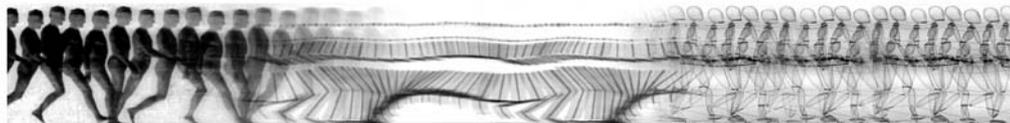




UNIVERSITE DE BOURGOGNE
Unité de Formation et de Recherche
Sciences et Techniques des
Activités Physiques et Sportives



INSERM - U1093 Cognition, Action, et Plasticité Sensorimotrice

THÈSE

PREDIRE LE PASSE ET LE FUTUR: ROLE DES REPRESENTATIONS MOTRICES DANS L'INFERENCE DU MOUVEMENT

Présentée par

Alessandro CARLINI

Directeur de thèse : Thierry POZZO

Co-directrice de thèse : Rossana ACTIS-GROSSO

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de Bourgogne

Discipline : Sciences et Techniques des
Activités Physiques et Sportives.
Spécialité : Neurosciences

Docteur de l'Université Milano-Bicocca

Discipline : Psychologie Expérimentale,
Linguistique et Neuroscience Cognitive

JURY

Mme ACTIS-GROSSO R.	Università Milano-Bicocca	Co-directrice de thèse
M PAPAXANTHIS C.	Université de Bourgogne	Examineur
M. POZZO T.	Université de Bourgogne	Directeur de thèse
M SERINO A.	Università di Bologna	Rapporteur
M SOUERES P.	LAAS- CNRS, Toulouse	Rapporteur
M STUCCHI N.	Università Milano-Bicocca	Co-Encadrant

Financements

Cette thèse a été financée par l'Agence Nationale de la Recherche – ANR, projet Tecsan : "Simaction"

Ce travail a fait l'objet des publications suivantes

Carlini A., Actis-Grosso R., Stucchi N., Pozzo T. (2012)

FORWARD TO THE PAST

Frontiers in Human Neuroscience, 6: 174.

A. Carlini, R. Actis-Grosso, T. Pozzo (2010)

**LOCALIZING OBJECTS AND TIME: A COMPUTATIONAL MODEL
BASED ON A PREDICTIVE MECHANISM**

Fechner Day: 26th Annual Meeting 2010 of the International Society for
Psychophysics, Padua, Italy. P. 391-396.

Ce travail a fait l'objet des communications suivantes

Actis-Grosso R, **Carlini A**, Stucchi N, Pozzo T, (2011) "Extrapolating the past" Perception 40 ECVF Abstract Supplement, p.129

A. Carlini, R. Actis-Grosso, T. Pozzo (2010) "A computational model for motion tracking", 17th Forum FJC, Dijon, France.

A. Carlini, N. Stucchi, T. Pozzo (2010). Comment reconstruire le passé prévoyant le futur. 16th Forum FJC, Besançon, France.

A. Carlini, T. Pozzo, N. Stucchi, R. Actis-Grosso (2009). A computational model for starting and vanishing point misperception of a moving target. Annual Meeting 2009 of the Society for Neuroscience, Chicago, Il. USA.

Résumé

L'efficacité du système visuel est permise par un complexe réseau d'élaboration, qui s'appuie sur des structures corticales, sous-corticales et périphériques. Le but de la présente recherche est de mieux comprendre le processus de perception visuelle du mouvement, et réaliser un modèle computationnel capable de reproduire les fonctionnalités humaines du tracking (suivi) d'un objet en mouvement.

Ce travail de thèse comprend une ample recherche bibliographique, ainsi qu'une série d'expérimentations ; la thèse se compose de deux parties :

La première partie a pour objet la détermination des performances dans l'inférence « vers le passé », d'un mouvement partiellement visible. Il s'agit de définir l'implication des informations exogènes (les signaux rétiniens) et endogènes (les modèles internes de l'action observée) dans la reconstruction de la cinématique d'une cible en mouvement et partiellement occultée. Nos résultats supportent l'hypothèse que le Système Nerveux Central adopte un mécanisme basé sur le recours aux modèles internes dans la reconstruction du passé de cinématiques biologiques.

