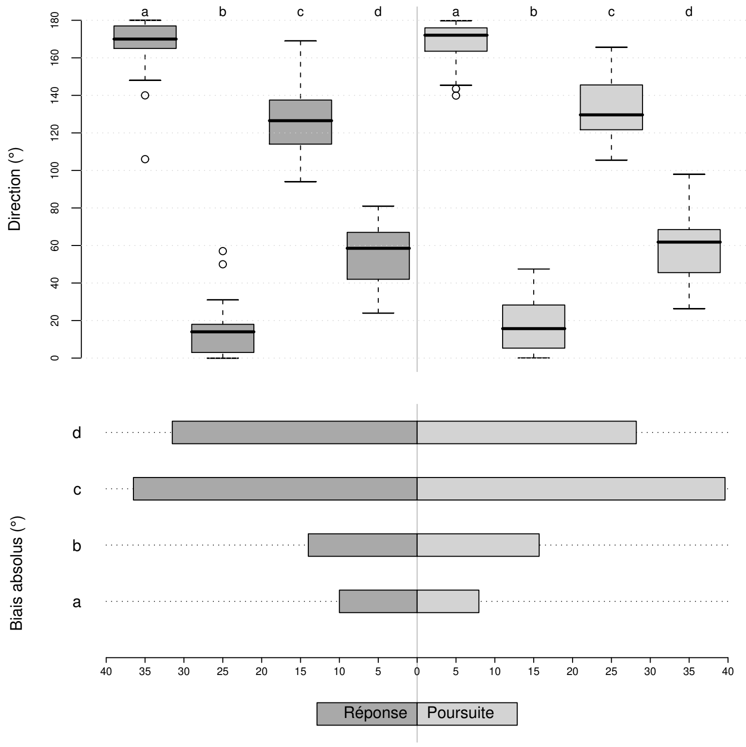


FIG. 5.10. – *Expérience 5b* – (Haut) *Réponses perceptives (gauche) et direction de la poursuite manuelle (droite) en fonction de la trajectoire de la cible (a, b : mouvement vertical ; c, d : mouvement horizontal), pour l'ensemble des sujets (n=3).*(Bas) *Biais absolus médians dans les différentes conditions pour les deux tâches.*

les performances motrices selon la trajectoire de la cible qui sont modulées par la relation de phase entre le mouvement de la cible et celui du cadre. Ces résultats mériteraient d'être confirmés sur un panel plus large de sujets. Notons tout de même que le fait que le sujet présentant peu de biais perceptifs pour les trajectoires horizontales n'en présente pas davantage dans son geste de poursuite constitue un argument de plus en faveur de ce couplage des réponses perceptivo-motrices.

Les biais manuels plus faibles relevés dans le cas d'une cible effectuant une trajectoire horizontale alors que la cadre se déplace verticalement (condition *a*) peuvent s'expliquer par la courbure relative de la majorité des mouvements observés dans cette condition, chez l'ensemble des sujets (e.g. Fig. 5.8, en haut à gauche). Cette courbure de la trajectoire influence naturellement l'estimation de sa direction principale puisque celle-ci repose sur la corrélation entre les composantes horizontale et verticale, dans notre méthode. La courbure de la trajectoire se manifestant essentiellement sur l'axe vertical, cela a pour conséquence de diminuer le coefficient de corrélation des composantes du mouvement, et par là même, la pente estimée. On observe le même phénomène dans les autres conditions, mais de manière beaucoup moins marquée et plus hétérogène. Ce phénomène est sans doute dû à la nature de la trajectoire à réaliser. Bien que certains auteurs aient déjà mentionné une telle courbure des mouvements manuels lorsque ceux-ci impliquent une forte contribution de la composante horizontale, celles-ci ont été faites lors de mouvement de pointage ou d'atteinte de cibles, donc impliquant beaucoup plus la phase de planification motrice (Bock & Eckmiller, 1986; Bizzi, Hogan, Mussa-Ivaldi & Giszter, 1992). La courbure serait dûe à une direction initiale de mouvement légèrement baisée par rapport à l'axe main-cible, et la position de la main serait progressivement corrigée à l'approche de la cible. A ce titre, la courbure observée dans ce type de mouvement d'atteinte semble beaucoup plus refléter le type de codage spatial de la position de la cible utilisé lors de la planification, qui au demeurant semble compatible à la fois avec un modèle de codage vectoriel qu'avec un modèle de codage positionnel selon le type de tâche (Wolpert, Ghahramani & Jordan, 1994; Harris & Wolpert, 1998). L'hypothèse explicative que nous favorisons est plutôt que cette courbure « naturelle » des mouvements est *arte-factuelle* dans notre cas. D'une part, la tâche consiste en un mouvement continu de poursuite, et la courbure présentée dans les trajectoires de la condition *a* n'est pas dépendante du sens du mouvement (balayage de la gauche vers la droite, et vice-versa). D'autre part, il est peu probable que cette minimisation progressive d'une erreur de direction initiale ne s'applique que dans le cas d'un seul type de mouvement, puisque l'on ne retrouve pas de biais aussi marqué dans les conditions *b–d*. Comme cette incurvation des trajectoires est beaucoup plus marquée dans la condition *a*, où le geste s'effectue selon une trajectoire orientée à environ $10 - 15°$ on peut supposer que celle-ci reflète beaucoup plus les contraintes biomécaniques du poignet qu'une différence réelle liée aux conditions expérimentale. En effet, pour réaliser ce type de mouvement, les sujets effectuent des mouvements latéraux avec leur poignet, tout en verrouillant le coude, alors que pour les autres mouvements, le poignet est relativement peu mobile par rapport à l'axe de l'avant-bras et les sujets mobilisent davantage l'ensemble bras + avant-bras.

5.2.5 Discussion

Dans un premier temps, les résultats observés dans ces deux expériences confirment un effet marqué des informations contextuelles de mouvement relatif sur la perception de la direction d'une cible en mouvement. Les biais que nous avons observés sont d'amplitude similaire à ceux quantifiés par Zivotofsky (2004) (17,7° en moyenne), à l'aide d'une méthode d'escalier psychophysique, pour les conditions expérimentales qui sont comparables (trajectoires horizontales des cibles). De manière intéressante, ces résultats montrent une légère différence au niveau de l'ampleur des biais perceptifs selon l'axe de la trajectoire de la cible. Celle-ci est plus visible dans l'Expérience 5b, mais comme nous l'avons dit, l'asymétrie des réponses et les faibles biais pour les trajectoires horizontales dans cette expérience peuvent être expliqués au niveau individuel. A notre connaissance, cet effet n'a jamais été quantifié explicitement avec le même matériel expérimental dans la littérature relative aux stimuli de type Duncker. Une des raisons possibles est que les études précédentes utilisaient des méthodes de choix forcé pour les réponses ou de dessin post-stimulation (e.g. Post & Chaderjian, 1988, cités par Zivotofsky,2004). Zivotofsky et al. (1995, 1996, 1998) ont également utilisé des stimuli de type Duncker dans leurs études sur les mouvements oculaires mais n'ont pas quantifié directement les réponses perceptives selon une même échelle de mesure[5] (*idem* dans les travaux de Soechting et al., 2001).

Deux hypothèses interprétatives peuvent être proposées pour expliquer l'effet de ces informations contextuelles sur la perception du mouvement de la cible. Dans un premier temps, on peut considérer que le mouvement perçu résulte d'une combinaison des informations de mouvement des deux stimuli, puisque le codage de la direction du mouvement implique des neurones de MT et de MST qui possèdent de larges champs récepteurs, en particulier au niveau de la partie dorsale de l'aire MST (e.g. Britten et al., 1992; Newsome et al., 1988; Maunsell & Essen, 1983). La direction résultante serait proche d'un moyennage vectoriel (e.g. Adelson & Movshon, 1982). On peut éventuellement supposer que ce codage présente une légère anisotropie et que le poids accordé aux informations de mouvement portées par la cible est plus importante lorsque le cadre se déplace verticalement. D'un autre côté, une interprétation souvent avancée pour expliquer l'effet du mouvement d'un cadre entourant une cible sur la perception du chan-

[5]Zivotofsky et al. (1995) ont demandé à leurs 10 sujets de décrire verbalement et de reproduire sous forme de dessin les trajectoires perçues.

gement de position de celle-ci est l'hypothèse de l'usage implicite d'un cadre de référence et d'un codage allocentré de la position de la cible par rapport au cadre (e.g. Zivotofsky, 2004). Selon cette conception, qui est celle avancée par Duncker (1929) lors de ses premiers travaux sur ce type de mouvement illusoire, les effets observés reposeraient sur l'attribution (erronée) d'informations de mouvement relatif de la cible par rapport au cadre qui l'entoure. L'observation que les saccades en direction de cibles mémorisées sont biaisées dans une direction opposée à celle du mouvement du cadre tend à appuyer ce codage allocentré de la position de la cible par rapport au cadre (Zivotofsky et al., 1996).

Ces deux interprétations ne sont pas au fond incompatibles. En effet, on considère, dans le second cas, que le système visuel analyse le plus souvent un environnement dans lequel les objets se déplacent sur un arrière-plan immobile et attribue ainsi le mouvement relatif entre ces objets et l'arrière-plan au mouvement de ces objets ou de l'observateur. Malgré la diversité des mouvements potentiels d'un objet dans l'environnement, on peut imaginer que le système visuel aît développé une plus grande sensibilité aux informations de mouvements horizontaux (e.g. parallaxe de mouvement) ou en profondeur (e.g. flux optique), en lien avec les mouvements propres de l'observateur. Ceci permettrait d'expliquer un effet moins marqué des informations contextuelles pour une cible se déplaçant horizontalement. Dans cette configuration, le poids attribué aux signaux de vitesse portés par la cible pourrait être plus important que celui attribué au mouvement du cadre, entraînant des biais moins importants dans l'évaluation de la direction perçue. Notons que cette notion de cadre de référence pourrait également reposer sur un principe de codage égocentré, en référence à la perception du « droit-devant », comme cela a été proposé pour expliquer l'effet Roelofs (Dassonville, Bridgeman, Bala, Thiem & Sampanes, 2004; Dassonville & Bala, 2004), mais il faut alors supposer que ce cadre de référence mobile est codé dynamiquement dans cet espace égocentré.

En dernier lieu, on peut remarquer que le rôle des mouvements oculaires dans ces effets a souvent été avancé, en particulier l'éventualité que des mouvements oculaires de poursuite involontaires du cadre puissent favoriser, par un mécanisme de glissement de l'image rétinienne, le percept illusoire reporté par les sujets. Or, Zivotofsky (2004) a observé des biais perceptifs d'amplitude comparable en utilisant des temps de présentation de 50 ms, ce qui semble exclure cette dernière hypothèse.

Un deuxième résultat intéressant de cette expérience est que, lors de la poursuite manuelle des mêmes cibles, la direction du mouvement de la main des sujets est relativement similaire à la réponse perceptive indiquée à la fin du mouvement. L'analogie des réponses avec ou sans poursuite manuelle préalable suggère que ces réponses perceptives en situation active ne sont pas influencées par l'action intentionnelle préalablement réalisée, ce qui est conforté par l'analyse intra-individuelle essai par essai des réponses perceptives et manuelles qui ne révèle aucune corrélation fortement marquée. Par ailleurs, ces biais ne s'expliquent par une simple « reproduction » manuelle du percept, puisque les mouvements de poursuite sont relativement en phase avec le mouvement de la cible ($0,5\ Hz$). Ils ne semblent pas non plus liés à l'expérience préalable des stimuli, qui pourrait conduire également à une « reproduction » des percepts antérieurs, puisque le sujet SG n'avait pas participé à l'Expérience 5a et présente des biais marqués pour les trajectoires verticales[6]. La trajectoire de la main semble donc influencée par la trajectoire perçue de la cible, et non par sa trajectoire physique comme le postulerait un modèle reposant sur la minimisation d'une erreur de position entre la cible et la main, estimée à partir de la position rétinocentrique de la cible (codage égocentré).

A priori, nos résultats suggèrent au contraire que ce ne sont pas simplement les signaux de position qui sont utilisés, mais que le système moteur utilise lors de la phase de contrôle un principe de correction reposant sur les informations de mouvement perçu. On sait que ce type de configuration ne semble pas induire de biais prononcés sur le comportement de poursuite oculaire de ce type de cible (Collewijn & Tamminga, 1986; Zivotofsky et al., 1995). Mais, puisque ce type de stimulation induit des saccades anticipatrices qui sont biaisées par le mouvement illusoire (Zivotofsky et al., 1995; Soechting et al., 2001), il est possible que les informations dérivées de la direction du regard contribuent au contrôle de la trajectoire manuelle. Cependant, la manière dont les signaux extra-rétiniens sont intégrés dans la commande motrice reste sujet à débat, notamment dans le cadre d'un mouvement de poursuite. Comme l'indiquent Soechting et al. (2001), la possibilité que le système manuel aît accès à une copie d'efférence des saccades

[6]Sur le plan expérimental, une façon de confirmer ces biais manuels consisterait à répliquer cette expérience en variant le déphasage relatif du mouvement du cadre et de la cible. En effet, dans ces expériences nous avons utilisé un déphasage constant de ± 90° des composantes horizontales et/ou verticale des stimuli, ce qui a pour effet de générer des percepts illusoires obliques pour la trajectoire de la cible. En introduisant des déphasages $< 90°$ ou $> 90°$, il est possible de créer des situations encore plus complexes, puisqu'un déphasage de 30° induit la sensation d'une cible décrivant une trajectoire initialement rectilinéaire et oblique, qui progressivement devient ellipsoïdale. De ce fait, avec de tels stimuli, on pourrait mesurer directement la variation concomittante de la trajectoire du geste manuel de poursuite.

réalisées dans ce type de stimulation contextuelle pourrait expliquer les effets de mouvement induit dans le cadre des mouvements d'atteinte (Lewis, Gaymard & Tamargo, 1998). On ne peut pas exclure non plus l'hypothèse que des signaux extra-rétiniens dérivés des mouvements lents de la tête soient également intégrés dans le plan moteur[7], puisque Zivotofsky et al. (1995) ont montré que ces derniers sont biaisés par la stimulation illusoire. En tout état de cause, il semble que le système assurant le maintien de la poursuite manuelle aît accès, comme le système de décision perceptive, aux informations de mouvement perçu, résultat de l'intégration des signaux de vitesse de la cible et du cadre. La contribution des informations allo- et égocentrées dans ces processus dynamiques n'est pas clairement définie, et on peut supposer que ces deux types d'informations sont combinées dans la commande motrice. Mais il est évident que ces résultats mériteraient d'être reproduits avec un panel plus large de sujets, en incluant des conditions contrôle (conditions *a–d* de notre Expérience 5a), et en mesurant conjointement les réponses oculaires évoquées par ce type de stimulation.

Encore une fois, nous avons qualifié notre méthode d'ajustement directionnel comme relevant d'une réponse perceptive, bien que celle-ci implique un geste moteur volontaire de calibration manuelle de la direction du pointeur rotatif. Dans une expérience complémentaire, exposée en annexe (p. xii), les sujets ont effectué une expérience identique à l'Expérience 5a (vision passive), avec les mêmes conditions expérimentales (cibles de trajectoires obliques, horizontales et verticales), mais en répondant 5 *s* après la stimulation visuelle. Nous avons observé exactement le même profil de résultats : les biais étaient d'amplitude comparable et seule la variabilité des réponses était légèrement plus élevée. Selon Bridgeman et coll., les représentations visuelles associées au contrôle sensorimoteur sont plutôt de courte durée de vie (de l'ordre de quelques secondes). Au-delà de cette période, ce seraient plutôt les représentations cognitives qui prendraient le dessus et qui seraient éventuellement à même d'influencer les réponses sensorimotrices (Bridgeman et al., 2000). Dans ce contexte, nos réponses relèveraient donc bien des représentations associées à la sphère cognitive.

Dans l'expérience suivante, nous nous proposons d'utiliser un autre type d'arrière-plan dynamique afin d'étudier l'influence des informations de mouvement portées par celui-ci, et fournissant potentiellement un cadre de référence, sur l'évaluation perceptive de la direction du

[7] même si nous avons tenté de minimiser la contribution de ceux-ci en utilisant une mentionnière lors de la stimulation visuelle et de la poursuite manuelle

mouvement d'une cible se déplaçant de manière synchrone, ainsi que la typologie et les biais des réponses oculaires évoquées par ce type de configuration.

5.3 Expérience 6 : couplage visuo-oculaire dans une illusion de mouvement induit

5.3.1 Matériel et méthode

Sujets

Un ensemble de 7 sujets a participé à l'expérience (âge moyen 27,5 ans). Aucun des participants, excepté l'auteur, ne connaissaient les objectifs de l'expérimentation, et tous possèdent une vision normale ou corrigée à la normale.

Stimuli

L'écran de stimulation est de couleur homogène noire. Le stimulus cible est composé d'un segment horizontal de couleur blanche (dimensions, 100×2 *pixels*), animé d'un mouvement sinusoïdal de translation (amplitude verticale, 100 *pixels*), dont l'axe passe par le centre de l'écran. Ce stimulus est inscrit dans une surface carrée (dimensions, 300×300 *pixels*), de même couleur que le fond de l'écran (noir). Celle-ci est elle-même entourée d'une surface, ou fenêtre, définie par des bandes d'épaisseur 60 *pixels* et dans lequel apparaissent des points (ø 5 *pixels*), de couleur blanche, positionnés aléatoirement. Cette dernière est assimilable à un cadre *virtuel* dans la mesure où il ne possède pas de contours visibles, mais n'est défini que par la densité des points ($n = 250$) qui sont inscrits dans sa surface (Fig. 5.11). Par ailleurs, la position du cadre virtuel peut être manipulée indépendemment de la position de la surface définie par le nuage de points. Ce couple cadre virtuel + nuage de points aléatoires sera dénommé stimulus contextuel par la suite.

La cible peut se déplacer selon 5 directions, la verticale étant notée 90° : 135°, 112,5°, 90°, 67,5°, 45°. Le mouvement de cette cible est accompagné d'informations contextuelles de mouvement qui peuvent être de 3 types (Fig. 5.12) :

– **(c)** le cadre virtuel se déplace avec la cible, selon l'axe horizontal, mais les points suivent

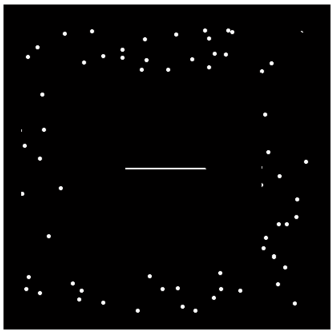


Fig. 5.11. – *Copie d'écran du stimulus contextuel (cadre virtuel dans lequel sont inscrit des points positionnés aléatoirement) et de la cible (segment horizontal).*

une marche aléatoire, avec une durée de vie de 300 ms ; dans cette situation, le cadre virtuel semble « glisser » sur une bande de points presque stationnaires ; la fréquence d'oscillation du cadre est de 1 Hz et l'amplitude horizontale du déplacement est de 60 $pixels$.

– **(c+p)** le cadre virtuel se déplace à la même fréquence mais la position de la surface des points, obéissant toujours à une marche aléatoire (de même durée de vie), est asservie à son déplacement ; les caractéristiques du mouvement de ce stimulus inducteur sont les mêmes que pour le précédent. Le cadre virtuel apparaît se déplacer comme une forme carrée cohérente.

– **(p)** seuls les points sont animés d'un mouvement de translation horizontale (combinés à la marche aléatoire[8]) et le cadre virtuel reste stationnaire ; dans cette situation, les points semblent « défiler » derrrière une ouverture définie par les contours virtuels du cadre. Leur fréquence d'oscillation est toujours de 1 Hz.