La deuxième partie complète la première, et vise à identifier la structure et les caractéristiques fonctionnelles du système de poursuite, ainsi que à comprendre l'origine des erreurs systématiques présentes dans la localisation d'une cible chez l'homme.

Nous avons développé un modèle computationnel en langage Matlab, basé sur le mécanisme d'extrapolation du mouvement, qui est capable de reproduire les données expérimentales dans la tâche de localisation.

Mots-clés : Mouvement Biologique, Modèle Interne, Extrapolation, Localisation, Inférence, Compensation Délais.

Abstract

The effectiveness of the visual system is permitted by a complex processing network, which relies on cortical, sub-cortical and peripheral structures. The purpose of this research is to improve the knowledge of the process sustaining the visual perception of motion, and to produce a computational model able to reproduce the features of human visual tracking of a moving object.

This work includes an extensive bibliographic research, and a series of experiments. The thesis consists of two parts:

The first part pertains to the determination of performance in the "backward" inference of a partially visible movement. It consist of defining the involvement of exogenous information (retinal signals) and endogenous information (internal models of observed action) in the kinematic reconstruction of a partially hidden trajectory of a moving target. Our results support the hypothesis that the CNS adopts a mechanism based on the use of internal models in the reconstruction of past biological kinematics.

The second part complements the first one, and aims to identify the structure and the functional characteristics of the tracking system; it also aims to understand the origin of systematic errors present in the location of a target, in humans.

We developed a computational model in Matlab, based on the extrapolation mechanism of movement, which is capable of reproducing the experimental data for the localization task.

Keywords: Biologic Movement, Internal Model, Extrapolation, Localization, Inference, Delay Compensation.

Abbreviations

ANN	Artificial Neural Network
AP	Appearing Point (point d'apparition)
BD	Backward Displacement
BIO	Loi de mouvement Biologique
CE	Constant Error
CGL	Corps Géniculés Latéraux
CNS	Central Nervous System
CS	Colliculus Supérieur
CSr	Colliculus Supérieur Rostral
EP	Ending Point (point final)
FE	Fröhlich Effect
FLE	Flash-Lag Effect
HVA	Higher Visual Area
IRM	Imagerie par Résonance Magnétique
LGN	Lateral Geniculate Nucleus
LPS	Lobe Pariétal Supérieur
NBIO	Loi de mouvement Non Biologique
PF	Point Final de la trajectoire
PI	Point Initial de la trajectoire
PVP	Peak of Velocity Point (point de vitesse maximal)
p-PVP	Perceived-PVP (PVP perçu)
RD	Response Distance
RepMo	Representational Momentum
RT	Response Time
SD	Standard Deviation
SNC	Système Nerveux Central
ST	Starting Point (point du départ)
STS	Sillon Temporal Supérieur
TTP	Time To Peak response
VE	Variable Error

Table des matières

Chapitre 1 - Cadre Théorique	23
1.1 Anatomie de la perception visuelle	24
La rétine, physiologie et timing	25
Sensibilité directionnelle et anticipation du stimulus	29
Les voies optiques	32
Le Colliculus Supérieur	34
Les voies visuelles corticales	36
La blindsight (vision aveugle)	38
1.2 Perception et localisation d'une cible en mouvement	40
Erreurs de localisation spatio-temporelle :	
i Le Flash-Lag Effect	42
ii Le Starting Point	45
iii L' Ending Point	51
Vitesse non constante	56
1.3 Perception du mouvement structuré	59
Des informations « cachées » dans la cinématique	59
Le sens de la vitesse : la loi de la puissance deux-tiers	62
Le lien entre action et perception	64
Système du « direct-matching » ou mécanisme de résonance	66
Modèles internes	67
Modélisations	71

Chapitre 2 - Problématique	76
Reconstruction de la cinématique	78
Suivi d'une cible et projection du mouvement vers le futur	79
Chapitre 3 - Contribution Expérimentale	81
3.1 Reconstruction de la cinématique passée	82
« Forward to the Past »	84
3.2 Comment reconstruire le passé en prévoyant le futur	101
3.3 La récupération des délais dans le tracking visuel	114
« Localizing objects and Time : a computational model... »	116
Chapitre 4 - Discussion Générale	126
4.1 Inférence du point de départ et modèles internes	127
Forward to the past : l'avantage de la cinématique biologique	127
L'ancrage du modèle interne biologique ...	130
4.2 La récupération des délais dans le tracking visuel	133
Références Bibliographiques	137

Liste des figures

Figure 1	Organisation des couches de la rétine.	26
Figure 2	Timing des signaux dans le système visuel du macaque.....	28
Figure 3	Réponse asymétrique d'une cellule non-sélective à la direction.	29
Figure 4	Relation entre la vitesse de déplacement du stimulus et la pré-activation des cellules ganglionnaires	31
Figure 5	Outputs parallèle de la rétine jusqu'aux aires cérébrales ciblées	32
Figure 6	Les voies visuelles primaire et secondaire	33
Figure 7	Représentation des surfaces corticales, sous-corticales, et optiques chez l'homme	34
Figure 8	Voies visuelles dorsale et ventrale	36
Figure 9	Représentation schématique des trois voies visuelles chez le primate non-humain	37
Figure 10	Différentes erreurs dans la localisation d'une cible en mouvement	40
Figure 11	Flash-Lag Effect	43
Figure 12	Représentation schématique du <i>Frölich effect</i> , d'après Actis-Grosso (1999)	46
Figure 13	Représentation schématique du <i>Backward Displacement</i> d'après Actis-Grosso (1999)	47
Figure 14	Représentation des réponses d'un sujet typique, dans la localisation du SP.....	48
Figure 15	<i>Backward Displacement</i> - d'après Thornton (2002)	49
Figure 16	Erreur dans la localisation du point du départ de la cible, en relation à sa vitesse, d'après Kerzel et Gegenfurtner (2004)	51
Figure 17	Représentation schématique du « <i>Representational Momentum</i> ».....	52

Figure 18	Representational Momentum - d'après Thornton (2002)	54
Figure 19	Representational Momentum, d'après Actis-Grosso et Stucchi (2003)	55
Figure 20	Perception d'un mouvement à vitesse constante, pour une trajectoire horizontale	57
Figure 21	Profils de vitesse utilisés dans les manipulations d'après Runeson (1974)	58
Figure 22	Contours externes et configuration de points, d'après Johansson (1976)....	60
Figure 23	Représentation schématique des stimuli visuels, d'après Hiris et al. 2007	61
Figure 24	La loi de la puissance deux-tiers	62
Figure 25	Tache d'inférence pour mouvement biologique et non-biologique	65
Figure 26	Représentation schématisée du mécanisme de résonance.	66
Figure 27	Modèles internes selon la théorie "Optimal feedback control", d'après Scott (2004)	69
Figure 28	Généralisation du schéma fonctionnel des modèles internes	69
Figure 29	Schéma fonctionnel du modèle d'Erlhagen	72
Figure 30	Le modèle "MNS2" de Arbib	74
Figure 31	Velocity profiles of the two laws of motion used in Exp. 1 and 2	88
Figure 32	Schematic representation of the stimulus sequence	91
Figure 33	Panel A. On the left, a schematic representation of the experimental set in Experiment 1. On the right, mean vertical error for the 33 participants. Panel B. Schematic representation of the experimental set, and mean vertical error for the 33 participants, in Experiment 2	92
Figure 34	Mouvement biologique utilisés lors de la deuxième expérimentation	102
Figure 35	Stimulus utilisés lors de la deuxième expérimentation	105
Figure 36	Réponse d'un sujet typique	106
Figure 37	Résultats : Erreur Constant Moyenne et Erreur Variable	107
Figure 38	Résultats : Distance moyenne	108
Figure 39	Résultats : Temps de réponse moyenne	108