Le déplacement du stimulus contextuel (translation horizontale sinusoïdale) est toujours effectué en phase avec celui de la cible, mais cette relation de phase est inversée lorsque la trajectoire de la cible est orientée à 67,5° et 45°. De la sorte, la composante de vitesse (horizontale) du stimulus contextuel est toujours opposée à celle de la cible.

Dispositif d'enregistrement des mouvements oculaires

Les données oculaires sont enregistrées avec la même interface que dans l'Expérience 1. Seule la procédure de calibration diffère de celle employée précédemment. Celle-ci est effec-

[8]la cohérence de mouvement est de 90 %

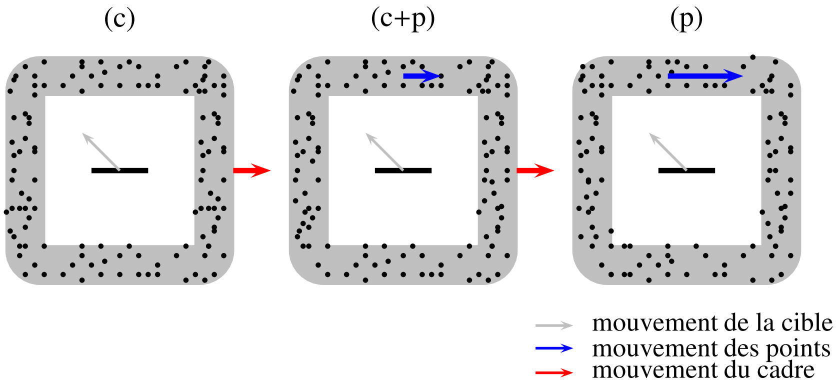


Fig. 5.12. – *Illustration des situations expérimentales de l'Expérience 6. Le stimulus contextuel est constitué d'un cadre virtuel (en gris) dans lequel sont inscrits un ensemble de points positionnés aléatoirement. Dans la condition (c), seul le cadre se déplace et les points restent immobiles, avec une durée de vie variable (gauche). Dans la condition (c+p), le cadre se déplace et les points sont assujettis à ce déplacement (milieu). Dans la condition (p), seuls les points se déplacent, et le cadre virtuel reste stationnaire (droite).*

tuée à l'aide d'une matrice de 9 points équidistants présentés sur l'écran (distance inter-points, 150 *pixels*) : le sujet doit fixer du regard chacun des points présentés séquentiellement, puis indique lui-même sa réponse lorsque la fixation de la cible lui semble correcte, en pressant sur une touche de la souris. La cible suivante est alors présentée et la procédure se poursuit jusqu'à la dernière cible. Les cibles sont présentées de gauche à droite en commençant par la partie supérieure de l'écran. Les données de fixation sont enregistrées à la fin de la séquence de calibration, et serviront à calibrer les données oculaires enregistrées lors de l'expérience. Cette procédure de calibration, identique à celle utilisée dans les expériences précédentes, utilise une méthode d'ajustement non-linéaire détaillée en annexe (p. xvi). Durant tout l'essai, les composantes horizontale et verticale de l'oeil droit des sujets sont enregistrées. La tête des sujets est maintenue dans une mentionnière, afin de minimiser les mouvements de la tête.

5.3.2 Procédure expérimentale

La durée totale de la stimulation visuelle est de 3 *s*, ce qui correspond à 3 cycles de mouvement pour la cible et le stimulus contextuel. A la fin du mouvement, le stimulus est éteint et le sujet est invité à répondre au moyen du stylet graphique comme précédemment, c'est-à-dire en ajustant l'angle d'un vecteur rotatif pour indiquer la direction perçue du mouvement de la cible. Aucune pause n'est incluse dans le protocole, qui dure environ 30 *min*.

5.3.3 Plan expérimental et hypothèses opérationnelles

La variable retenue pour les analyses statistiques est le biais absolu moyen, correspondant à la différence en valeur absolue entre la direction perçue par le sujet et la direction physique de la cible. Le plan expérimental comprend 2 facteurs intra :

– D_5, direction du mouvement de la cible, à 5 niveaux (135°, 112,5°, 90°, 67,5°, 45°) ;

– C_3, type de stimulus contextuel, à 3 modalités (*c*, *c+p*, *p*)

Le plan factoriel est ainsi[9] :

$$S_7 * D_5 * C_3$$

L'hypothèse d'un moyennage vectoriel des composantes de vitesse relatives à la cible et à l'arrière-plan implique que ces dernières soient correctement évaluées, et ne soient ni ambigües, ni bruitées. En fournissant des informations contextuelles de mouvement médiées par le déplacement (i) d'une fenêtre virtuelle glissant sur une bande de points de durée de vie variable (*c*), (ii) d'une texture définie par un nuage de points (*c+p*), ou (iii) d'un ensemble de points en translation défilant derrière une ouverture virtuelle (*p*), nous devrions observer des biais directionnels plus importants lorsque ces informations de mouvement sont clairement définies sur le plan spatial, c'est-à-dire dans la dernière situation. C'est en effet dans cette condition que l'on a de réelles composantes locales de mouvement, orientées selon une direction précise. Lorsque le cadre se déplace sans que le nuage de points ne possède de composante de vitesse propre, le mouvement du cadre virtuel n'est défini que relativement à la position de ces points, qui varie dans le temps (mouvement de type second-ordre). De même, lorsque les points sont ancrés à la fenêtre en translation, il n'y a pas non plus de réelles informations de mouvement, mais la sensation d'une texture de points aléatoires mobile. Les mouvements oculaires évoqués par ce type de mouvement induit devraient relever d'une combinaison de phases lentes de poursuite et de saccades, ces dernières étant susceptibles de biaiser la direction finale du regard si les informations contextuelles de mouvement influencent les saccades anticipatrices ou correctrices.

[9]avec les mêmes conventions que dans les expériences précédentes (cf. note 7, p. 70)

5.3.4 Résultats

Biais directionnels perceptifs

La figure 5.13 (haut) indique les résultats des jugements perceptifs directionnels de l'ensemble des sujets (données individuelles en gris, moyenne ± erreur-type en noir) pour les 3 types de stimulus inducteur (en abscisses) en fonction des directions de mouvement de la cible (reportées sur les graphiques par une ligne horizontale en pointillés). Comme on peut le constater, la direction perçue par les sujets diffère notablement de la direction physique des stimuli, en particulier dans le cas où le cadre et les points sont en mouvement (*c+p*, de 11,2 à 27,5°). Le biais moyen avec les deux autres types de stimuli (*c* et *p*) est moins avéré pour les directions obliques de la cible (en moyenne 14 et 6°, pour les directions 135 et 112,5°, et 8,5 et 14° pour les directions 67,5 et 45°, respectivement). Il est quasiment inexistant lorsque la cible décrit une trajectoire verticale (0 et 3°). Notons par ailleurs que les biais relatifs respectent bien la relation de phase imposée aux mouvements de la cible et du stimulus contextuel. Lorsque la direction du mouvement de la cible est ≥ 90°, les réponses sont toujours inférieures à celles-ci, tandis que pour les directions de mouvement de la cible < 90°, celles-ci sont supérieures.

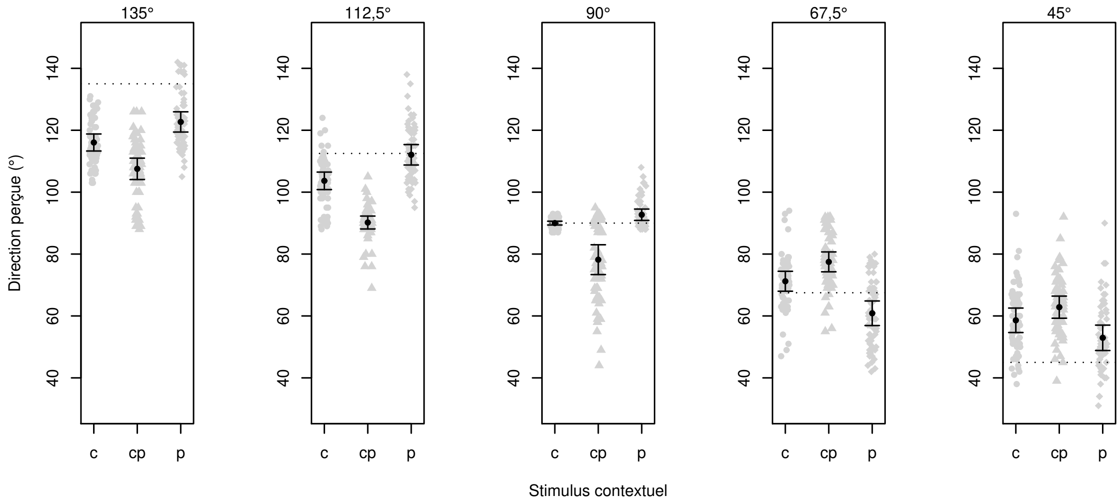


Fig. 5.13. – *Distribution des réponses perceptives (direction perçue), et moyennes associées (±1 erreur-type), en fonction du type de stimulus (en abscisses, c : mouvement du cadre, cp : mouvement du cadre et des points, p : mouvement des points) et de la direction de mouvement de la cible (de gauche à droite, 135 à 45°). La ligne horizontale dans chaque graphique indique la direction réelle du mouvement de la cible.*

Une analyse sur les biais relatifs[10] indique un effet significatif du type de stimulus ($F(2, 12) = 32,75,\ p < ,001$) : le biais est en moyenne plus important avec le stimulus inducteur *c+p* ($-6,8°$, *biais absolu = 18,3°*) qu'avec les stimuli contextuels *c* ($-2,1°$, *10,3°*) et *p* ($-1,7°$, *8,8°*). On note également un effet principal de la direction de la cible ($F(4, 24) = 12,18,\ p < ,001$), qui indique que ces biais sont en moyenne plus importants pour les directions 135° ($-19,6°$, *20,0°*), 112,5° ($-10,5°$, *13,0°*) et 45° ($+13,1°$, *14,0°*) en comparaison des directions 90° ($-3,0°$, *5,8°*) et 67,5° ($+2,4°$, *9,5°*). L'effet du type de stimulus contextuel est d'ailleurs modulé par la direction de la cible, comme l'interaction significative entre ces deux facteurs ($F(8, 48) = 4,50,\ p < ,001$) le confirme : les différences entre les différents stimuli contextuels sont moins prononcées pour des directions de la cible < 90° (Fig. 5.14). Des tests *post-hoc* (HSD Tukey) indiquent que les différences *c+p vs. c* ne sont pas significatives pour les directions 67,5° et 45° ; de même, la différence *c+p vs. p* n'est pas significative pour la direction 67,5° (Tab. 5.2).

Direction	c-p	c-cp	cp-p
135	*ns*	*	***
112,5	*ns*	***	***
90	*ns*	***	**
67,5	*ns*	*ns*	*ns*
45	*ns*	*ns*	*

Tab. 5.2. – *Résultats de l'analyse post-hoc des biais en fonction du type de stimulus, selon les 5 directions, par la méthode HSD de Tukey. Les seuils de significativité sont reportés comme suit : * $p < ,05$, ** $p < ,01$, *** $p < ,001$*

En conclusion, on observe des biais plus marqués avec le stimulus contextuel *c+p*, c'est-à-dire lorsque le cadre et le nuage de points (asservi en position à ce cadre) se déplacent en phase avec la cible. Cet effet est moins prononcé lorsque la trajectoire de la cible est < 90°. Les biais ne diffèrent pas en moyenne lorsque le stimulus contextuel est composé d'un cadre virtuel en déplacement seul (*c*) ou d'un mouvement de l'ensemble des points (*p*).

Réponses oculaires

L'examen des données oculaires individuelles révèle que la direction du regard est globalement bien corrélée avec les situations expérimentales, comme on peut le voir dans la figure 5.15,

[10]Une analyse réalisée sur les biais absolus indique exactement les mêmes effets.

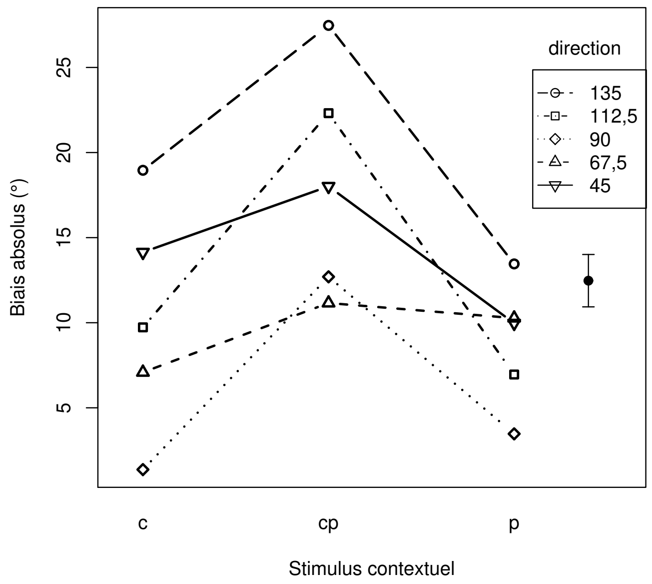


FIG. 5.14. – *Graphique d'interaction : biais directionnels absolus en fonction du type de stimulus (en abscisses) et de la trajectoire de la cible (symboles). Le point noir sur la droite représente la moyenne générale et l'erreur-type associée à l'interaction $D_5 \times C_3$.*

pour chacune des directions de mouvement de la cible. La réponse perceptive est indiquée dans le graphique bivarié du bas, à l'aide d'un vecteur de couleur rouge. La réponse oculaire est en fait composée à la fois d'épisodes de poursuite lente et de composantes saccadiques de grande amplitude. Comme on peut le constater, les profils de réponse oculaire à ce type de stimulation sont assez complexes, et l'on observe à la fois des phases lentes, qui semblent plutôt corréler à la direction physique du stimulus et des saccades de grande amplitude qui apparaissent beaucoup moins corrélées à la direction de la cible. Il ne semble pas y avoir de séquences de fixation.

L'étude quantitative de ces données est exposée dans les paragraphes suivants. Pour analyser ces réponses oculaires et les comparer avec les évaluations perceptives de la direction du mouvement de la cible, nous avons restreint notre analyse aux parties de la trajectoire oculaire correspondant au déplacement de la cible sur les 80 % de sa trajectoire cyclique, afin d'éviter de prendre en compte des saccades horizontales et des réponses de suivi oculaire répondant uniquement au mouvement contextuel, ainsi que les saccades de trop grande amplitude. Nous avons calculé la direction principale de la réponse oculaire, en évaluant l'angle de celle-ci à partir du rapport des amplitudes verticale et horizontale. Cette procédure a été réalisée pour chaque essai

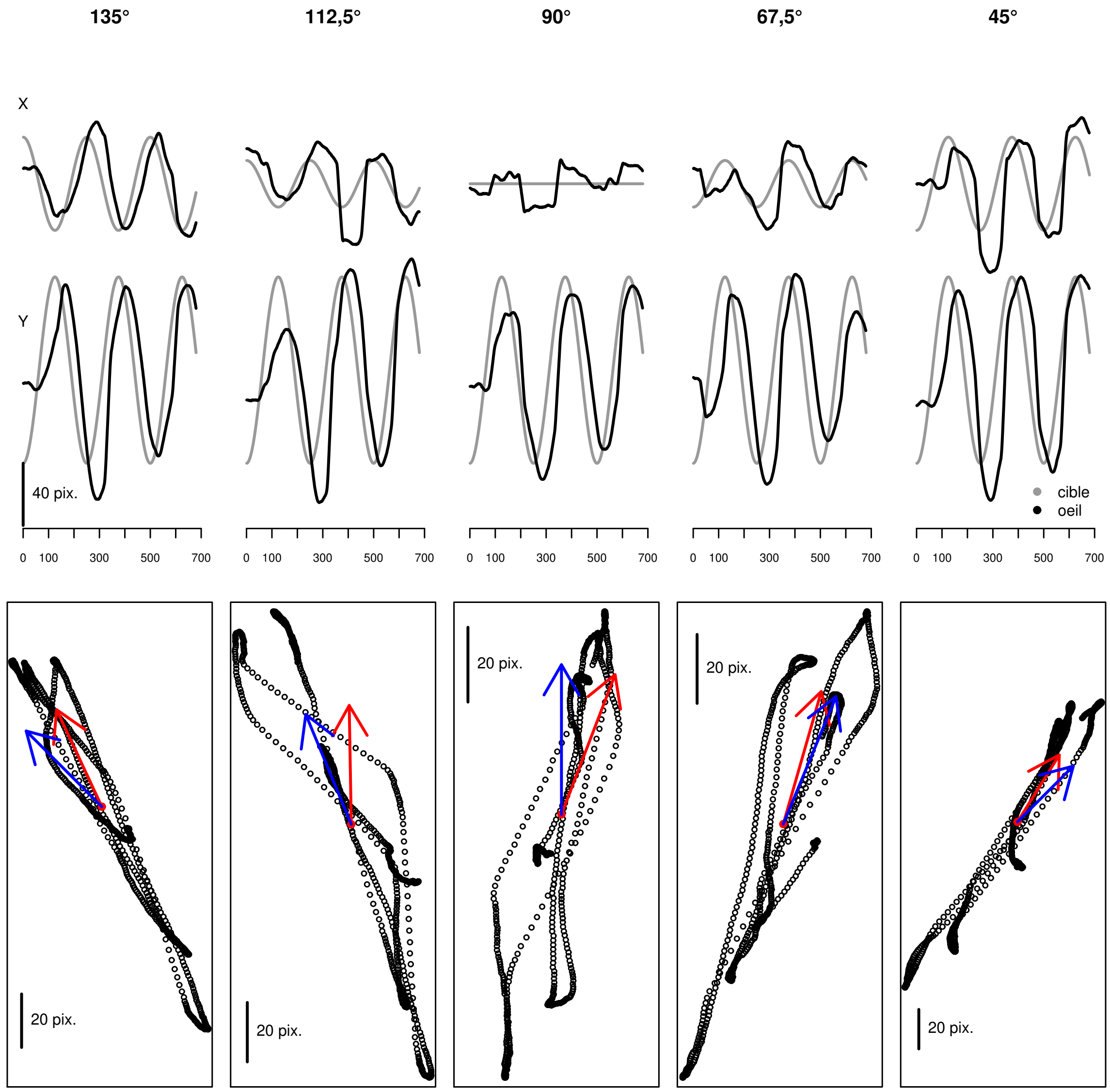


Fig. 5.15. – *Exemples de trajectoires oculaires enregistrées chez un même sujet pour les différentes directions de la cible. Le décours temporel des composantes horizontale (X) et verticale (Y) est indiqué dans les graphiques du haut, pour chaque direction de mouvement de la cible. Les trajectoires 2D correspondantes sont représentées dans les figures du bas. Pour chacune d'elle, le vecteur rouge représente la direction perçue de la cible, et le vecteur bleu la direction du mouvement physique de la cible.*

individuel, et nous avons moyenné l'ensemble des directions oculaires pour chaque essai. Les données oculaires de deux sujets n'ont pu être analysées en raison de la trop grande variabilité des réponses, indépendemment de la direction de la cible. Pour les 5 autres sujets, nous n'avons analysé que les essais pour lesquels le comportement oculaire apparaissait clairement défini et cohérents[11]. Le nombre d'essais retenus est variable par sujet, mais il est toujours > 75 % du total des essais par sujets (150).