Figure 40	Reconstruction cinématique de la trajectoire.	111
Figure 41	Extrapolation et projection vers le futur du mouvement.	114
Figure 42	Relation between target velocity and its perceived position at the Starting Point	121
Figure 43	Typical outcome of the model.....	122

Cadre Théorique

(Chapitre 1)

Cadre théorique

L'objectif de ce chapitre est de proposer une contextualisation anatomique et fonctionnelle des éléments impliqués dans la perception et l'inférence du mouvement. Le travail est subdivisé en trois parties : la première présente le cadre anatomique, ainsi que les caractéristiques d'élaboration de l'information visuelle ; la deuxième partie traite de l'état des connaissances sur la localisation d'un objet en mouvement, et les erreurs systématiques typiques du système nerveux chez l'homme ; la troisième partie est consacrée à l'analyse des caractéristiques qui définissent le mouvement produit et perçu, avec une attention particulière pour celui biologique.

1.1 Anatomie de la perception visuelle: du monde externe à la représentation interne

« La perception et notre sens de la réalité sont des produits de l'évolution. Les sens humains ont évolué avec le but de consentir la survivance. [...] Recevoir des informations concernant l'environnement est essentiel pour pouvoir se déplacer et interagir dans l'environnement même »
(Wolfe et al., 2005)

Le **cerveau** est le siège des fonctions supérieures (fonctions cognitives, sens, réponses nerveuses) et végétatives. Il reçoit des informations provenant de l'ensemble du corps ainsi que de l'environnement ; il les intègre et les analyse, pour générer une réponse adéquate.

La **perception** est une des facultés fondamentales qui relie le cerveau au monde externe par l'intermédiaire des sens. La perception visuelle en particulière est un des exemples de la complexité de la chaîne d'acquisition et d'élaboration du système perceptif. La structure fonctionnelle du système visuel n'est pas un système unifié, c'est-à-dire que ce n'est pas un seul mécanisme qui rend compte de toutes les fonctions du système, mais plutôt un ensemble d'unités d'élaboration qui garantissent l'ensemble des calculs, du niveau plus bas (le premier traitement périphérique de l'information) jusqu'aux niveaux d'élaboration plus complexes. Cette modularité fonctionnelle dériverait surtout de la multiplicité et complexité des représentations liées à la perception et à l'identification visuelle (e.g. Logothetis et Sheinberg, 1996; Treisman et Kanwisher, 1998). Cette structuration de la chaîne fonctionnelle est soulignée aussi par les résultats des études sur des pathologies caractérisées par des déficits visuels très spécifiques, tel que le déficit de la reconnaissance des visages (prosopagnosie), les déficits de reconnaissance spécifiques à d'autres catégories (objets animés ou vivants, nourriture, objets familiers), ou d'autres déficits (métamorphopsie, désidentification illusionnelle, héminégligence).

En conséquence : compte tenu de cette modularité, le système visuel s'appuie sur un réseau de plusieurs structures (périphériques, sous-corticales et corticales) hautement interconnectées. Selon la direction d'élaboration de l'information, l'œil est le premier élément de ce réseau, avec un rôle d'interface vers le monde extérieur, ainsi qu'une fonction de conversion des stimuli lumineux (les photons, captures à travers l'iris et incidents sur la rétine) en signaux électriques, tout en effectuant une première élaboration sur les signaux (Masland, 2001).

La rétine, physiologie et timing

« The [...] retinal circuitry suggests that the retina is remarkably complex. As vision research advances, the retina seems to take on an increasingly active role in perception » (Kolb, 2003)

La **rétine** est composée d'un empilement de plusieurs couches fonctionnelles (Figure 1), et est située entre le corps vitré et le fond de l'œil. Du fond de l'œil vers la pupille on retrouve la couche monostratifiée des cellules photoréceptrices, et trois couches fonctionnelles de neurones, permettant une première élaboration des signaux (Wolfe, 2008).