L'examen des directions oculaires révèle une plus grande hétérogénéité des distributions dans chaque condition expérimentale. Pour étudier l'effet des facteurs expérimentaux et comparer celui-ci avec ce qui a été mentionné dans le cadre des réponses perceptives, nous avons utilisé un modèle à effets mixtes, incluant les variables direction de la cible et type de stimulus comme variable prédictrices (effets fixes). L'effet aléatoire est constitué par les sujets, et la réponse mesurée est le bias dans la direction du regard. Le résultat de cette analyse met en évidence un effet de la direction de la cible sur la direction principale des réponses oculaires. Lorsque la cible a une trajectoire < 135° celles-ci sont toutes différentes de la direction moyenne observée (126,2°) lorsque la trajectoire de la cible est orientée à 135° (tous $p < ,01$, cf. listing des effets reproduit en annexe, p. xviii). D'autre part, les réponses oculaires n'apparaissent pas différentes en moyenne avec les stimuli *c+p* et *p*, par rapport au stimulus *p*, mais pour la direction 112,5°, les biais observés avec le stimulus *c+p* sont supérieurs à ceux observés avec le stimulus *c* ($p < ,01$). Malgré tout, la direction principale des réponses oculaires recouvre plus ou moins celle de la direction perçue des stimuli, comme on peut le voir dans la figure 5.16 (en haut, et en bas à gauche), qui regroupe les données observées en fonction de la direction de la cible. Notons que les valeurs figurant dans ces graphiques ne concernent que les essais retenus pour les analyses (cf. supra). Les biais absolus sont en moyenne plus importants lorsque la direction de la cible est de 90 ou 112,5°, et à peu près comparables pour les autres conditions.

5.3.5 Discussion

Un premier résultat de cette expérience est que les réponses perceptives semblent, comme dans l'expérience précédente, résulter d'une combinaison des informations de mouvement portées par la cible et le cadre virtuel. La composante de vitesse horizontale de la cible est perçue comme plus importante lorsque le cadre virtuel se déplaçe horizontalement en phase selon une direction opposée à celle de la cible. Mais, la manipulation du type de cadre virtuel et l'utilisation d'un segment-cible se déplaçant obliquement ou verticalement induit quelques différences par rapport à l'expérience précédente.

[11]Certains essais étaient en effet très bruités et le comportement oculaire était difficilement « interprétable » au regard de la stimulation visuelle.

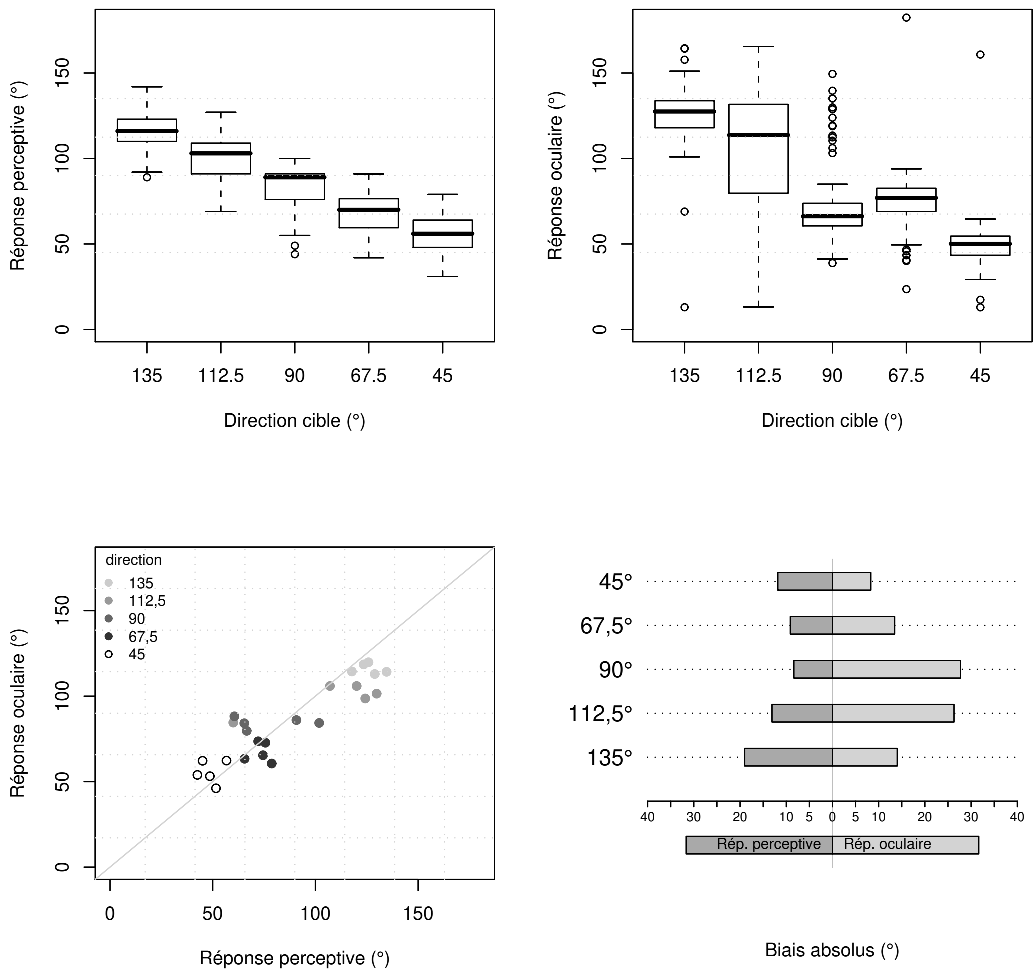


Fig. 5.16. – (Haut) *Distribution des réponses perceptives (direction perçue), et de la direction principale des réponses oculaires en fonction de la direction de la cible.* (Bas) *Diagramme bivarié de la direction des réponses oculaires en fonction de la direction perçue pour 5 sujets, en fonction de la direction de la cible (gauche). Les biais absolus moyens en fonction de la direction de la cible sont reportés à droite.*

Dans un premier temps, on constate que les réponses des sujets présentent des biais directionnels par rapport à la direction physique des stimuli lorsque celle-ci est orientée à ±45° par rapport à la verticale (13°), alors que l'on observait des biais de moindre amplitude dans l'expérience précédente (Exp. 5a, 4,7°) . De même, on observe des biais moins prononcés lorsque la trajectoire de la cible est verticale (6,5°), alors que c'est également la condition pour laquelle on observait les biais maximums dans l'expérience précédente (Exp. 5a, 33,5°). Le choix de notre stimulus cible semble a priori pouvoir expliquer ce type de résultats, si l'on considère que l'interprétation de la direction réelle de ce segment orienté résulte d'interactions dynamiques entre des détecteurs locaux de mouvement analysant sélectivement le centre du segment et ses extrémités. Comme cela est illustré dans la figure 5.17, la direction perçue pourrait résulter d'une combinaison des vecteurs locaux de vitesse portés par ces parties du stimulus et analysés sélectivement par des neurones activés par ce type d'informations, comme cela a été proposé à partir de données psychophysiques (Lorenceau, Shiffrar, Wells & Castet, 1993; Lalanne & Lorenceau, 2006) et électrophysiologiques (e.g. Pack & Born, 2001; Pack, Gartland & Born, 2004). Bien que les extrêmités du segment portent des informations de mouvement 2D compatibles avec la direction physique du stimulus, l'analyse par des détecteurs de mouvement, au champ récepteur spatialement limité, du centre de ce segment fournit un signal biaisé, car orthogonal à l'orientation du segment (pour une revue de cette problématique, Lorenceau & Shiffrar, 1999). Ainsi, la direction résultante est une combinaison d'informations de mouvement correctes et d'informations biaisées, qui pourrait expliquer les biais plus importants observés lorsque la trajectoire de la cible est oblique. En revanche, lorsque la cible se déplace verticalement, il n'y aucun conflit entre ces deux types d'informations locales, et les détecteurs locaux de mouvement signalent dans les deux cas la même direction, qui correspond à la direction physique du stimulus : ceci contribuerait à diminuer les biais de réponse pour cette direction, en renforçant l'influence de ces signaux portés par la cible par rapport à ceux du cadre virtuel. Ceux-ci ne sont toutefois pas entièrement écartés de l'estimation finale puisque des biais d'environ 10° sont observés pour cette direction de la cible avec le stimulus cadre + points.

D'autre part, ces biais sont modulés par le type de stimulus inducteur, et contrairement à nos hypothèses initiales, les biais observés avec le stimulus cadre + points sont en moyenne plus importants (18,3°) que ceux observés avec le stimulus composé de points en translation (8,8°), indépendemment de la trajectoire[12]. De plus, on observe une proportion non négligeable de biais avec le stimulus cadre + points lorsque la trajectoire de la cible est verticale (Fig. 5.13), ce qui suggère que ce type de mouvement contextuel induit des biais « résistants » puisque dans ce cas la direction analysée par des détecteurs locaux de mouvement correspond à la direction physique du mouvement de la cible (cf. supra). Or, on aurait pu s'attendre à ce que les points en translation (*p*) induisent des biais plus importants dans la mesure où les signaux locaux de mouvement de

[12]Malgré l'interaction significative entre les deux facteurs, cette supériorité des biais pour le stimulus *c+p* est observée pour toutes les directions de la cible.

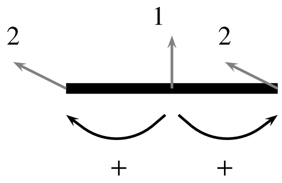


Fig. 5.17. – *Illustration du principe de combinaison de signaux de vitesse lors de l'analyse du mouvement d'un segment tel que celui utilisé dans notre expérience. Les extrêmités du segment fournissent des informations non-ambigües et signalent la direction correcte du mouvement physique. L'analyse par un détecteur spatialement localisé des informations locales de mouvement au centre du segment fournit un signal de vitesse erroné. La combinaison de ces deux types d'informations peut alors biaiser significativement la direction perçue du mouvement du segment.*

ces points sont clairement définis sur le plan spatial, tandis que pour le stimulus cadre + points, les points ne possèdent pas de composante de vitesse propre : leur position est simplement assujettie au déplacement du cadre virtuel qu'ils définissent et ils ne possèdent qu'une durée de vie limitée. Le mouvement du stimulus inducteur est en fait constitué par le déplacement d'une texture de points de durée de vie variable. On aurait pu supposer que l'extraction d'informations de mouvement à partir de ce stimulus serait plus difficile que dans le cas des points en translation. Une interprétation plausible de ces résultats est que lorsque le stimulus inducteur n'est composé que d'un ensemble de points en translation horizontale (p), les bords verticaux de la fenêtre virtuelle dans laquelle se déplace la cible sont beaucoup mieux définis sur le plan spatial en raison de phénomènes d'accrétion des points sur les bords virtuels de celle-ci. Ce phénomène induit une impression de contours virtuels, dont on sait qu'ils peuvent activer sélectivement certaines cellules des aires V1 et V2 (e.g. von der Heydt & Peterhans, 1989; Ramsden, Chou & Roe, 2001). De la sorte, la saillance perceptive de ces bords verticaux a pu fournir un cadre de référence fixe, entourant la surface carrée dans laquelle se déplace la cible et atténuant ainsi le codage allocentré de son mouvement[13]. Enfin, dans le cas du stimulus inducteur composé simplement du déplacement du cadre sur la surface constituée par les points de durée de vie limitée (c), on peut aurait également pu supposer que la contribution de ces informations de

[13]Une manière de vérifier cette hypothèse consisterait à varier la taille des points, de sorte qu'à l'extrême, les contours de la fenêtre virtuelle pourraient paraître entièrement visibles pendant de brèves périodes de temps

mouvement de second-ordre est diminuée lors de la combinaison vectorielle des informations de mouvement portées par la cible et le cadre. On constate toutefois que ce type de stimulus induit des biais en moyenne supérieurs (10,3°) à ceux observés avec les points en translation (8,8°), ce qui suggère qu'une fenêtre virtuelle, bien que faiblement déterminée sur le plan spatial, induit des biais plus importants.

En conclusion, il semble que ce soit réellement la présence d'un cadre virtuel *mobile* qui induise ces effets illusoires, et pas seulement des informations de mouvement portées par des stimuli séparés sur le plan spatial du stimulus-cible. Mais le fait que les biais soient maximum lorsqu'une fenêtre définie par une surface de points (c+p) se déplace en phase avec la cible souligne que ces effets contextuels sont liés à la perception d'une forme clairement identifiée comme pouvant contituer un cadre rigide et mobile. Ceci est intéressant car cela souligne que des interactions entre forme et mouvement, que nous avions déjà évoquées dans les chapitres précédents, sont potentiellement impliquées dans la modulation des réponses perceptives lorsqu'il s'agit d'identifier la direction du mouvement d'une cible. Or dans ce cas, ces informations de forme et de mouvement sont portées par le stimulus inducteur, et non par la cible comme dans le cas des « stimuli-ouevrtures ».

En dernier lieu, l'observation d'une modulation des réponses oculaires en réponse à ce type de stimulation, bien que notre méthode d'analyse demeure relativement sommaire, suggère que ces effets contextuels ne se limitent pas exclusivement aux réponses perceptives comme le suggèrent Bridgeman et coll. (Bridgeman et al., 1981, 2000), et que les informations de mouvement sont intégrées dans le système de contrôle assurant le comportement oculaire. Les données oculaires recueillies semblent indiquer que le suivi oculaire de la cible qui combine des phases de poursuite lente et des mouvements de nature saccadique est également biaisé par les informations contextuelles, bien que nous n'ayons pas réussi à mettre en évidence de dépendance marquée au type de stimulus inducteur. Ces données sont tout de même en accord avec celles évoquées en introduction, qui montrent que la direction du regard en réponse à ce genre de stimulation est une combinaison de ces deux types de mouvements (Collewijn & Tamminga, 1986; Zivotofsky et al., 1995; Soechting et al., 2001). Néanmoins, les données que nous avons recueillies sont assez hétérogènes en fonction des sujets, et une analyse séparée des composantes saccadiques et de celles plus spécifiquement liées à la poursuite pourrait permettre d'étudier plus spécifiquement l'influence du stimulus inducteur sur celles-ci.

D'autre part, il serait intéressant d'utiliser le même type de stimulation (i) en variant l'orientation de la barre et (ii) en étendant l'éventail des directions possibles pour la cible. L'introduction de segments-cible orientés différemment permettrait en effet de valider notre hypothèse interprétative concernant l'effet des interactions potentielles entre des détecteurs de mouvement localisés analysant sélectivement certaines parties du segment (centre *vs.* extrêmités). *A priori*, on devrait pouvoir annuler ces interactions locales en présentant le stimulus orienté dans l'axe de son mouvement[14]. D'autre part, l'hypothèse que l'effet contextuel puisse être expliqué, comme dans notre Expérience 5, par un codage allocentré de la position de la cible par rapport au cadre suggère des expériences complémentaires consistant à varier la cohérence perceptive du stimulus inducteur. Nous avons vu dans cette expérience que le cadre perçu comme étant rigide (c+p) induit des biais plus importants qu'un stimulus animé d'un mouvement de second ordre (c) ou qu'une texture de points animée d'un mouvement de translation avec 90 % de cohérence globale. Enfin, il serait intéressant de reprendre le même matériel expérimental dans une tâche de poursuite oculo-manuelle. Certaines études utilisant ce type de double tâche de poursuite d'une cible en mouvement sur une texture en mouvement ont en effet montré que le gain en vitesse de ces deux effecteurs était affecté par la présence d'un mouvement contextuel de direction opposée (Masson et al., 1995).

En conclusion, ces deux expériences utilisant des configurations de mouvement induit mettent en évidence que des informations de mouvement contextuel, extérieures à celles portées par le stimulus-cible, peuvent modifier sensiblement la perception de la direction du mouvement de la cible et les réponses motrices de poursuite de cette même cible. Ces résultats diffèrent notablement des résultats rapportés par Bridgeman et al. (1981), qui montrent que seuls les jugements perceptifs sont affectés par ce type de configuration. Par ailleurs, ils soulignent l'influence des informations de forme sur l'analyse des informations de mouvement dans la scène perceptive. En particulier, nos résultats suggèrent que la combinaison des signaux de mouvement contextuel et ceux portés par la cible pourraient être modulée par le fait que le stimulus inducteur soit perçu comme une entité perceptive cohérente.

[14]ce que nous avons vérifié pour la direction verticale

Chapitre 6

Conclusions et perspectives

. . . ou redouté notre intellect.

R Llinàs (1986)

6.1 Synthèse des résultats

Nous avons étudié dans cette thèse l'influence (i) de la manipulation de l'information visuelle portant sur les propriétés de l'objet assurant sa cohérence perceptive, ainsi que (ii) des informations contextuelles de mouvement, i.e. externes à l'objet d'interaction, sur les performances tout autant perceptives que sensorimotrices. Les principaux résultats de ce travail montrent que

- la cohérence perceptive de cibles visuelles affecte de manière comparable les réponses perceptives de nature catégorielle et les réponses sensorimotrices de pointage portant sur la localisation de ces stimuli sur l'écran, tout en soulignant une sélectivité du traitement des informations de forme (indices géométriques) lors de l'identification de la position spatiale des stimuli ;
- la qualité de la poursuite manuelle de ce type de cibles est largement dépendante de leur cohérence perceptive, tandis que la conduite de ces mêmes cibles, qui servent alors de rétrocontrôle visuel de l'action en cours de réalisation, est beaucoup moins affectée par leur cohérence, suggérant que les réafférences proprioceptives associées à des modèles internes spécialisés dans la production d'actions motrices stéréotypées compensent l'appauvrissement du retour visuel ;

– les performances perceptives, oculaires et manuelles présentent des biais directionnels similaires lorsque le sujet analyse et poursuit le mouvement illusoire d'une cible, induit par des informations contextuelles de mouvement.

Ces résultats démontrent que les réponses sensorimotrices sont largement tributaires de l'analyse préalable des informations de mouvement assurant la stabilité du percept, même si celui-ci est erroné.

Avec nos « stimuli-ouvertures » (chap. 3 et 4), la perception d'un mouvement cohérent nécessite l'*intégration* des informations locales de mouvement. Celle-ci est possible lorsque les stimuli sont partiellement masqués par des ouvertures contrastées, qui fournissent des informations extrinsèques d'occlusion. Elle est beaucoup plus difficile avec des ouvertures invisibles, et apparaît dépendant de la configuration géométrique du stimulus. Lorsque le mouvement global est perçu de manière cohérente, il est possible d'en dériver des informations sur la position du centre invisible de ces stimuli, comme en témoigne la modulation des performances perceptives de localisation spatiale de ces stimuli en fonction de leur cohérence perceptive. Mais, cette modulation n'affecte pas seulement les réponses perceptives de localisation ou de discrimination de mouvement (Lorenceau & Alais, 2001) puisqu'on l'observe également avec des réponses sensorimotrices médiées par différents effecteurs (oeil + main) et dans différentes conditions d'exécution de la réponse (poursuite + pointage). Ces résultats complémentent les résultats préalablement établis par Stone et coll. (Stone et al., 2000; Beutter & Stone, 2000; Stone & Krauzlis, 2003), en montrant que cet effet de la cohérence perceptive ne se limite pas au contrôle oculomoteur. Ils suggèrent également une extension aux résultats de Lorenceau & Alais (2001) : la facilitation observée lorsqu'il s'agit de localiser la croix, en comparaison du carré et du chevron, qui diffère de ce qui a été observé par ces auteurs lorsque la tâche consiste à déterminer le mouvement de ces stimuli, pourrait sous-tendre une utilisation différentielle des attributs liés à la forme et au mouvement selon la nature de la tâche. Dans le cas d'une simple discrimination de la direction de mouvement, les indices géométriques liés à la forme considérée pourraient implicitement être moins utilisés, bien qu'ils contraignent tout de même la perception d'un mouvement cohérent. Ils seraient en revanche mieux exploités lorsque la tâche vise à l'identification du centre de l'objet, nécessaire à sa localisation spatiale, car ils fournissent des informations plus précises, bien que coûteuses d'un point de vue temporel. Cette idée n'est bien évidemment pas en désaccord avec l'idée que le traitement de la forme interfère avec celui des informations de mouvement (Lorenceau & Alais, 2001), mais nos résultats indiquent que ces interactions forme-mouvement pourraient être dépendantes de l'objet spécifique de l'analyse visuelle (position *vs.* mouvement).

Dans la configuration de mouvement induit (chap. 5), une perception correcte du mouvement de la cible nécessiterait au contraire la *segmentation* des informations locales de mouvement portées par celle-ci et par le cadre qui se déplace en phase avec elle. Or, il semble que la direction perçue dans ce type de stimulation résulte d'une intégration automatique des deux types de signaux de mouvement. Ce processus d'intégration n'affecte pas seulement les réponses perceptives mais influence également la poursuite manuelle ou oculaire de la cible, comme l'ont déjà montré d'autres études (e.g. Soechting et al., 2001; Zivotofsky et al., 1995). Les mécanismes responsables de cette combinaison vectorielle des informations de mouvement ne sont pas clairement établis, mais nos résultats indiquent que celle-ci dépend également de la perception d'un cadre clairement défini sur le plan spatial, ou en d'autres termes d'une « bonne forme », au sens de la *Gestalt*. Encore une fois, ceci fait apparaître des interactions entre le traitement des informations de mouvement et celui des informations liées à la configuration géométrique du stimulus inducteur. Ceci n'est pas incompatible avec l'hypothèse que l'effet de mouvement induit reposerait sur l'usage implicite d'un cadre de référence comme cela a été proposé pour l'effet Roelofs (Dassonville & Bala, 2004), mais cela nécessite de considérer qu'un tel cadre de référence puisse être codé de manière dynamique.

En conclusion, nos travaux soulignent la difficulté de maintenir à jour une représentation précise de la position spatiale d'une cible visuelle en présence de mouvements locaux nécessitant d'être intégrés ensemble (« stimuli-ouvertures ») ou ségrégés (mouvement induit) pour assurer la perception correcte d'un mouvement global et cohérent, guidant à la fois le système de décision et le comportement oculo-manuel. Cette covariation entre les réponses sensorimotrices et perceptives adresse la question de la nature des représentations de l'environnement d'interaction qui sont susceptibles de guider ces deux activités, et nous proposons que les systèmes assurant le maintien de la poursuite oculaire et manuelle pourraient utiliser les mêmes informations intégrées que celles qui sont utilisées dans le cadre d'une décision perceptive.

6.2 Des représentations partagées pour la perception et l'action

L'idée que les systèmes perceptifs et sensorimoteurs utilisent des représentations partagées de l'environnement s'écarte notablement d'un modèle selon lequel l'information visuelle serait traitée de manière différentielle selon la finalité de la tâche (Goodale & Milner, 1992), ou aboutirait à des représentations séparées de l'environnement (Bridgeman et al., 2000). Or, ce principe de représentations partagées permet au contraire d'assurer que le comportement moteur s'« accorde » avec un percept cohérent et unifié de l'environnement d'interaction, comme le soulignent Krauzlis & Stone (1999). De plus, nous avons présenté dans le chapitre 2 (§ 2.2.2, pp. 20-25) un ensemble de résultats allant dans ce sens, et les récents articles des défenseurs de réprésentations distinctes pour la perception et l'action pointent également du doigt les nuances possibles à une conception strictement dichotomique (Goodale & Westwood, 2004; Dassonville et al., 2004).

Il est indéniable que nous pouvons traiter l'information spatiale de manière très rapide et souvent inconsciente (e.g. Goodale, Pelisson & Prablanc, 1986; Desmurget et al., 2001), dans le cadre de geste d'atteinte en particulier. Or, d'une part, cette appréhension de l'espace d'action et de l'objet d'interaction est souvent réalisée au travers de diverses modalités sensorielles (Lalanne et al., 2004), même si l'information visuelle prédomine lors du traitement de l'information spatiale. On pourrait donc penser, comme le suggèrent Smeets et al. (2002), que la dichotomie proposée pour les activités perceptives visuelles et sensorimotrices devrait se retrouver lorsque la saisie d'information implique la modalité auditive par exemple, or peu de travaux se sont intéressés à ce champ de recherches[1].

D'autre part, les objets avec lesquels nous interagissons dans l'environnement impliquent souvent des processus complexes d'identification perceptive, en relation avec les informations stockées en mémoire, et qui nous permettent de mieux appréhender les propriétés de cet objet dans le cadre d'une action intentionnelle dirigée vers celui-ci. En particulier, dans les tâches visuo-manuelles, l'étude des propriétés du système sensorimoteur a souvent amené les chercheurs à circonscrire l'espace d'action à un simple stimulus lumineux et/ou à exclure les in-

[1]En adaptant leur protocole sur l'effet Roelofs dans la modalité auditive, Bridgeman, Aiken, Allen & Maresh (1997a, cité par Smeets et al., 2002) n'ont pas réussi à mettre en évidence de dissociation entre les réponses perceptives et sensorimotrices : lorsqu'une source sonore est entourée par un ensemble de haut-parleurs délivrant un son de même caractéristique, la position de la source-cible est perçue comme étant décalée dans une direction opposée au décalage du « cadre sonore », mais les réponses sensorimotrices sont également biaisées dans ce sens.

formations visuelles relatives au déplacement segmentaire : dans ce contexte expérimental, les propriétés structurales de l'objet ne sont généralement pas soumises à des variations dynamiques complexes, portant à la fois sur la forme et le mouvement de l'objet-cible. Elles supposent d'une certaine manière un traitement direct et « sans ambiguïtés » de l'information visuelle. Or, l'interprétation d'une scène visuelle repose sur notre capacité d'intégrer et de différencier des informations structurales, comme la couleur, la forme, le mouvement, selon qu'elles portent sur un même objet ou des objets différents. Ceci s'avère extrêmement important, d'un point de vue écologique, dans la mesure où il arrive fréquemment que certains objets ne soient que partiellement visibles : ces situations peuvent résulter de l'occlusion d'une partie d'un objet par un autre objet, de phénomènes de transparence dans lesquels l'observateur doit décider lequel des deux objets est situé derrière l'autre, ou lorsque l'observateur doit estimer la direction du mouvement global d'un ensemble composé de plusieurs éléments locaux se déplaçant dans des directions plus ou moins similaires. Plus généralement, la structuration d'une scène visuelle peut être considérée comme la constitution d'unités perceptives indépendantes, et les mécanismes par lesquels l'observateur y parvient sont connus sous le terme de « liage perceptif » (e.g. Roskies, 1999). Or, dans le cadre d'objets visuels en mouvement, cette analyse repose sur des interactions entre des traitements réalisés dans les voies ventrale et dorsale, impliquant notamment le LOC et le complexe MT+, dont les interactions et le degré d'indépendance ne sont pas clairement établis (e.g. Kourtzi, Bulthoff, Erb & Grodd, 2002; Yin, Shimojo, Moore & Engel, 2002). Le fait que ces interactions forme-mouvement s'observent également avec des images statiques, où les informations de mouvement ne sont pas réelles mais médiées par des indices locaux de l'image suggèrent que ces deux types d'information sont étroitement associées à la cognition spatiale et aux représentations plus conceptuelles de l'action (e.g. Krekelberg, Vatakis & Kourtzi, 2005; Kable, Kan, Wilson, Thompson-Schill & Chatterjee, 2005). Dans ce contexte, on comprend moins bien comment pourraient être établies des représentations cognitives et sensorimotrices différentes si la tâche consiste à interagir avec des objets impliquant de tels traitements multidimensionnels.

En dernier lieu, il a été proposé que l'attention spatiale pourrait non seulement moduler les caractéristiques de traitement des informations locales et globales de l'image (e.g. Kourtzi & Huberle, 2005), mais également jouer un rôle déterminant dans la coordination entre l'analyse perceptive du mouvement et le comportement oculaire, en modulant l'activité de détecteurs de mouvement, dès les premiers étages de traitement de l'information sensorielle, qui pourraient fournir des informations accessibles à ces deux systèmes (Krauzlis & Adler, 2001). Ceci suggère que le traitement des informations de mouvement, qui renseigne sur la dynamique de l'environnement et des mouvements de l'observateur, pourrait au moins être partagé par les mêmes populations de neurones, au niveau des aires MT et MST (Stone & Krauzlis, 2003; Krauzlis, 2004, 2005). Il reste à déterminer dans quelle mesure les informations plus spécifiquement liées à la forme de l'objet interagissent avec le contrôle et la planification des mouvements oculaires et manuels.

Dans ce contexte, une façon de réconcilier l'ensemble des données comportementales et neurophysiologiques est de considérer que le comportement sensorimoteur est guidé par des représentations préférentielles de l'information sensorielle, variant selon la nature de la tâche, mais qui pourraient être codées dans un espace de représentation commun (Cohen & Andersen, 2002), par exemple à l'aide d'une modulation du gain de l'activité des neurones (*'gain fields'*) du cortex pariétal (Salinas & Thier, 2000). Celles-ci pourraient être mises en relation avec les boucles de rétrocontrôle impliquées dans l'action volontaire, où le codage de l'information proprioceptive en lien avec le codage allocentré des signaux visuels jouerait un rôle prépondérant (van Beers et al., 2002; Wolpert et al., 1998; Blakemore et al., 1998; Wolpert, 1997). Ces représentations devraient en outre être suffisamment flexibles pour permettre un codage de l'information dans des référentiels spécifiques, selon les contraintes imposées par la tâche, notamment la disponibilité de la vision de l'effecteur. Ceci est en accord avec l'idée que perception et action pourraient reposer sur l'utilisation sélective de certains attributs de l'image visuelle (Smeets et al., 2002; Glover, 2004), tout en assurant des réponses rapides et adaptées aux variations brusques dans l'espace d'action (Rossetti, 1997) et l'utilisation *consciente* d'une même représentation de l'environnement (Krauzlis & Stone, 1999).

6.3 Coordination des mouvements oculaires et manuels

Les données collectées dans le cadre des études sur la coordination oculo-manuelle montrent généralement que ces deux effecteurs sont étroitement liés du point de vue spatial et temporel, bien que la qualité et les modalités de mise en œuvre de ce couplage dépendent des conditions d'exécution de ces mouvements et de la nature de la tâche (chap. 2, § 2.3, pp. 25-38).

Il est indéniable que ces deux effecteurs peuvent être recrutés séparemment, puisque l'on est capable d'effectuer des mouvements d'atteinte en direction d'une cible même si elle n'est pas perçue en vision fovéale (e.g. Crawford, Henriques & Vilis, 2000), bien que dans ce cas la précision du mouvement s'en trouve sensiblement affectée (Vercher et al., 1994; Abrams et al., 1990). En tout état de cause, il a été proposé que les informations extra-rétiniennes pourraient fournir un signal de position qui serait intégré dans la planification du geste de pointage (Lewis et al., 1998; Soechting et al., 2001). Le cortex pariétal pourrait assurer une partie des transformations sensorimotrices néecssaires au maintien d'un comportement co-ordonné du geste manuel et du comportement oculaire (Andersen & Buneo, 2002; Cohen & Andersen, 2002; Crawford et al., 2004). Dans le cadre de mouvements continus (e.g. conduite ou poursuite de cibles), il a été observé que les mouvements de ces deux effecteurs sont relativement bien corrélés (e.g. Vercher et al., 1996; Miall et al., 2001), bien qu'une fois encore, un contrôle en parallèle de ces deux systèmes puisse être mis en œuvre (Lazzari et al., 1997), en intégrant les informations efférentes (copie d'efférence issue du déplacement initial du bras) et afférentes (rétrocontrôle visuel et proprioceptif), lors de l'initiation et du maintien des mouvements de poursuite oculo-manuelle. Les données que nous avons recueillies dans le cadre de la poursuite oculo-manuelle de cibles partiellement masquées suggèrent en outre que l'efficience de ce couplage dépend de la cohérence perceptive des cibles visuelles.

Finalement, le fait que le geste manuel (e.g. conduite, dessin) semble reposer sur des règles motrices internalisées (Flash & Hogan, 1985; Viviani & Schneider, 1991), associées à des modèles internes dynamiques et adaptatifs (Wolpert, 1997; Wolpert et al., 1998), pourrait expliquer que ce type de mouvement puisse être basé sur des représentations perceptives élaborées, comme le mouvement perçu, et ne soit pas toujours contrôlé uniquement à partir d'informations de position. Le cervelet pourrait enfin contribuer pour une large part dans la coordination de ces deux grands systèmes d'interaction sensorimotrice avec l'environnement, en relation avec l'analyse perceptive de la scène visuelle, en particulier des informations de mouvement, et l'allocation de l'attention spatiale (Miall, 1998; Wolpert et al., 1998; Miall et al., 2001; Miall & Reckess, 2002; Krauzlis, 2004).

★

Bibliographie

1. Abrams, R., Dobkin, R. & Helfrich, M. (1992). Adaptive modification of saccadic eye movements. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *18*(4), 922–933.

2. Abrams, R., Meyer, D. & Kornblum, S. (1990). Eye-hand coordination : oculomotor control in rapid aimed limb movements. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *16*(2), 248–267.

3. Adam, J., Ketelaars, M., Kingma, H. & Hoek, T. (1993). On the time course and accuracy of spatial localization : basic data and a two-process model. *Acta Psychologica (Amst)*, *84*(2), 135–159.

4. Adelson, E. & Movshon, J. (1982). Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, *300*, 523–525.

5. Admiraal, M., Keijsers, N. & Gielen, C. (2003). Interaction between gaze and pointing toward remembered visual targets. *Journal of Neurophysiology*, *90*, 2136–2148.

6. Andersen, R. & Buneo, C. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *25*, 189–220.

7. Andersen, R., Snyder, L., Batista, A., Buneo, C. & Cohen, Y. (1998). Posterior parietal areas specialized for eye movements (LIP) and reach (PRR) using a common coordinate frame. *Novartis Foundation Symposium*, *218*, 109–122.

8. Andersen, R., Snyder, L., Bradley, D. & Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience*, *20*, 303–330.

9. Bacon, J., Gordon, A. & Schulman, P. (1982). The effect of two types of induced-motion displays on perceived location of the induced target. *Perception & Psychophysics*, *32*, 353–359.

10. Bair, W. & O'Keefe, L. (1998). The influence of fixational eye movements on the response of neurons in area MT of the macaque. *Visual Neuroscience*, *15*(4), 779–786.

11. Baker, J., Donoghue, J. & Sanes, J. (1999). Gaze direction modulates finger movement activation patterns in human cerebral cortex. *The Journal of Neuroscience*, *19*, 10 044–10 052.

12. Barash, S., Bracewell, R., Fogassi, L., Gnadt, J. & Andersen, R. (1991). Saccade-related activity in the lateral intraparietal area. I. Temporal properties ; comparison with area 7a. *Journal of Neurophysiology*, *66*, 1095–1108.

13. Batista, A., Buneo, C., Snyder, L. & Andersen, R. (1999). Reach plans in eye-centered coordinates. *Science*, *285*, 257–260.

14. Battaglia-Mayer, A. & Caminiti, R. (2002). Optic ataxia as a result of the breakdown of the global tuning fields of parietal neurons. *Brain*, *125*, 225–237.

15. Battaglia-Mayer, A., Ferraina, S., Marconi, B., Bullis, J., Lacquaniti, F., Burnod, Y., Baraduc, P. & Caminiti, R. (1998). Early motor influences on visuomotor transformations for reaching : a positive image of optic ataxia. *Experimental Brain Research*, *123*, 172–189.

16. Baud-Bovy, G. & Gentaz, E. (2004). The visual localization of the centre of triangles in young children and adults. *Current Psychology Letters*, *13(2)*.

17. Baud-Bovy, G. & Soechting, J. (2001). The visual localization of the center of mass of compact asymmetric two-dimensional shapes. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *27*, 692–706.

18. Beauchamp, M., Cox, R. & DeYoe, E. (1997). Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas. *Journal of Neurophysiology*, *78*, 516–520.

19. Bekkering, K., Abrams, R. & Pratt, J. (1995). Transfer of saccadic adaptation to the manual motor system. *Human Movement Science*, *14*, 155–164.

20. Berman, R. & Colby, C. (2002). Spatial working memory in human extrastriate cortex. *Physiology and Behavior*, *77*, 621–627.

21. Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement.* (Paris : Odile Jacob).

22. Beutter, B. & Stone, L. (1997). Pursuit and Direction Perception are Driven by Similar and Veridical Object-Motion Signals. *Investigative Ophtalmology & Visual Science*, *38*, S693.

23. Beutter, B. & Stone, L. (1998). Human motion perception and smooth eye movements show similar directional biases for elongated apertures. *Vision Research*, *38*, 1273–1286.

24. Beutter, B. & Stone, L. (2000). Motion coherence affects human pursuit and perception similarly. *Visual Neuroscience*, *17*, 139–153.

25. Bisley, J. & Goldberg, M. (2003). Neuronal Activity in the Lateral Intraparietal Area and Spatial Attention. *Science*, *299*, 81–86.

26. Bizzi, E., Hogan, N., Mussa-Ivaldi, F. & Giszter, S. (1992). Does the nervous system use equilibrium-point control to guide single and multiple joint movements ? *Behavioral and Brain Sciences*, *15*, 603–613.

27. Blakemore, S., Goodbody, S. & Wolpert, D. (1998). Predicting the consequences of our own actions : The role of sensorimotor context estimation. *The Journal of Neuroscience*, *18*(18), 7511–7518.

28. Blouin, J., Amade, N., Vercher, J.-L., Teasdale, N. & Gauthier, G. (2002). Visual signals contribute to the coding of gaze direction. *Experimental Brain Research*, *144*(3), 281–292.

29. Bock, O. (1987). Coordination of gaze and eye movements in tracking of sinusoidally moving targets. *Behavioral and Brain Sciences*, *24*, 93–100.

30. Bock, O. & Eckmiller, R. (1986). Goal-directed arm movements in absence of visual guidance : evidence for amplitude rather than position control. *Experimental Brain Research*, *14*, 1–8.

31. Boussaoud, D., Jouffrais, C. & Bremmer, F. (1998). Eye position effects on the neuronal activity of dorsal premotor cortex in the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, *80*, 1132–1150.

32. Bradley, D., Chang, G. & Andersen, R. (1998). Encoding of three-dimensional structure-from-motion by primate area MT neurons. *Nature*, *392*, 714–717.

33. Bremmer, F., Distler, C. & Hoffmann, K. (1997a). Eye position effects in monkey cortex. II. Pursuit- and fixation-related activity in posterior parietal areas LIP and 7A. *Journal of Neurophysiology*, *77*(2), 962–77.

34. Bremmer, F., Ilg, U., Thiele, A., Distler, C. & Hoffmann, K. (1997b). Eye position effects in monkey cortex. I. Visual and pursuit-related activity in extrastriate areas MT and MST. *Journal of Neurophysiology*, *77*(2), 944–61.

35. Bridgeman, B., Aiken, W., Allen, J. & Maresh, T. (1997a). Influence of acoustic context on sound localization : an auditory Roelofs effect. *Psychological Science*, *60*, 238–243.

36. Bridgeman, B., Gemmer, A., Forsman, T. & Huemer, V. (2000). Properties of the sensorimotor branch of the visual system. *Vision Research*, *40*, 3539–3552.

37. Bridgeman, B., Kirch, M. & Sperling, A. (1981). Segregation of cognitive and motor aspects of visual function using induced motion. *Perception & Psychophysics*, *29*, 336–342.