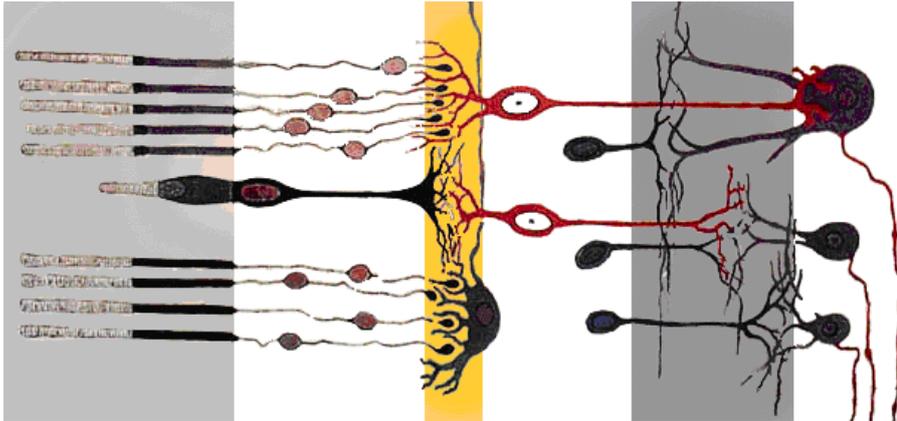


Figure 1 - Organisation des couches de la rétine.

De gauche à droite : le premier niveau fonctionnel de la rétine (le plus proche au fond de l'œil) est celui des récepteurs sensibles à la lumière, les cônes et les bâtonnets. Les récepteurs sont directement connectés à la couche des cellules bipolaires, ils ont une disposition radiale, et ils sont interconnectés par le réseau des cellules horizontales (couche plexiforme). Enfin les cellules bipolaires sont interconnectés par la couche des cellules amacrines, avant de se connecter aux cellules ganglionnaires qui - avec leur axones - forment le nerf optique sortant.

(Image : adaptée d'un dessin de Ramón y Cajal, 1892)

Les couches de neurones intégrées dans la rétine permettent un premier important stade d'élaboration des signaux perçus ; bien plus qu'un simple filtrage des signaux, ce réseau de neurones constitué par des cellules horizontales, bipolaires et amacrines,

permet une sélection et une extraction des informations de l'image (Kolb, 2003), puis leur codage pour un envoi successif à travers le nerf optique (Meister and Berry, 1999, Kuffler, 1953).

La conversion des stimuli en signal électrique ainsi que leurs processus d'élaboration, au niveau de la rétine, imposent un délai dans la transmission des informations visuelles (mais: « ...*La forme précise de la réponse à la lumière des photorécepteurs de l'homme in vivo n'a pas été établie avec certitude.* » (Hateren et Lamb 2006) ; cette condition impose une marge d'incertitude aussi bien dans les rapports fonctionnels que dans le timing).

Cao et al. (2006) ont trouvé un *time to peak response* (TTP, temps d'attente du maximum de la réponse) de 30 ~ 48 ms pour les cônes, et de 34 ~ 72 ms pour les bâtonnets. D'autres auteurs à l'instar de Cideciyan et al. 2003 et Hateren & Lamb 2006 retrouvent des valeurs inférieures à 40 ms (TTP = 8 ~ 12 ms; ; ~20 ms, respectivement), ou supérieures à 40 ms (Penkala, 2005). De plus, Barbur et al. (1980), et Sharpe, Stockman, et MacLeod (1989) montrent une différence entre cônes et bâtonnets de 60 ~ 80 ms, alors que Sun, Pokorny et Smith (2001) découvrent un « *faster* » délai entre les cônes et les bâtonnets de 8 ~ 20 ms, et un « *slower* » délai de 75 ~ 80 ms.