38. Bridgeman, B., Peery, S. & Anand, S. (1997b). Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space. *Perception & Psychophysics*, *59*, 456–469.

39. Britten, K., Shadlen, M., Newsome, W. & Movshon, J. (1992). The analysis of visual motion : a comparison of neuronal and psychophysical performance. *Journal of Neuroscience*, *12*, 4745–4765.

40. Brown, S., Kessler, K., Hefter, H., Cooke, J. & Freund, H. (1993). Role of the cerebellum in visuomotor coordination. I. Delayed eye and arm initiation in patients with mild cerebellar ataxia. *Experimental Brain Research*, *94*, 478–488.

41. Bruxbaum, L. & Coslett, H. (1998). Spatio-motor representations in reaching : evidence for subtypes of optic ataxia. *Cognitive Neuropsychology*, *15*, 279–312.

42. Bucher, N. & Palmer, S. (1985). Effects of motion on perceived pointing of ambiguous triangles. *Perception & Psychophysics*, *38*, 227–236.

43. Buneo, C., Jarvis, M., Batista, A. & Andersen, R. (2002). Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature*, *416*, 632–636.

44. Carey, D. (2001). Do action systems resist visual illusions ? *Trends in Cognitive Science*, *5*, 109–113.

45. Carey, D., Sala, S. D. & Ietswaart, M. (2002). Neuropsychological perspectives on eye-hand coordination in visually-guided reaching. *Progress in Brain Research*, *140*, 311–327.

46. Carlton, L. (1981). Processing visual feedback information for movement control. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *7*, 1019–1032.

47. Castiello, U., Paulignan, Y. & Jeannerod, M. (1991). Temporal dissociation of motor responses and subjective awareness. A study in normal subjects. *Brain*, *114*, 2639–2655.

48. Cavada, C. & Goldman-Rakic, P. (1989). Posterior parietal cortex in rhesus monkey : I. Parcellation of areas based on distinctive limbic and sensory cortico-cortical connections. *Journal of Comparative Neurology*, *287*, 393–421.

49. Celebrini, S. & Newsome, W. (1995). Microstimulation of extrastriate area MST influences performance on a direction discrimination task. *Journal of Neurophysiology*, *73*, 437–448.

50. Chua, R. & Elliot, D. (1993). Visual regulation of manual aiming. *Human Movement Science*, *12*, 365–401.

51. Chukoskie, L. & Movshon, J. (2002). Visual responses of MT neurons during smooth pursuit eye movements. Dans *Vision Science Society Abstracts*.

52. Clover, D. & Boussaoud, D. (2000). Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *Journal of Neurophysiology*, *84*, 2703–2708.

53. Coello, Y., Orliaguet, J.-P., Prablanc, C. & Barraud, P. (1997). Subjective sense of hand location in a pertubed pointing task : a test for feedback processing. *Current Psychology of Cognition*, *16*, 585–608.

54. Cohen, Y. & Andersen, R. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Neuroscience Review*, *3*, 553–562.

55. Colby, C. (1996). Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron*, *20*, 15–24.

56. Colby, C., Duhamel, J. & Goldberg, M. (1993). Ventral intraparietal area of the macaque : anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology*, *69*, 902–914.

57. Colby, C., Duhamel, J. & Goldberg, M. (1995). Oculocentric spatial representation in parietal cortex. *Cerebral Cortex*, *5*, 470–481.

58. Colby, C. & Duhamel, J.-R. (1996). Spatial representations for action in parietal cortex. *Cognitive Brain Research*, *5*, 105–115.

59. Colby, C. & Goldberg, M. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *22*, 319–349.

60. Collewijn, H. & Tamminga, E. (1984). Human smooth and saccadic eye movements during voluntary pursuit of different target motions on different backgrounds. *Journal of Physiology*, *351*, 217–250.

61. Collewijn, H. & Tamminga, E. (1986). Human fixation and pursuit in normal and open-loop conditions : effects of central and peripheral retinal targets. *Journal of Physiology*, *379*, 109–129.

62. Corbetta, M. (1998). Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations : identical, independent, or overlapping neural systems ? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *95*, 831–838.

63. Courtney, S., Petit, L., Maisog, J., Ungerleider, L. & Haxby, J. (1998). An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, *279*, 1347–1351.

64. Crawford, J., Henriques, D. & Vilis, T. (2000). Curvature of visual space under vertical eye rotation : implications for spatial vision and visuomotor control. *The Journal of Neuroscience*, *20*, 1360–1368.

65. Crawford, J., Medendorp, W. & Marotta, J. (2004). Spatial transformations for eye-hand coordination. *Journal of Neurophysiology*, *92*, 10–19.

66. Culham, J., Brandt, S., Cavanagh, P., Kanwisher, N., Dale, A. & Tootell, R. (1998). Cortical fMRI activation produced by attentive tracking of moving targets. *Journal of Neurophysiology*, *80*, 2657–2670.

67. Dassonville, P. & Bala, J. (2004). Percepion, action, and Roelofs effect : A mere illusion of dissociation. *PLoS Biology*, *2*, e364.

68. Dassonville, P., Bridgeman, B., Bala, J., Thiem, P. & Sampanes, A. (2004). The induced Roelofs effect : two visual systems or the shift of a single reference frame ? *Vision Research*, *44*, 603–611.

69. Daunys, G., Laurutis, V. & Spakov, O. (2001). Eye and hand trancking of 2D pseudo-random target. Dans *3rd Conference on sensorimotor control in mens and machines*.

70. de Graaf, J., Pélisson, D., Prablanc, C. & Goffart, L. (1995). Modifications in end positions of arm movements following short-term saccadic adaptation. *NeuroReport*, *6*(13), 1733–1736.

71. Desmurget, M., Grea, H., Grethe, J., Prablanc, C., Alexander, G. & Grafton, S. (2001). Functional anatomy on nonvisual feedback loops during reaching : a positron emission tomography study. *The Journal of Neuroscience*, *21*, 2919–2928.

72. de'Sperati, C. & Viviani, P. (1997). The Relationship between Curvature and Velocity in Two-Dimensional Smooth Pursuit Eye Movements. *The Journal of Neuroscience*, *17*, 3932–3945.

73. Deubel, H. & Schneider, W. (1996). Saccade target selection and object recognition : evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research*, *36*, 1827–1837.

74. Duhamel, J.-R., Colby, C. & Goldberg, M. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, *255*, 90–92.

75. Duncker, K. (1929). Über induzierts Bewegung. *Psychologische Forschung*, *12*, 180–259.

76. Duncker, K. (1938). *Source book of Gestalt psychology* (London : Kegan Paul, Trench, Trubnser & Co.).

77. Elliot, D., Calvert, R., Jaeger, M. & Jones, R. (1990). A visual representation and the control of manual aiming movements. *Journal of Motor Behavior*, *22*, 327–346.

78. Elliot, D., Chua, R. & Pollock, B. (1994). The influence of intermittent vision on manual aiming. *Acta Psychologica*, *85*, 1–13.

79. Elliot, D., Chua, R., Pollock, B. & Lyons, J. (1995). Optimizing the use of vision in manual aiming : the role of practice. *Quaterly Journal of Experimental Psychology*, *48A*, 72–83.

80. Ernst, M. & Banks, M. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, *415*(6870), 429–433.

81. Felleman, D. & van Essen, D. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, *1*, 1–47.

82. Ferraina, S., Battaglia, M., Genovesio, A., Marconi, B., Onorati, P. & Caminiti, R. (2001). Early coding of visuomanual coordination during reaching in parietal area PEC. *Journal of Neurophysiology*, *85*, 462–467.

83. Ferraina, S., Johnson, P., Garasto, M., Bataglia-Mayer, A., Ercolanil, L., Bianchi, L., Lacquaniti, F. & Caminiti, R. (1997). Combination of Hand and Gaze Signals During Reaching : Activity in Parietal Area 7m of the Monkey. *Journal of Neurophysiology*, *77*, 1034–1038.

84. Fischer, M. (1999). An investigation of attention allocation during sequential eye movements tasks. *Quaterly Journal of Experimental Psychology*, *52*, 649–677.

85. Flanders, M., Tillery, S. H. & Soechting, J. (1992). Early stages in a sensorimotor transformation. *Behavioral and Brain Sciences*, *15*, 309–362.

86. Flash, T. & Hogan, N. (1985). The coordination of arm movements : An experimental confirmed mathematical model. *The Journal of Neuroscience*, *5*(7), 1688–1703.

87. Foulkes, A. & Miall, R. (2000). Adaptation to visual feedback delays in a human manual tracking task. *Experimental Brain Research*, *131*(1), 101–110.

88. Fourneret, P. & Jeannerod, M. (1998). Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects. *Neuropsychologia*, *36*, 1133–1140.

89. Frens, M. & Erkelens, C. (1991). Coordination of hand movements and saccades : evidence for a common and a separate pathway. *Experimental Brain Research*, *85*(3), 682–690.

90. Freyd, J. & Finke, R. (1984). Representational momentum. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory and Cognition*, *10*, 126–132.

91. Fuchs, A., Reiner, D. & Pong, M. (1996). Transfer of gain changes from targeting to other types of saccade in the monkey : constraints on possible sites of saccadic gain adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *76*, 2522–2535.

92. Gallistel, C. (1980). *The organization of action : a new synthesis.* (Hillsdale, NJ : Erlbaum Associates).

93. Gauthier, G., Vercher, J.-L., Mussa, I. & Marchetti, E. (1988). Oculo-manual tracking of visual targets : control learning, coordination control and coordination model. *Experimental Brain Research*, *73*, 127–137.

94. Gegenfurtner, K., Xing, D., Scott, B. & Hawken, M. (2003). A comparison of pursuit eye movement and perceptual performance in speed discrimination. *Journal of Vision*, *3*, 865–876.

95. Georgopoulos, A. (1986). On reaching. *Annual Review of Neuroscience*, *9*, 147–170.

96. Ghez, C., Gordon, J., Ghilardi, M., Christakos, C. & Cooper, S. (1990). Roles of proprioceptive input in the programming of arm trajectories. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, *55*, 837–847.

97. Gibson, J. (1966). *The senses considered as perceptual systems.* (Boston : Houghton-Mifflin).

98. Gibson, J. (1979). *The ecological approach to visual perception.* (Boston : Houghton-Mifflin).

99. Glickstein, M. (2000). How are visual areas of the brain connected to motor areas for the sensory guidance of movement. *Trends in Neurosciences*, *23*, 613–617.

100. Glover, S. (2004). Separate visual representations in the planning and control of action. *Brain and Behavioral Science*, *27*, 3–78.

101. Glover, S. & Dixon, P. (2001). Dynamic illusion effects in a reaching task : evidence for separate visual representations in the planning and control of reaching. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *27*, 560–572.

102. Glover, S. & Dixon, P. (2002). Dynamic effects of the Ebbinghaus illusion in grasping : support for a planning/control model of action. *Perception & Psychophysics*, *64*, 266–278.

103. Goodale, M. & Humphrey, G. (1998). The objects of action and perception. *Cognition*, *67*, 181–207.

104. Goodale, M. & Milner, A. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, *15*(1), 20–25.

105. Goodale, M., Milner, A., Jakobson, L. & Carey, D. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, *349*(1), 154–156.

106. Goodale, M., Pelisson, D. & Prablanc, C. (1986). Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature*, *320*, 748–750.

107. Goodale, M. & Westwood, D. (2004). An evolving view of duplex vision : separate but interacting cortical pathways for perception and action. *Current Opinion in Neurobiology*, *14*, 203–211.

108. Gordon, J., Ghilardi, M. & Ghez, C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Experimental Brain Research*, *99*(1), 97–111.

109. Gordon, J., Ghilardi, M. & Ghez, C. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. I. Spatial errors. *Journal of Neurophysiology*, *73*(1), 347–360.

110. Gottlieb, J. (2002). Parietal mechanisms of target representation. *Current Opinion in Neurobiology*, *12*, 134–140.

111. Graziano, M. (1999). Where is my arm ? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *96*, 10 418–10 421.

112. Graziano, M. & Gross, C. (1998). Spatial maps for the control of movement. *Current Opinion in Neurobiology*, *8*, 195–201.

113. Greger, B. & Andersen, R. (2002). Gain adaptation did not transfer between visually-guided and memory-guided saccades under conditions of dim illumination. *Society for Neuroscience Abstract*, *265*, 13.

114. Haffenden, A. & Goodale, M. (1998). The effect of pictorial illusion on prehension and perception. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, *10*, 122–136.

115. Harris, C. & Wolpert, D. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, *394*, 780–784.

116. Hayhoe, M., Aivar, P., Shrivastavah, A. & Mruczek, R. (2002). Visual short-term memory and motor planning. *Progress in Brain Resarch*, *140*, 349–363.

117. Helsen, W., Elliott, D., Starkes, J. & Ricker, K. (2000). Coupling of eye, finger, elbow, and shoulder movements during manual aiming. *Journal of Motor Behavior*, *32*(3), 241–248.

118. Henriques, D., Klier, E., Smith, M., Lowy, D. & Crawford, J. (1998). Gaze-centered remapping of remembered visual space in an open-loop pointing task. *The Journal of Neuroscience*, *18*, 1583–1594.

119. Henriques, D., Medendorp, W., Khan, A. & Crawford, J. (2002). Visuomotor transformations for eye-hand coordination. *Progress in Brain Resarch*, *140*, 329–340.

120. Herman, R., Herman, R. & Maulucci, R. (1981). Visually triggered eye-arm movements in man. *Experimental Brain Research*, *42*(3-4), 392–398.

121. Holtzman, J., Sedgwick, H. & Festinger, L. (1978). Interaction of perceptually monitored and unmonitored efferent commands for smooth pursuit eye movements. *Vision Research*, *18*, 1545–1555.

122. Horstmann, A. & Hoffmann, K.-P. (2005). Target selection in eye-hand coordination : Do we reach to where we look or do we look to where we reach ? *Experimental Brain Research*, *167*, 187–195.

123. Houk, J., Buckingham, J. & Barto, A. (1996). Models of the cerebellum and motor learning. *Behavioral and Brain Sciences*, *19(3)*, 368–383.

124. Hubbard, T. & Motes, M. (2002). Does representational momentum reflect a distorsion of the length or the endpoint of a trajectory ? *Cognition*, *82*, B89–B99.

125. Ingram, H., van Donkelaar, P., Cole, J., Vercher, J.-L., Gauthier, G. & Miall, R. (2000). The role of proprioception and attention in a visuomotor adaptation task. *Experimental Brain Research*, *132*, 114–126.

126. Ishimura, G. (1995). Visuomotor factors for action capture. *Investigative Ophtalmology and Visual Science (Supplement)*, *36*(S357), S357.

127. Ishimura, G. & Shimojo, S. (1994). Voluntary action captures visual motion. *Investigative Ophtalmology and Visual Science (Supplement)*, *35*(1275), 1275.

128. Jeannerod, M. (1988). *The neural and behavioral organization of goal-directed movements.* (Oxford : Oxford University Press).

129. Jeannerod, M. (1994). The representaing brain : neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, *17*(2), 187–245.

130. Jeannerod, M. (1997). *The cognitive neuroscience of action.* (Oxford, UK : Blackwell).

131. Johansson, R., Westling, G., Bäckström, A. & Flanagan, J. (2001). Eye-hand coordination in object manipulation. *The Journal of Neuroscience*, *21*(17), 6917–6932.

132. Jordan, M. & Wolpert, D. (1999). *The cognitive neurosciences*, chapitre Computational motor control. (Cambridge, MA : MIT Press), (p. 601–620).

133. Jouffrais, C. & Boussaoud, D. (1999). Neuronal activity related to eye-hand coordination in the primate premotor cortex. *Experimental Brain Research*, *128*, 205–209.

134. Kable, J., Kan, I., Wilson, A., Thompson-Schill, S. & Chatterjee, A. (2005). Conceptual representations of action in the lateral temporal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *17*, 1855–1870.

135. Kerzel, D., Hommel, B. & Bekkering, H. (2001). A simon effect induced by induced motion and location : Evidence for a direct linkage of cognitive and motor maps. *Perception & Psychophysics*, *63*, 862–874.

136. Khan, M. & Franks, I. (2000). The effect of practice on component submovements is dependent on the availability of visual feedback. *Journal of Motor Behavior*, *32*(3), 227–240.

137. Khan, M., Franks, I. & Goodman, D. (1998). The effect of practice on the control of rapid aiming movements : Evidence for an interdependency between programming and feedback processing. *Quaterly Journal of Experimental Psychology*, *51A*, 425–444.

138. Koken, P. & Erkelens, C. (1992). Influences of hand movements on eye movements in tracking tasks in man. *Experimental Brain Research*, *88*(3), 657–664.

139. Kording, K. & Wolpert, D. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, *427*, 244–247.

140. Kourtzi, Z., Bulthoff, H., Erb, M. & Grodd, W. (2002). Object-selective responses in the human motion area MT/MST. *Nature Neuroscience*, *5*, 17–18.

141. Kourtzi, Z. & Huberle, E. (2005). Spatiotemporal characteristics of form analysis in the human visual cortex revealed by rapid event-related fMRI adaptation. *Neuroimage*, *28*, 440–452.

142. Kowler, E., Anderson, E., Dosher, B. & Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Research*, *35*, 1897–1916.

143. Krauzlis, R. (2004). Recasting the smooth pursuit eye movement system. *Journal of Neurophysiology*, *91*, 591–603.

144. Krauzlis, R. (2005). The control of voluntary eye movements : New perspectives. *The Neuroscientist*, *11*, 124–137.

145. Krauzlis, R. & Adler, S. (2001). Effects of directional expectations on motion perception and pursuit eye movements. *Visual Neuroscience*, *18*, 365–376.

146. Krauzlis, R. & Stone, L. (1999). Tracking with the mind's eye. *Trends in Neurosciences*, *22*, 544–550.

147. Krekelberg, B., Vatakis, A. & Kourtzi, Z. (2005). Implied motion from form in the human visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, *94*, 4373–4386.

148. Lacquaniti, F. (1996). *The neurophysiology and psychology of hand movements*, chapitre Neural control of limb mechanics for visuomanual coordination. (San Diego, CA : Academic Press), (p. 213–238).

149. Lacquaniti, F., Terzuolo, C. & Viviani, P. (1983). The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychologica*, *54*, 115–130.

150. Lalanne, C. & Lorenceau, J. (2004). Cross-modal integration for perception and action. *Journal of Physiology (Paris)*, *98*, 265–279.

151. Lalanne, C. & Lorenceau, J. (2006). Directional shift in the barberpole illusion : Effects of spatial frequency, spatial adaptation and lateral masking. *Visual Neuroscience*, *23*, 1–11.

152. Lalanne, C., Zamani, M. & Lorenceau, J. (2004). *Touch, Blindness and Neuroscience*, chapitre Effects of perceived visual coherence on visuo-manual coordination (Madrid : Universidad Nacional De Educacion a Distancia).

153. Lazzari, S., Vercher, J.-L. & Buizza, A. (1997). Manuo-ocular coordination in target tracking. I. A model simulating human performance. *Biological Cybernetics*, *77*(4), 257–266.

154. Leopold, D. & Logothetis, N. (1999). Multistable Phenomena–Changing Views in Perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*, 254–264.

155. Lewis, R., Gaymard, B. & Tamargo, R. (1998). Efference copy provides the eye position information required for visually guided reaching. *Journal of Neurophysiology*, *80*, 1605–1608.

156. Li, L., Sweet, B. & Stone, L. (2005). Effect of contrast on the active control of a moving line. *Journal of Neurophysiology*, *93*, 2873–2886.

157. Livingston, M. & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth : anatomy, physiology, and perception. *Science*, *240*, 740–749.

158. Lorenceau, J. (1998). Veridical perception of global motion from disparate component motions. *Vision Research*, *38*(11), 1605–1610.

159. Lorenceau, J. & Alais, D. (2001). Form constraints in motion binding. *Nature Neuroscience*, *4*(7), 745–751.

160. Lorenceau, J. & Shiffrar, M. (1992). The influence of terminators on motion integration across space. *Vision Research*, *32*(2), 263–273.

161. Lorenceau, J. & Shiffrar, M. (1999). The linkage of visual motion signals. *Visual Cognition*, *6*(3/4), 431–460.

162. Lorenceau, J., Shiffrar, M., Wells, N. & Castet, E. (1993). Different motion sensitive units are involved in recovering the direction of moving lines. *Vision Research*, *33*(9), 1207–1217.

163. López-Moliner, J., Smeets, J. & Brenner, E. (2003a). Comparing the sensitivity of manual pursuit and perceptual judgments to pictorial depth effects. *Psychological Science*, *14*(3), 232–236.

164. López-Moliner, J., Smeets, J. & Brenner, E. (2003b). Similar effects of a motion-in-depth illusion on manual tracking and perceptual judgements. *Experimental Brain Research*, *151*(4), 553–556.

165. Madelain, L., Krauzlis, R. & Wallman, J. (2005). Spatial deployment of attention influences both saccadic and pursuit tracking. *Vision Research*, *45*, 2685–2703.

166. Massey, J., Lurito, J., Pellizzer, G. & Georgopoulos, A. (1992). Three-dimensional drawings in isometric conditions : relation between geometry and kinematics. *Experimental Brain Research*, *88*, 685–690.

167. Masson, G., Proteau, L. & Mestre, D. (1995). Effects of stationary and moving textured backgrounds on the visuo-oculo-manual tracking. *Vision Research*, *35*, 837–852.

168. Masson, G. & Stone, L. (2001). From following edges to pursuing objects. *Journal of Neurophysiology*, *88*, 2869–2873.

169. Mather, J. & Fisk, J. (1985). Orienting to targets by looking and pointing : parallels and interactions in ocular and manual performance. *Quaterly Journal of Experimental Psychology - A*, *37*, 315–338.

170. Mather, J. & Putchat, C. (1983). Parallel ocular and manual tracking responses to a continuously moving visual target. *Journal of Motor Behavior*, *15*(1), 29–38.

171. Maunsell, J. & Essen, D. V. (1983). Functional properties of neurons in the middle temporal area (MT) of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed and orientation. *Journal of Neurophysiology*, *49*, 1127–1147.

172. McDermott, J. & Adelson, E. (2004). Junctions and cost functions in motion interpretation. *Journal of Vision*, *4(7)*, 552–563.

173. McIntyre, J., Stratta, F. & Lacquaniti, F. (1997). Viewer-centered frame of reference for pointing to memorized targets in three-dimensional space. *Journal of Neurophysiology*, *78*(3), 1601–1618.

174. McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A. & Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws. *Nature Neuroscience*, *4*, 693–694.

175. Medendorp, W., Smith, M., Tweed, D. & Crawford, J. (2002). Rotational remapping in human spatial memory during eye and head motion. *The Journal of Neuroscience*, *22*, ? ?– ? ?

176. Miall, R. (1998). The cerebellum, predictive control and motor coordination. *Novartis Foundation Symposium*, *218*, 272–284.

177. Miall, R. & Jenkinson, E. (2005). Functional imaging of changes in cerebellar activity related to learning during a novel eye-hand tracking task. *Experimental Brain Research*, *166*, 170–183.

178. Miall, R. & Reckess, G. (2002). The cerebellum and the timing of coordinated eye and hand tracking. *Brain and Cognition*, *48*, 212–226.

179. Miall, R., Reckess, G. & Imamizu, H. (2001). The cerebellum coordinates eye and hand tracking movements. *Nature Neuroscience*, *4*, 638–644.

180. Miall, R., Stanley, J., Todhunter, S., Levick, C., Lindo, S. & Miall, J. (2006). Performing hand actions assists the visual discrimination of similar hand postures. *Neuropsychologia*, *44*, 966–976.

181. Milner, A. & Goodale, M. (1995). *The visual brain in action.* (Oxford : Oxford University Press).

182. Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, *42*, 223–227.

183. Mushiake, H., Tanatsugu, Y. & Tanji, J. (1997). Neuronal activity in the ventral part of premotor cortex during target-reach movement is modulated by direction of gaze. *Journal of Neurophysiology*, *78*, 567–571.

184. Neggers, S. & Bekkering, H. (1999). Integration of visual and somatosensory target information in goal-directed eye and arm movements. *Experimental Brain Research*, *125*(1), 97–107.

185. Newsome, W., Britten, K. & Movshon, J. (1989). Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature*, *341*, 52–54.

186. Newsome, W., Wurtz, R. & Komatsu, H. (1988). Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. II. Differentiation of retinal from extraretinal inputs. *Journal of Neurophysiology*, *60*, 604–620.

187. Nishida, S. & Johnston, A. (1999). Influence of motion signals on the perceived position of spatial pattern. *Nature*, *397*, 610–612.

188. Norris, S., Greger, B., Martin, T. & Thach, W. (2001). Prism adaptation of reaching is dependent on the type of visual feedback of hand and target position. *Brain Research*, *905*, 207–219.

189. Pack, C. & Born, R. (2001). Temporal dynamics of a neural solution to the paerture problem in macaque visual area MT. *Nature*, *409*, 1040–1042.

190. Pack, C., Gartland, A. & Born, R. (2004). Integration of contour and terminator signals in visual area MT of alert macaque. *The Journal of Neuroscience*, *24*, 3268–3280.

191. Paillard, J. (1986). Development and acquisition of motor skills : a challenging prospect for Neuroscience. Dans M. Wade & H. Whiting (Rédacteurs), *Motor development in children : aspects of coordination and control* (Dordrecht : Martinus Nijhoff), (p. 416–441).

192. Paillard, J. (1991). *Brain and space.* (Oxford UK : Oxford University Press).

193. Paillard, J. & Brouchon, M. (1968). Active and passive movements in the calibration of position sense. Dans S. Freeman (Rédacteur), *The neuropsychology of spatially oriented behavior* (Homewood, Illinois : Dorsey Press), (p. 37–55).

194. Panerai, F., Cornilleau-Pérès, V. & Droulez, J. (2002). Contribution of extraretinal signals to the scaling of object distance during self-motion. *Perception & Psychophysics*, *60*, 717–731.

195. Pavani, F., Boscagli, I., Benvenuti, F., Rabuffetti, M. & Farnè, A. (1999). Are perception and action affected differently by the Titchener circles illusion ? *Experimental Brain Research*, *127*, 95–101.

196. Pennel, I., Coello, Y. & Orliaguet, J.-P. (2002). *Percevoir, s'orienter et agir dans l'espace*, chapitre Les relations perception-action face aux nouvelles technologies (Solal), (p. 267–281).

197. Pennel, I., Coello, Y. & Orliaguet, J.-P. (2003). Visuokinesthetic realignment in a video-controlled reaching task. *Journal of Motor Behavior*, *35*, 274–284.

198. Piaget, J. (1952). *The origins of intelligence in children.* (New York : The Norton Library).

199. Piaget, J. (1961). *Les mécanismes perceptifs.* (Paris : Presses Universitaires de France).

200. Pisella, L., Grea, H., Tilikete, C., Vighetto, A., Desmurget, M., Rode, G., Boisson, D. & Rossetti, T. (2000). An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex : toward reinterpreting optic ataxia. *Nature Neuroscience*, *3*, 729–736.

201. Post, R. & Chaderjian, M. (1988). The sum of induced and real motion is not a straight path. *Perception & Psychophysics*, *43*, 121–124.

202. Pouget, A., Deneve, S. & Duhamel, J. (2002). A computational perspective on the neural basis of multisensory spatial representations. *Nature Review Neuroscience*, *3(9)*, 741–747.

203. Prablanc, C., Echallier, J., Jeannerod, M. & Komilis, E. (1979). Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target : I. Spatio-temporal characteristics of eye and hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. *Biological Cybernetics*, *35*, 113–124.

204. Prablanc, C., Pélisson, D. & Goodale, M. (1986). Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Experimental Brain Research*, *62*(2), 293–302.

205. Pratt, J. & Abrams, R. (1996). Practice and component submovements : the roles of programming and feedback in rapid aimed limb movements. *Journal of Motor Behavior*, *28*, 149–156.

206. Prinz, W. (1997). Perception and action planning. *European Journal of Cognitive Psychology*, *9*, 129–154.

207. Ramsden, B., Chou, P. & Roe, A. (2001). Real and illusory contour processing in area V1 of the primate : a cortical balancing act. *Cerebral Cortex*, *11*, 648–665.

208. Reina, G. & Schwartz, A. (2003). Eye-hand coupling during closed-loop drawing : Evidence of shared motor planning ? *Human Movement Science*, *22*, 137–152.

209. Rizzolatti, G., Fogassi, L. & Gallese, V. (1997). Parietal cortex : from sight to action. *Current Opinion in Neurobiology*, *7*, 562–567.

210. Roskies, A. (1999). The binding problem. *Neuron*, *24*(1), 7–9.

211. Rossetti, Y. (1997). Des modalités sensorielles aux représentations spatiales en action : représentations multiples d'un espace unique. Dans J. Proust (Rédacteur), *Perception et intermodalité. Approches actuelles de la question de Molyneux* (Paris : Presses Universitaires de France), (p. 180–221).

212. Rossetti, Y., Koga, K. & Mano, T. (1993). Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Perception & Psychophysics*, *54*(3), 355–364.

213. Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Li, L., Boisson, D. & Perenin, M.-T. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispheric neglect. *Nature*, *395*, 166–169.

214. Sabes, P. (2000). The planning and control of reaching movements. *Current Opinion in Neurobiology*, *10*, 740–746.

215. Saijo, N., Murakami, I., Nishida, S. & Gomi, H. (2005). Large-field visual motion directly induces an involuntary rapid manual following response. *The Journal of Neuroscience*, *25*, 4941–4951.

216. Sailer, U., Eggert, T., Ditterich, J. & Straube, A. (2000). Spatial and temporal aspects of eye-hand coordination across different tasks. *Experimental Brain Research*, *134*(2), 163–173.

217. Salinas, E. & Thier, P. (2000). Gain modulation : a major computational principle of the central nervous system. *Neuron*, *27*, 15–21.

218. Scarchilli, K. & Vercher, J. (1999). The oculomanual coordination control center takes into account the mechanical properties of the arm. *Experimental Brain Research*, *124*(1), 42–52.

219. Schwartz, A. & Moran, D. (1999). Motor cortical activity during drawing movements : Population representation during lemniscate tracing. *Journal of Neurophysiology*, *82*(5), 2705–2718.

220. Shepard, R. (1984). Ecological constraints on internal representation : resonant kinematics of perceiving, imagining, thinking, and dreaming. *Psychological Review*, *91*(4), 417–447.

221. Shi, D., Friedman, H. & Bruce, C. (1998). Deficits in smooth-pursuit eye movements after muscimol inactivation within the primate's frontal eye field. *Journal of Neurophysiology*, *80*, 458–464.

222. Singer, W. (1993). Synchronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning. *Annual Review of Physiology*, *55*, 349–374.

223. Singer, W. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, *18*, 555–586.

224. Slifkin, A. & Vercher, J.-L. (2001). Awareness of delayed visual feedback. Dans *3rd Conference on sensorimotor controls in men and machines*.

225. Smeets, J. & Brenner, E. (1995). Perception and action are based on the same visual information : distinction between position and velocity. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *21*(1), 19–31.

226. Smeets, J. & Brenner, E. (2001). Perception and action are inseparable. *Ecological Psychology*, *13*, 163–166.

227. Smeets, J., Brenner, E., de Grave, D. & Cuijpers, R. (2002). Illusions in action : consequences of inconsistent processing of spatial attributes. *Experimental Brain Research*, *147*, 135–144.

228. Smith, T. & Smith, K. (1990). *Third annual workshop on SOAR'89*, chapitre Human factors of workstation telepresence (Houston : NASA Conference Publication), (p. 235–250).

229. Smith, W. (1972). Feedback : real-time one's own tracking behavior. *Science*, *176*, 939–940.

230. Smith, W. & Bowen, K. (1980). The effects of delayed and displaced visual feedback on motor control. *Journal of Motor Behavior*, *12*, 91–101.

231. Snowden, R. (1998). Shifts in perceived position following adaptation to visual motion. *Current Biology*, *8*, 1343–1345.

232. Snyder, L., Batista, A. & Andersen, R. (2000). Saccade-related activity in the parietal reach region. *Journal of Neurophysiology*, *83*, 1099–1102.

233. Snyder, L., Calton, J., Dickinson, A. & Lawrence, B. (2002). Eye-hand coordination : saccades are faster when accompanied by a coordinated arm movement. *Journal of Neurophysiology*, *87*(5), 2279–2286.

234. Sober, S. & Sabes, P. (2003). Multisensory integration during motor planning. *The Journal of Neuroscience*, *23*(18), 6982–6992.

235. Soechting, J., Engel, K. & Flanders, M. (2001). The Duncker illusion and eye-hand coordination. *Journal of Neurophysiology*, *85*(2), 843–854.

236. Soechting, J., Lacquaniti, F. & Terzuolo, C. (1986). Coordination of arm movement in three-dimensional space. Sensorimotor mapping during drawing movement. *Neuroscience*, *17*, 295–311.

237. Sperry, R. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *43*, 482–489.

238. Steinbach, M. (1969). Eye tracking of self-moved targets : the role of efference. *Journal of Experimental Psychology*, *82*, 366–376.

239. Stone, L., Beutter, B. & Lorenceau, J. (2000). Visual motion integration for perception and pursuit. *Perception*, *29*, 771–787.

240. Stone, L. & Krauzlis, R. (2003). Shared motion signals for human perceptual decisions and oculomotor actions. *Journal Of Vision*, *3*, 725–736.

241. Stuphorn, V., Bauswein, E. & Hoffmann, K. (2000). Neurons in the primate superior colliculus coding for arm movements in gaze-related coordinates. *Journal of Neurophysiology*, *83*, 1283–1299.

242. Tipper, S., Howard, L. & Paul, M. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Experimental Brain Research*, *2*, 241–249.

243. Treue, S. & Maunsell, J. (1996). Attention modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, *382*, 539–541.

244. Ungerleider, L. (1995). *Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory.*, tome 270. (p. 769–775).

245. Ungerleider, L. & Mishkin, M. (1982). *Analysis of Visual Behavior*, chapitre Two cortical visual systems. (The MIT Press : Cambridge, Mass), (p. 549–586).

246. van Beers, R., Baraduc, P. & Wolpert, D. (2002). Role of uncertainty in sensorimotor control. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, *357*, 1137–1145.

247. van Beers, R., Sittig, A. & Gon, J. (1999). Integration of proprioceptive and visual position-information : An experimentally supported model. *Journal of Neurophysiology*, *81*(3), 1355–1364.

248. van Beers, R., Sittig, A. & van der Gon, J. D. (1996). How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Experimental Brain Research*, *111*(2), 253–261.

249. van Boxtel, J., Wexler, M. & Droulez, J. (2003). Perception of plane orientation from self-generated and passively observed optic flow. *Journal of Vision*, *3*(5), 318–332.

250. van Donkelaar, P. (1997). Eye-hand interactions during goal-directed pointing movements. *NeuroReport*, *8*, 2139–2142.

251. van Donkelaar, P., Lee, J.-H. & Drew, A. (2002). Cortical frames of reference for eye-hand coordination. *Progress in Brain Resarch*, *140*, 301–310.

252. van Donkelaar, P. & Lee, R. (1994). Interactions between the eye and hand motor systems : disruptions due to cerebellar dysfunction. *Journal of Neurophysiology*, *72*, 1674–1685.

253. van Donkelaar, P., Lee, R. & Gellman, R. (1992). Control strategies in directing the hand to moving targets. *Experimental Brain Research*, *91*, 151–161.

254. van Donkelaar, P. & Staub, J. (2000). Eye-hand coordination to visual versus remembered targets. *Experimental Brain Research*, *133*, 414–418.

255. Vercher, J.-L. & Gauthier, G. (1988). Cerebellar involvement in the coordination control of the oculo-manual tracking system : I : Effects of lesion of Dentate Nucleus. *Experimental Brain Research*, *73*, 155–166.

256. Vercher, J.-L. & Gauthier, G. (1992). Oculo-manual coordination control : ocular and manual tracking of visual targets with delayed visual feedback of the hand motion. *Experimental Brain Research*, *90*(3), 599–609.

257. Vercher, J.-L., Gauthier, G., Guédon, O., Blouin, J., Cole, J. & Lamarre, Y. (1996). Self-moved target eye tracking in control and deafferented subjects : roles of arm motor command and proprioception in arm-eye coordination. *Journal of Neurophysiology*, *76*(2), 1133–1144.

258. Vercher, J.-L., Magenes, G., Prablanc, C. & Gauthier, G. (1994). Eye-head-hand coordination in pointing at visual targets : spatial and temporal analysis. *Experimental Brain Research*, *99*(3), 507–523.

259. Vindras, P. & Viviani, P. (1998). Frames of reference and control parameters in visuomanual pointing. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *24*, 569–591.

260. Vishton, P., Rea, J., Cutting, J. & Nunez, L. (1999). Comparing effects of the horizontal-vertical illusion on grip scaling and judgment : Relative versus absolute, not perception versus action. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *25*, 1659–1672.

261. Viviani, P., Baud-Bovy, G. & Redolfi, M. (1997). Perceiving and tracking kinaesthetic stimuli : further evidence of motor-perceptual interactions. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *23*(4), 1232–1252.

262. Viviani, P. & McCollum, G. (1983). The relation between linear extent and velocity in drawing movements. *Neuroscience*, *10*(1), 211–218.

263. Viviani, P. & Schneider, R. (1991). A developmental study of the relationship between geometry and kinematics in drawing movements. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *17*, 198–218.

264. Viviani, P. & Stucchi, N. (1992). Biological movements look uniform : evidence of motor-perceptual interactions. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *18*(3), 603–623.

265. Viviani, P. & Terzuolo, C. (1982). Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience*, *7*, 431–437.

266. von der Heydt, R. & Peterhans, E. (1989). Mechanism of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *The Journal of Neuroscience*, *9*, 1731–1748.

267. von Holst, E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *British Journal of Animal Behavior*, *2*, 89–94.

268. von Holst, E. & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip. Wechselwiskungen zwischen zentralnervensystem und peripherie. *Naturwissenschaften*, *37*, 464–476.

269. Wann, J., Nimmo-Smith, I. & Wing, A. (1988). Relation between velocity and curvature in movement : equivalence and divergence between a power law and a minimum-jerk model. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *14*(4), 622–637.

270. Welch, R. (1978). *Percepual modifications. Adpating to altered sensory environments.* (New York : Academic Press).

271. Werner, W., Danneberg, S. & Hoffmann, K. (1997). Arm-movement-related neurons in the primate superior colliculus and underlying reticular formation : comparison of neuronal activity with EMGs of muscles of the shoulder, arm, and trunk during reaching. *Experimental Brain Research*, *115*, 191–205.

272. Wexler, M. (2003). Voluntary head movement and allocentric perception of space. *Psychological Science*, *14*(4), 340–346.

273. Wexler, M. & Klam, F. (2001). Movement prediction and movement production. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *27*(1), 48–64.

274. Whitney, D. & Cavanagh, P. (2000). Motion distorts visual space : shifting the perceived position of remote stationnary objects. *Nature Neuroscience*, *3*, 954–959.