Nihjawan (2008) a proposé une revue analytique de la physiologie du système visuel et des temps caractéristiques d'élaboration, afin d'enquêter sur les erreurs de localisation visuelle. L'auteur a parcouru la chaîne d'élaboration visuelle, indiquant un délai supérieur à 10 msec pour le passage de l'information entre la rétine et le nerf optique (Dreher et al. 1976; Kaplan et Shapley 1982; Ratliff et Hartline 1959), de quelque milliseconde pour parcourir le nerf optique et arriver aux Corps Géniculés Latéraux (Lateral Geniculate Nucleus, LGNs), et approximativement un délai de 70 msec pour rejoindre l'aire V1 (Lamme et Roelfsema, 2000). On souligne aussi que le comportement des structures rétinienne est fortement dépendant de l'intensité de la stimulation, et que des conditions de basse luminosité réduisent sensiblement la fréquence d'intégration des signaux (Nihjawan rapporte que la période d'intégration au niveau des cellules ganglionnaires peut arriver jusqu'aux valeurs extrêmes de 1-2.5 sec, et en conséquence «...*la vision devient nécessairement lente*»).

Lamme et Roelfsema (2000) montrent que chez le singe, il faut un temps moyen de 72 ms pour qu'un stimulus arrive à l'aire V1. Les auteurs soulignent la variabilité de cette valeur par rapport à d'autres facteurs (« *The exact speed depends on stimulus variables (e.g. contrast, motion, type of onset), but after the presentation of a high contrast stimulus, the highest levels of the visual cortical processing hierarchy in the ventral stream are reached within 100 ms* ») (Lamme et Roelfsema, 2000).

Schmolesky et al (1998) ont travaillé sur les temps et les percentiles d'activation des structures impliquées dans les voies optiques et visuelles (voir Figure). Si on considère « efficace » le 75% d'activation d'une structure (condition qui apparaît terminer la montée centrale et linéaire de l'activation), on trouve une confirmation de la valeur de 72 ms, pour le délai d'activation entre le stimulus et l'activation conséquente en V1.

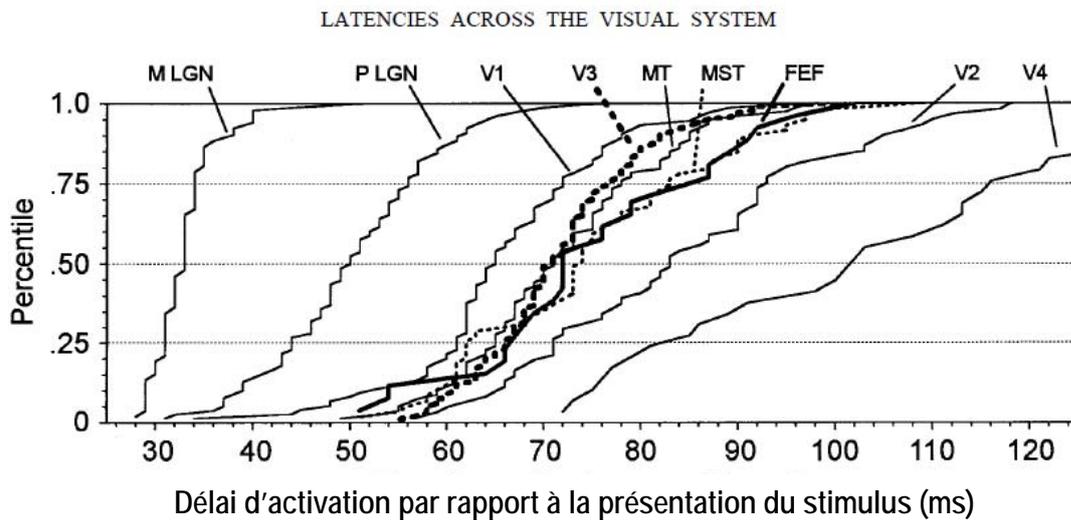


Figure 2 - Timing des signaux dans le système visuel du macaque

Latences des réponses évoquées dans le système visuel, au niveau des Corps Géniculés Latéraux (LGNs en anglais), des aires visuelles striées et extra-striées, comme marquées. Le percentile des cellules qui a commencé à réagir est tracé en fonction du temps de la présentation du stimulus. La courbe V4 est tronquée pour augmenter la résolution des autres courbes; la gamme V4 s'étend à 159 ms.