275. Williams, Z., Elfar, J., Eskandar, E., Toth, L. & Assad, J. (2003). Parietal activity and the perceived direction of ambiguous apparent motion. *Nature Neuroscience*, *6*, 616–623.

276. Wing, M., Haggard, P. & Flanagan, J. (1996). *The neurophysiology and psychology of hand movements.* (San Diego, CA : Academic Press).

277. Wohlschläger, A. (2000). Visual motion priming by invisible actions. *Vision Research*, *40*, 925–930.

278. Wolpert, D. (1997). Computational approaches to motor control. *Trends in Cognitive Sciences*, *1*(6), 209–216.

279. Wolpert, D., Ghahramani, Z. & Jordan, M. (1994). Perceptual distorsion contributes to the curvature of human reaching movements. *Experimental Brain Research*, *88*, 153–156.

280. Wolpert, D., Miall, R. & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*, 338–347.

281. Wydoodt, P., Gentaz, E. & Streri, A. (2006). Role of force cues in the haptic estimations of a virtual length. *Experimental Brain Research*, *171*, 481–489.

282. Yin, C., Shimojo, S., Moore, C. & Engel, S. (2002). Dynamic shape integration in extrastriate cortex. *Current Biology*, *12*, 1379–1385.

283. Zivotofsky, A. (2004). The Duncker illusion : Intersubject variability, brief exposure, and the role of eye movements in its generation. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, *45*, 2867–2872.

284. Zivotofsky, A., Averbuch-Heller, L., Thomas, C., Das, V., Discenna, A. & Leigh, R. (1995). Tracking of illusory target motion : differences between gaze and head responses. *Vision Research*, *35*, 3029–3035.

285. Zivotofsky, A., Rottach, K., Averbuch-Heller, L., Kori, A., Thomas, C., Dell'Osso, L. & Leigh, R. (1996). Saccades to remembered targets : the effects of smooth pursuit and illusory stimulus motion. *Journal of Neurophysiology*, *76*, 3617–3632.

286. Zivotofsky, A., White, A., Das, V. & Leigh, R. (1998). Saccades to remembered targets : the effects of saccades and illusory stimulus motion. *Vision Research*, *38*, 1287–1294.

Annexes

Méthodes d'analyse de l'Expérience 1 (chap. 3)

Méthode d'ajustement sinusoïdal des trajectoires 1D pour le calcul du gain et de la phase

Les mouvements (composantes horizontale et verticale) réalisées par les sujets sont enregistrés en temps réel, avec une fréquence d'échantillonnage de 100 Hz. Les composantes x et y des trajectoires sont considérées ici comme des séquences temporelles finies, modélisables par des fonctions sinusoïdales d'amplitude, de fréquence propre (ou pulsation) et de phase à déterminer. La phase d'initiation des mouvements (100 ms), la plupart du temps à forte composante perceptive et peu régulière, est exclue de l'analyse.

Le modèle général des fonctions considérées est le suivant : $x(t) = A_0 + A \times sin(2\pi \times F \times t + \Phi)$, avec A_0 la valeur moyenne de la fonction $x(t)$ (ou '*offset*'), A l'amplitude, F la fréquence propre, et Φ la phase angulaire. Cette fonction sert de modèle d'ajustement aux séquences $x(t)$ et $y(t)$ enregistrées, avec comme conditions initiales : $A_0 = 0$ (données centrées sur la moyenne), $A = 15$, $F = F_0$ (en rad/s), $\Phi = 0.00$ (en rad), $F = F_0$ étant déterminée au préalable par une analyse de Fourier (FFT sur une fenêtre rectangulaire, sans chevauchement). La procédure d'ajustement a été réalisée sous Matlab (basée sur la fonction `fminsearch.m` fournie avec le logiciel). Cette procédure d'ajustement non-linéaire de plusieurs variables (par les moindres carrés) repose sur la méthode du Simplex, sans utilisation de gradient numérique [2]. Pour les données considérées ici, la convergence a été assurée en moyenne en 150 ± 20 flops (opérations machine).

Les paramètres obtenus à partir de ces modèles appliqués aux composantes respectives du mouvement du stylet et de celui du stimulus ont permis ensuite de calculer (cf. Fig. 6.1) :

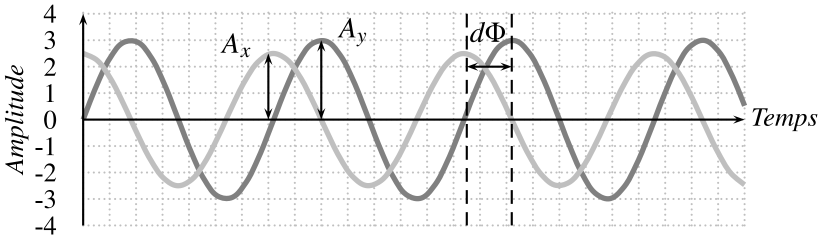


Fig. 6.1. – *Ajustement sinusoïdal des trajectoires du stylet graphique. Calcul du gain et du déphasage entre les composantes horizontales du stylet (modélisé idéalement, en gris foncé) et du stimulus (en gris clair) selon un modèle sinusoïdal* $x(t) = A_0 + A \times sin(2\pi \times F \times t + \Phi)$ *(les paramètres* A_0 *et F sont explicitement fournis, avant l'initialisation de calcul). Le gain en amplitude correspond à* A_x/A_y *et le déphasage est donné par* $d\Phi = \Phi_x - \Phi_y$

1. le gain en amplitude G, défini comme le rapport entre les deux amplitudes (A_t, amplitude du stylet graphique et A_s, amplitude du stimulus), soit $G = A_t/A_s$;

2. la relation de phase $d\Phi$, définie comme la différence entre les phases angulaires respectives des deux composantes (Φ_t, phase du stylet graphique et Φ_s, phase du stimulus), soit $d\Phi = \Phi_t - \Phi_s$.

La figure 6.2 illustre la procédure décrite précedemment dans le cas d'une trajectoire de *poursuite* du carré.

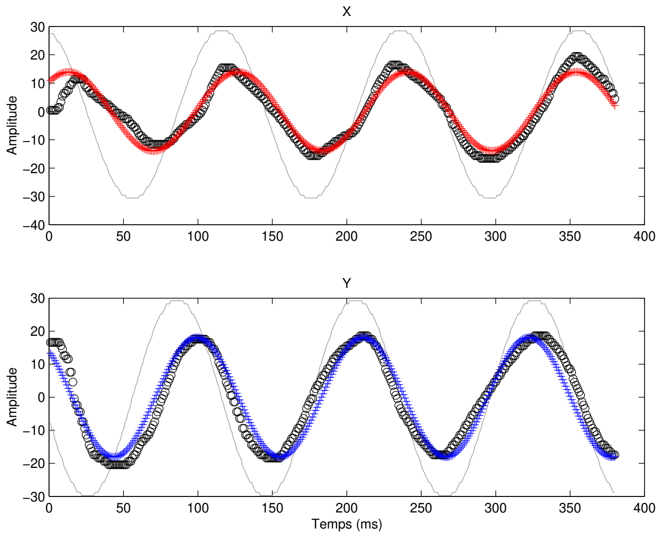


Fig. 6.2. – *Ajustement sinusoïdal sur les deux composantes (rouge, horizontal, bleu, vertical) d'une trajectoire de poursuite du carré pleinement visible (indiquée en gris).*

Méthode d'ajustement conique des trajectoires 2D

La méthode d'ajustement des trajectoires retenue pour les analyses est une méthode d'approximation de fonctions de plusieurs variables appliquée à des familles de coniques avec des contraintes sur le discriminant assurant la convergence vers des équations de cercle ou d'ellipse [1]. Les méthodes algébrique et géométrique ont été testées, et l'observation de très faibles différences entre les deux procédures nous a permis de privilégier la première méthode algébrique, moins coûteuse en temps de calcul. La méthode générale utilisée repose sur l'algorithme d'approximation de fonctions non-linéaires de Gauss-Newton, dans laquelle on cherche à minimiser un système non-linéaire de m équations, soit $\min \sum f_i(u)^2$. Le lecteur est invité à se reporter à [1] pour les démonstrations de la méthode et les détails de l'implémentation algorithmique.

Les mêmes ajustements ont été testés sur les trajectoires du stimulus, et les valeurs obtenues sont en étroite adéquation avec les paramètres expérimentaux (rayon de la trajectoire circulaire, 30 pixels ; rayons des trajectoires elliptiques, 30 et 50 pixels). Dans le cas de la trajectoire circulaire du stimulus, l'ajustement elliptique donne des rayons de 29,9351 (axe majeur) et 30,0077 (axe mineur), soit une excentricité approximative $0,5001$. Les différences observées avec la trajectoire de référence de rayon 30 pixels sont dûes à la faible amplitude des trajectoires et à leur rayon de courbure, entraînant sur un écran de résolution 1024×768 pixels un aliasing au niveau de certains pixels. Cependant, cet aliasing s'applique également *a fortiori* aux trajectoires du stylet, et l'erreur générée est commune aux deux estimations. Le code Matlab utilisé est reproduit sur la page suivante (Listing 6.1), et une illustration de l'ajustement d'un essai de conduite avec le carré (pleinement visible) pour une trajectoire circulaire est fourni dans la figure 6.3.

Tables statistiques de l'Expérience 1 (chap. 3)

Le tableau d'ANOVA correspondant à l'analyse des jugements de localisation en fonction des facteurs expérimentaux, en incluant les deux sessions passives comme facteur de contraste est résumé dans le tableau 6.1. Le plan expérimental considéré est rappelé ci-dessous :

$$S_4 < P_2 > *F_3 * T_3 * O_3$$

```
function [z, a, b, alpha, err] = algellipse (X, W, show);
%ALGELLIPSE     Algebraic least square ellipse fit
%        fits an ellipse by minimizing the "algebraic distance"
%        in the least squares sense x'A x + b'x + c = 0,
%        weighting the i-th data by W(i)
%        X: given points Pi = [X(i,1), X(i,2)]
%        W: weight W(i) for the i-th equation
%        show: if (show == 1) make test output
%        z, a, b, alpha: parameters for found ellipse
   if (nargin < 2), W = ones(size(X,1), 1); end;
   if (nargin < 3), show = 0; end;

   [U S V] = svd(diag(W) * [X(:,1).^2
X(:,1).*X(:,2) X(:,2).^2 ...
                              X(:,1) X(:,2) ones(size(X(:,1)))]);
   u = V(:,6);
  [z,a,b,alpha,err] = ellipse_params (u, show);
end

function [z, a, b, alpha, err] = ellipse_params (u, show);
%ELLIPSE_PARAMS Get ellipse params from algebraic equation
%        get the ellipse parameters from algebraic equation
%        u(1)x^2 + u(2)xy + u(3)y^2 + u(4)x + u(5)y + u(6) = 0.
%        u: coefficients of algebraic equation
%        z, a, b, alpha: ellipse parameters
   if (nargin < 2) show = 0; end;
   err = 0;

   A = [u(1) u(2)/2; u(2)/2 u(3)];
   bb = [u(4);u(5)]; c = u(6);
   [Q D] = eig(A);
   det = D(1,1)*D(2,2);
   if (det <= 0),
     err = 1;
     if (show == 1), drawconic (u); end;
     z = [0;0]; a = 1; b = 1; alpha = 0;
   else
     bs = Q'*bb; alpha = atan2(Q(2,1), Q(1,1));
     zs = -(2*D)\bs; z = Q*zs; h = -bs'*zs/2-c;
     a = sqrt(h/D(1,1)); b = sqrt(h/D(2,2));
   end
end
```

Listing 6.1 – Algorithme d'ajustement conique.

où P_2 désigne le facteur inter utilisé pour contraster les deux sessions passives, les autres facteurs étant ceux considérés dans l'analyse initiale.

Résultats complémentaires de l'Expérience 5a (chap. 4)

Les résultats présentés ci-dessous concerne une variante de l'Expérience 5a dans laquelle les sujets doivent répondre 5 *s* après l'extinction de la cible à l'écran.

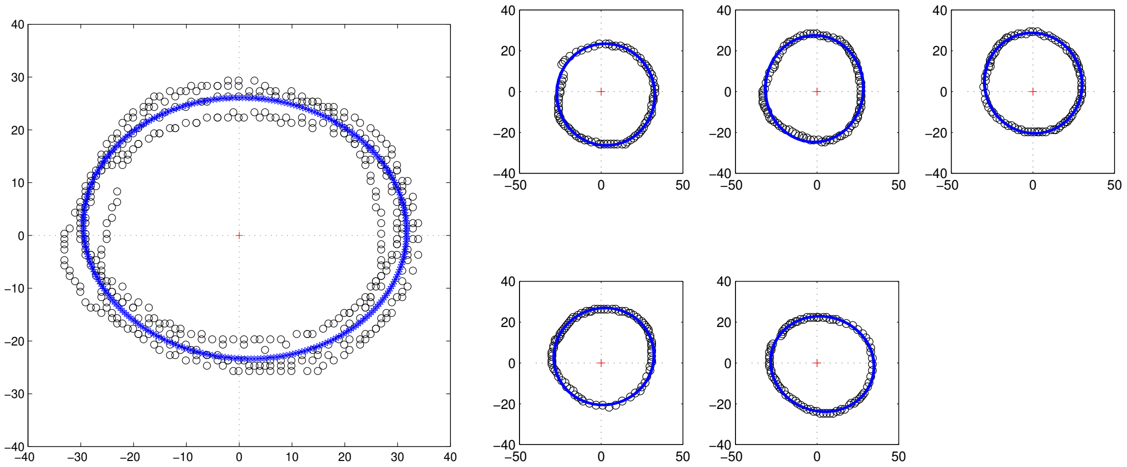


Fig. 6.3. – *Ajustement conique des trajectoires du stylet graphique (méthode algébrique, en bleu) sur la trajectoire intégrale (gauche) et sur chaque cycle de celle-ci (droite).*

	ddl effet	ddl erreur	SC	CM	F	p	
1	1	2148,62	3	214,783	10,00365	,050759	
2	2	4115,31	6	130,932	31,43094	,000661	***
3	2	864,98	6	105,433	8,20412	,019197	*
4	2	36406,97	6	1240,596	29,34636	,000798	***
12	2	497,69	6	51,119	9,73585	,013070	*
13	2	13,20	6	65,767	,20073	,823408	
23	4	38,16	12	56,243	,67846	,619904	
14	2	117,91	6	754,967	,15618	,858773	
24	4	1691,80	12	89,518	18,89899	,000041	***
34	4	143,14	12	76,226	1,87782	,179135	
123	4	35,45	12	51,842	,68372	,616648	
124	4	372,90	12	138,286	2,69660	,081920	
134	4	42,23	12	205,832	,20515	,930645	
234	8	41,01	24	75,729	,54149	,813624	
1234	8	89,29	24	71,328	1,25185	,313377	

Tab. 6.1. – *Expérience 1. Tableau d'ANOVA pour les réponses correctes (BR) en fonction des deux sessions. Les seuils usuels de significativité sont utilisés (5 %, 1 %, 0,1 %). Les facteurs expérimentaux figurant dans le tableau sont : 1 - session, 2 - forme, 3 - trajectoire, 4 - ouvertures.*

Des résultats identiques à ceux de l'Expérience 5a sont observés pour l'ensemble des sujets. Ces données sont résumées dans la figure 6.4 (gauche), sous forme de boîtes à moustaches pour chacune des conditions expérimentales. Un diagramme des biais individuels est également indiqué, pour comparaison avec celui de l'expérience 5a (Fig. 5.5). On observe peu de biais directionnels pour les conditions obliques (*a–b*, 5,5°, *c–d*, 4,9°, sans effet principal $F(3,12) = 0,80,\ ns$), mais ce biais est différent de 0 ($p <,01$). On observe également dans les conditions expérimentales des biais directionnels absolus moyens comparables à ceux mentionnés précédemment : pour les trajectoires verticales (*e* et *f*), le biais est de 22,1°, et pour les trajectoires horizontales (*g* et *h*), celui-ci s'élève à 31,1°. Néanmoins, on ne met pas en évidence d'effet principal du facteur condition (*e–h*) sur la variable dépendante ($F(3,12) = 2,01,\ p = 0,167$) : on en conclut que la direction de mouvement du cadre par rapport à celle de la cible n'influence pas les réponses, quelle que soit la trajectoire de la cible (horizontale ou verticale). Cette absence d'effet principal s'explique par la plus grande variabilité des données individuelles intra-conditions. Une analyse portant sur les différences de réponses entre ce bloc expérimental et celui de l'Expérience 5a n'indique aucune différence globale ($F(7,28) = 1,05,\ p = 0,418$), et l'écart entre les réponses n'est pas différent de 0 ($0,56 \pm 0,77$, test apparié, $t(4) = 0,73,\ p = 0,508$). Donc, globalement, il n'y a pas d'effet du délai de réponse sur la distribution des réponses observées par condition.

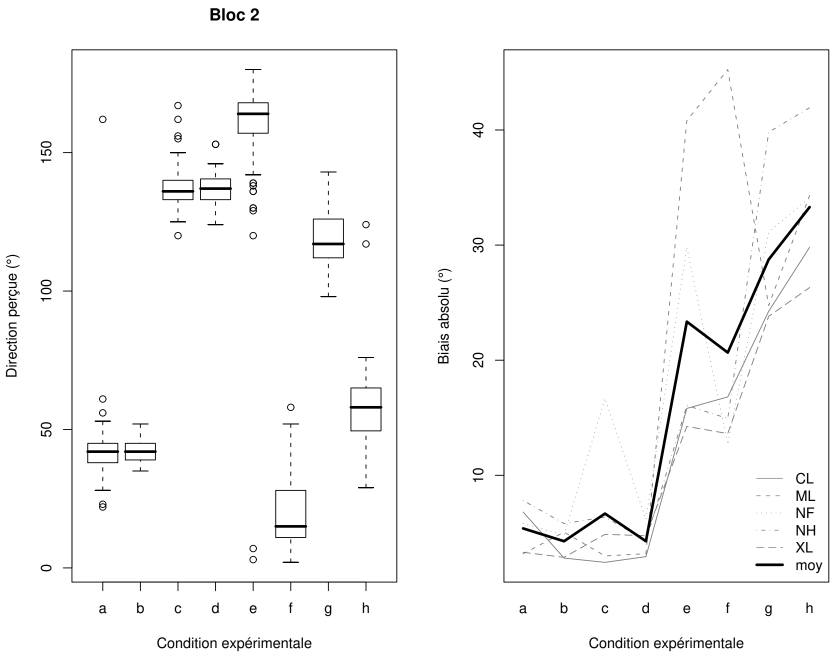


Fig. 6.4. – *Expérience 5a (variante) –* (Gauche) *Direction perçue (n=5), sous forme de boîte à moustaches. Les conditions (a) à (d) correspondent aux conditions contrôle (mouvement oblique). Les conditions (e) et (f) correspondent à un mouvement de la cible sur l'axe vertical, et les conditions (g) et (g) à un mouvement sur l'axe horizontal.* Droite *Profils individuels (n=5) et moyen (trait noir épais) des biais absolus en fonction des conditions a–h.*

On observe dans ce bloc imposant une réponse différée un biais moyen de $5,1 \pm 2,9°$ lorsque la direction des cibles est oblique, et un biais moyen de $26,5 \pm 7,0°$ pour les trajectoires horizontale et verticale. On notera cependant que les données sont plus hétérogènes que dans le bloc 1 impliquant une réponse instantanée, comme l'indique la figure 6.4, même dans les conditions contrôle. On peut supposer que certaines des valeurs extrêmes observées peuvent être attribuées à de simples erreurs de réponse. Mais il est également fort probable que cette dispersion plus importante des réponses résulte d'une plus grande incertitude dans l'appariement entre la réponse à l'aide du vecteur rotatif et un percept directionnel antérieur de 5 s. En tout état de cause, cette dispersion étant tout de même expliquée par deux sujets (ML et NF, cf. Fig. 6.4, droite), cela exclut un éventuel effet du délai de réponse sur le profil général des biais observés, et suggère que l'information visuelle utilisée lors de la réponse est toujours accessible au bout de 5 s, même si elle est sans doute moins « précise ».