(D'après Schmolesky et al, 1998)

Sensibilité directionnelle et anticipation du stimulus

Dans les années 50s et 60s, les études sur la rétine chez les mammifères (initialement chez l'animal et depuis la fin des années 60s chez l'homme) ont démontré la complexité d'élaboration et du codage de l'information envoyé vers le nerf optique, ainsi que la structure parallèle d'élaboration de l'information, et les réponses caractéristiques des cellules nerveuses qui tractent le signal (Kuffler, 1953).

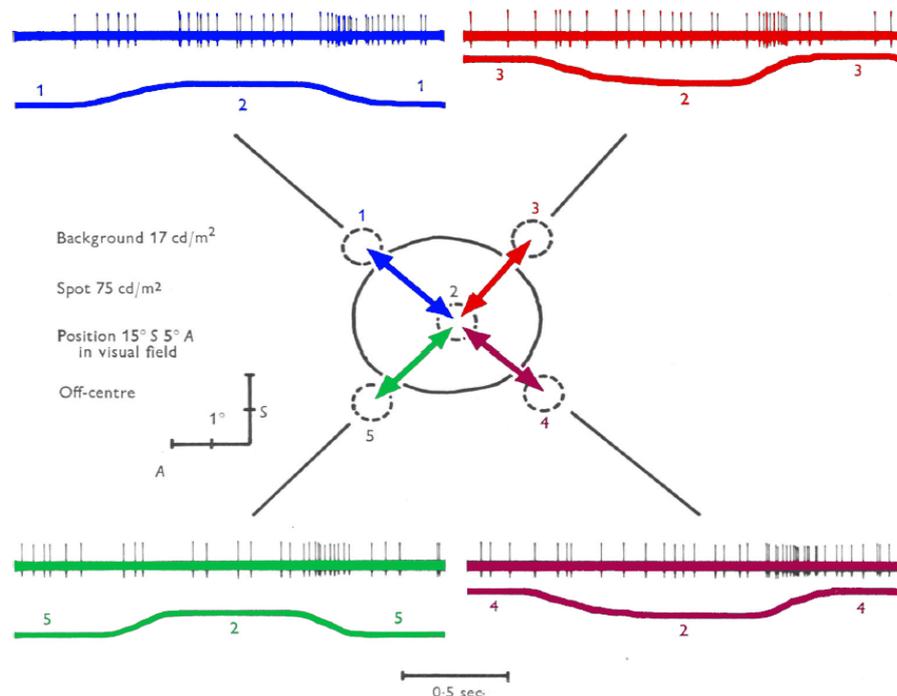


Figure 3 - Réponse asymétrique d'une cellule non-sélective à la direction. Le diagramme central présente les quatre possibles directions de mouvement du stimulus. Les correspondants graphiques sur les quatre coins de l'image représentent la réponse en fréquence de la cellule ganglionnaire (de type « off-centre ») par rapport au mouvement du stimulus. Etude sur la rétine *in vivo*, chez le lapin. Mouvement du stimulus à vitesse constante [5 - 10 °/sec].

(D'après Barlow et al, 1964)

Plusieurs résultats ont été obtenus en réponse à l'attention portée sur ce sujet, et du développement des technologies permettant des manipulation dans une échelle temporelle et spatiale de plus en plus fine ; Les résultats les plus remarquables sont entre autres: la découverte de l'organisation fonctionnelle *on-center* et *off-center* (pour une introduction : Famiglietti & Kolb, 1976), la réponse dynamique au déplacement du stimulus (Figure 3, pour l'activation centripète/centrifuge), et le codage/traitement de la variable « vitesse » du stimulus (Thompson, 1984).

Aujourd'hui nous disposons d'une meilleure connaissance anatomique et physiologique de la rétine (e.g. : Masland, 2001; Kolb, 2003, pour une revue ; Cao et al, 2006 pour le timing et une modélisation des récepteurs; Field et Chichilnisky, 2007, pour le codage de l'information).