Procédures de calibration des mouvements oculaires

Calibration avec une cible en mouvement (Expérience 1, chap. 3)

La procédure de calibration consiste en la présentation d'une cible (croix verte de largeur 5 *pixels*) décrivant une trajectoire en forme de spirale. Le centre de la spirale est le centre de l'écran et le rayon maximal atteint par la cible est de 600 *pixels*. La stimulation dure 20 s, et le sujet est invité à suivre des yeux, aussi précisemment que possible la cible.

Les positions horizontale et verticale de l'oeil droit sont enregistrées à l'aide du logiciel fourni avec le système d'enregistrement oculaire (ISCAN ETL-400), à une fréquence de 100 Hz. Les coordonnées enregistrées par ce logiciel n'étant pas dans le même système de coordonnées que l'écran, et présentant une certaine anisotropie sur l'un des axes, nous avons utilisé un algorithme fourni par Matlab (`fmincon.m`) pour calibrer les données brutes enregistrées. Cette fonction Matlab permet de minimiser une fonction multivariée en fixant des contraintes sur les variables (par la méthode de Levenberg-Marquardt). Cela nous permet de minimiser l'erreur en position entre la position de l'oeil enregistrée (x, y) et la position de la cible $(\tilde{x}, \tilde{y})$, tout en tenant compte des éventuelles non-linéarités sur les deux axes. On cherche donc les nouvelles coordonnées $(\hat{x}, \hat{y})$ de la position de l'oeil en cherchant le vecteur de paramètres a qui vérifie :

$$\begin{cases} \hat{x} = a_1 + a_2 \cdot x + a_3 \cdot y \\ \hat{y} = a_4 + a_5 \cdot y + a_6 \cdot x \end{cases}$$

avec une erreur quadratique minimale, c'est-à-dire en imposant

$$min\ \epsilon = \sqrt{(\hat{x} - \tilde{x})^2 + (\hat{y} - \tilde{y})^2}$$

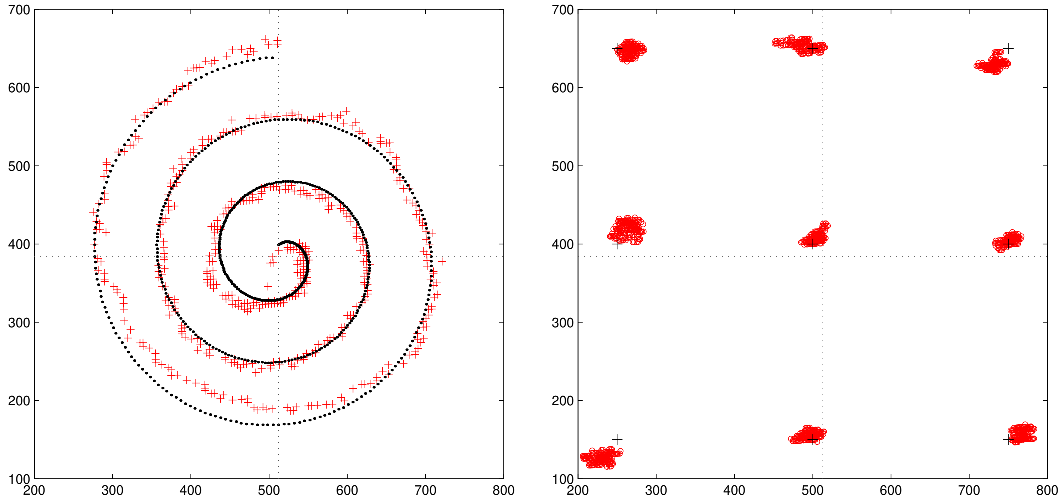


FIG. 6.5. – *Illustration des procédures de calibration oculaire avec une cible dynamique décrivant une trajectoire en forme de spirale (gauche) et une grille de points de fixation (droite).*

Un exemple de données calibrées avec cette procédure est fourni dans la figure 6.5 (gauche).

Calibration avec une matrice de cibles statiques (Expérience 6, chap. 5)

La procédure de calibration des positions enregistrées utilise le même principe que celui exposé dans le § précédent, mais cette fois-ci le dispositif de stimulation utilise une grille de fixation. Le sujet doit fixer successivement 9 croix, positionnées selon une grille 3×3 à l'écran (espacement inter-croix, 150 *pixels*), et il appuie lui-même sur un bouton de la souris lorsqu'il s'estime satisfait de la précision relative de sa fixation oculaire. A la différence de la méthode précédente, les cibles sont statiques, et il s'agit d'une procédure d'auto-calibration. Un exemple de données calibrées avec cette procédure est fourni dans la figure 6.5 (droite).

Procédure de filtrage des mouvements oculaires de l'Expérience 6 (chap. 5)

La procédure d'identification des mouvements saccadiques repose sur une version modifiée d'une procédure de correction des clignements d'yeux et de saccades, développée par une personne du laboratoire (A. Caclin). On fixe un seuil pour la vitesse (calculée comme une approximation de la dérivée des coordonnées de position), qui lorsqu'il est dépassé indique la présence d'une saccade. La position temporelle est récupérée et on vérifie qu'il n'y a pas d'autres saccades dans une fenêtre de temps symétrique et centrée sur cette position. L'amplitude de la saccade est évaluée (sur les deux composantes, horizontale et verticale), et la direction principale de la saccade est déterminée à partir de la relation $\theta = atan\,(\frac{A_y}{A_x})$, où A_y et A_x correspondent aux amplitudes verticale et horizontale, et θ l'angle par rapport à l'horizontale.

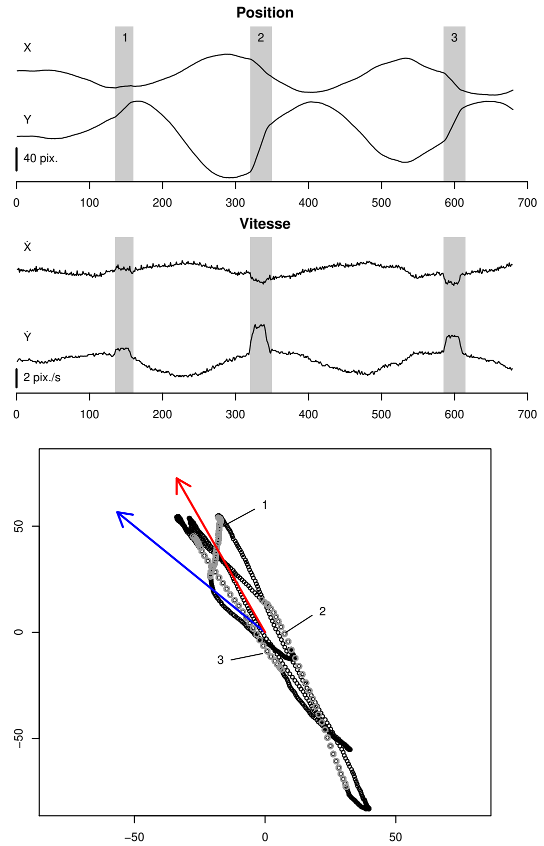


Fig. 6.6. – *Procédure de filtrage des mouvements oculaires pour l'étude de la direction des saccades.*

Dans la figure 6.6, les périodes correspondant aux mouvements saccadiques sont indiquées dans une fenêtre grise sur les traces horizontale et verticale du mouvement (haut), et les saccades sont identifiées en gris sur la trajectoire 2D (bas).

Résultats complémentaires de l'Expérience 6 (chap. 5)

La figure 6.7 présente un diagramme bivarié des réponses perceptives en fonction des réponses oculaires, pour les différents type de stimuli (*c*, *c+p*, *p*). On a fait figurer sur ces graphiques des droites de régression ordinaire (en noir) et pondérée (en bleu), et la droite en pointillés gris indique la droite de pente unité.

Le modèle mixte utilisé pour les analyses inclut comme effets fixes les deux variables prédictrices de l'expérience : la direction de la cible (var. catégorielle) et le type de stimulus (var. catégorielle). La réponse est le biais dans la direction des réponses oculaires, et le facteur aléatoire est constitué par les sujets. La sortie fournie par le logiciel R est reproduite ci-dessous :

Modèle : y~direction*stimulus|sujet

```
Linear mixed-effects model fit by maximum likelihood
 Data: data
       AIC      BIC    logLik
  4410.416 4481.859 -2188.208

Random effects:
 Formula: ~1 | suj
        (Intercept) Residual
StdDev:    1.628327 20.25006

Fixed effects: oeil ~ dir * stim
                    Value Std.Error  DF   t-value p-value
(Intercept)     126.21892  3.380911 475  37.33282  0.0000
dir112.5        -15.67035  5.211776 475  -3.00672  0.0028
dir90           -52.07106  5.156902 475 -10.09735  0.0000
dir67.5         -49.44837  4.657945 475 -10.61592  0.0000
dir45           -77.38618  4.573869 475 -16.91919  0.0000
stimcp           -2.24053  4.827430 475  -0.46412  0.6428
stimp             1.18302  4.831512 475   0.24486  0.8067
dir112.5:stimcp -20.04964  7.739146 475  -2.59068  0.0099
dir90:stimcp     -6.61763  7.286390 475  -0.90822  0.3642
dir67.5:stimcp    0.09129  6.885681 475   0.01326  0.9894
dir45:stimcp      4.46803  6.593324 475   0.67766  0.4983
dir112.5:stimp    7.52243  7.728387 475   0.97335  0.3309
dir90:stimp       7.66654  7.293126 475   1.05120  0.2937
dir67.5:stimp    -4.82219  6.777315 475  -0.71152  0.4771
dir45:stimp      -1.42047  6.611150 475  -0.21486  0.8300

Standardized Within-Group Residuals:
        Min          Q1         Med          Q3         Max
-5.65017202 -0.42521384 -0.01018637  0.37893998  5.53998764

Number of Observations: 494
Number of Groups: 5
```

La figure 6.8 représente le profil moyen des réponses (direction perçue + direction oculaire) pour chaque type de stimulus inducteur en fonction de la direction de la cible, pour l'enssemble

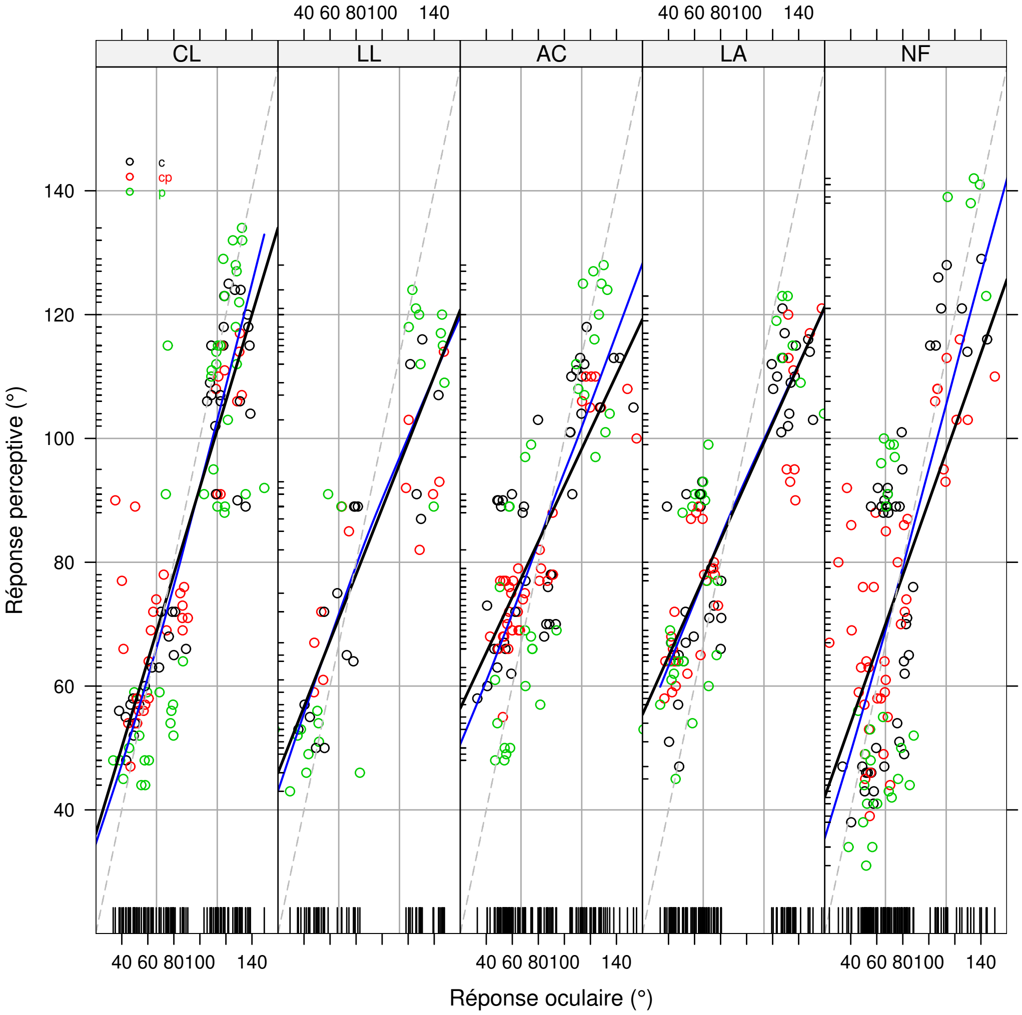


Fig. 6.7. – *Distribution bivariée des réponses perceptives et oculaires (n = 5) en fonction du type de stimulus (c, noir, c+p, rouge, p, vert). La droite en pointillés gris indique la droite de pente unité. Les droites de couleur bleue et noire représentent des droites de régression pondérée et ordinaire, respectivement.*

des essais retenus dans l'analyse précédente. Les valeurs individuelles et moyennes, ainsi que les valeurs prédites par des modèles mixtes appliqués aux données perceptives et oculomotrices, sont indiquées dans la figure 6.9. Les effets fixes considérés dans ces modèles sont toujours la direction de la cible (var. catégorielle) et le type de stimulus (var. catégorielle). Seules les réponses en fonction de la direction de la cible sont indiquées. Pour comparaison, nous avons également modélisé ces réponses en considérant la variable direction de la cible comme une variable numérique (Fig. 6.9, bas).

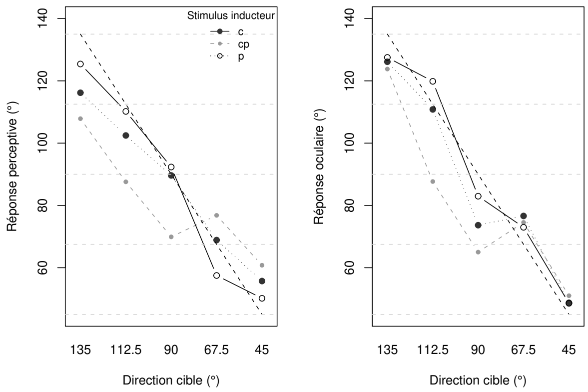


Fig. 6.8. – *Effet du type de stimulus inducteur sur les réponses perceptives (gauche) et oculaires (droite), en fonction de la direction de la cible.*

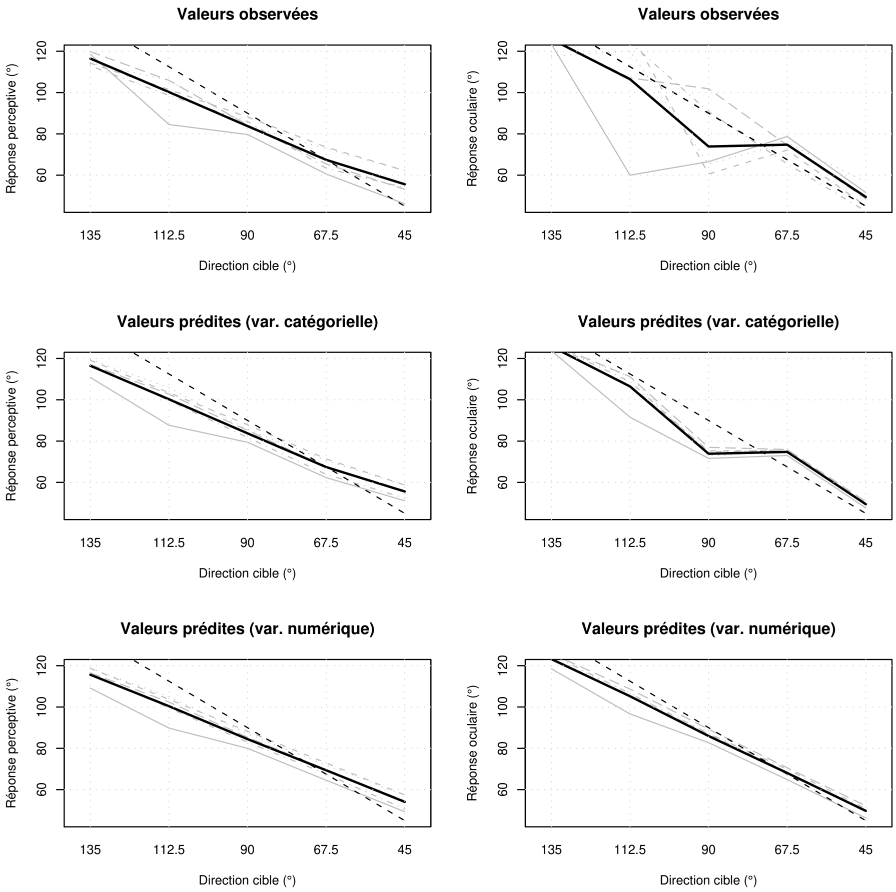


Fig. 6.9. – Haut. *Réponses observées (direction oculaires + direction perçue) en fonction de la direction de la cible. Les valeurs moyennes sont indiquées par la droite noire.* Milieu. *Réponses prédites à l'aide de modèles mixtes utilisant la direction de la cible comme variable prédictrice catégorielle.* Bas *Réponse prédites en considérant la direction de la cible comme variable numérique.*

Références techniques

[1] Gander, W., Golub, G.H. & Strebel, R. (1994). Fitting of circles and ellipses. Least squares solutions. *BIT* **34**, 558-578.

[2] Lagarias, J.C., Reeds, J.A., Wright, M.H. & Wright, P.E. (1998). Convergence properties of the Nelder-Mead Simplex Method in low dimensions. *SIAM Journal of Optimization* **9**, 112-147.

[3] Welch, P.D. (1967). The use of Fast Fourier Transform for the estimation of power spectra : A method based on averaging over short, modified periodograms. *IEEE Transactions on Audio Electroaccoustic* **AU-15**, 70-73.

[4] Kay, S.M. (1988). *Modern spectral estimation*. (Englewood Cliffs, NJ : Prentice-Hall)

[5] Rouanet, H. & Lépine, D. (1977). Introduction à l'analyse des comparaisons pour le traitement des données expérimentales. *Informatique et Sciences Humaines* **33** (numéro spécial).

[6] Wilkinson, G.N. & Rogers, C.E. (1973). Symbolic description of factorial models for analysis of variance. *Applied Statistics* **22**, 392-399.

Table des figures

Liste des tableaux