Berry et al. (1999) propose les résultats d'une recherche sur le temps de réponse de la rétine chez la salamandre et le lapin, le but étant de comprendre si au niveau local sont présents des mécanismes capables de compenser les délais d'élaboration du système visuel. L'hypothèse sur laquelle la recherche s'appuie est que le système devrait être capable de « extrapoler la position courante à l'aide de la position et la vitesse passées».

La rétine, isolée et connectée à un array multi-électrode d'enregistrement, a été stimulée avec la projection d'une cible (une barre de 133 μm de largeur), soit statique (flash) ou en mouvement. La vitesse du stimulus était comprise entre 0,11 mm/s et 1,76 mm/s ; l'acquisition des signaux par les électrodes a permis de mesurer la réponse spatio-temporelle des cellules ganglionnaires.

Le résultat le plus intéressant est la présence d'une pré-activation des cellules ganglionnaires évidente dans le cas de stimulus en mouvement. La pré-activation se manifeste dans le sens du mouvement du stimulus, et dépend de la vitesse de mouvement de la stimulation (Figure 4). Même s'il s'agit d'un effet évidemment local (dans le test, la rétine n'a aucune afférence) les auteurs soulignent que cette « capacité » *in vivo* doit être rapportée à un contexte fonctionnel plus complexe.

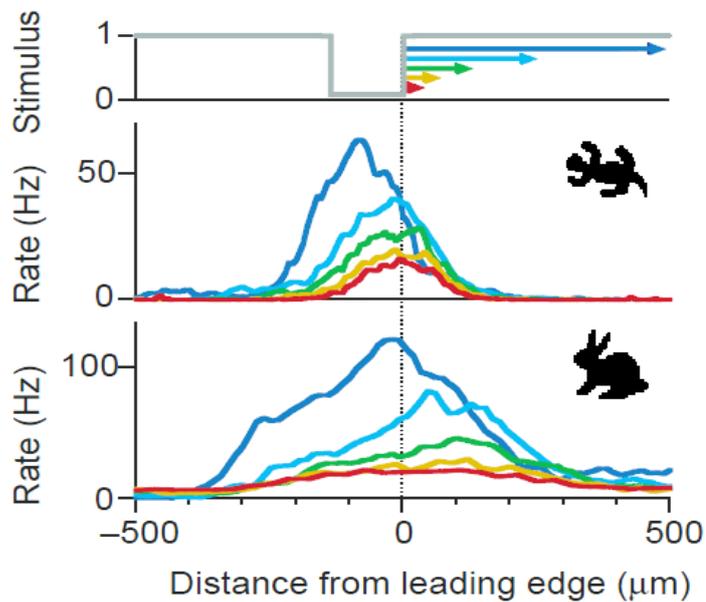


Figure 4 - Relation entre la vitesse de déplacement du stimulus et la pré-activation des cellules ganglionnaires. L'image (d'après Berry et al. 1999) présente les résultats des tests sur la rétine chez la salamandre et chez le lapin. Les graphiques montrent la pré-activation (partie à droite de la ligne du « zéro ») par rapport à la vitesse de déplacement du stimulus. La vitesse du stimulus est comprise entre 0,11 mm/s et 1,76 mm/s

L'interprétation qui est proposée dans le papier s'appuie sur l'évidence qu'une correction des délais computationnels anticipée détermine une meilleure condition de performance (d'ici le fait que la rétine en soit impliquée directement), et qu'une structure proche de la rétine (le Colliculus Supérieur) pourrait être responsable de l'élaboration des informations nécessaires à piloter cette fonctionnalité.

Les voies optiques

« According to the concept of parallel processing, in the visual system of mammals and vertebrates in general, information about the visual world is extracted, processed and conveyed from retina to brain visual centers by distinct, largely parallel information channels » (Waleszczyk et al, 2004).

L'information collectée par les structures oculaires parcourt deux voies optiques principales, une primaire et une secondaire (Figure 6), auxquelles on peut ajouter une troisième voie constituée par le système optique accessoire, dédié à la stabilisation du regard.

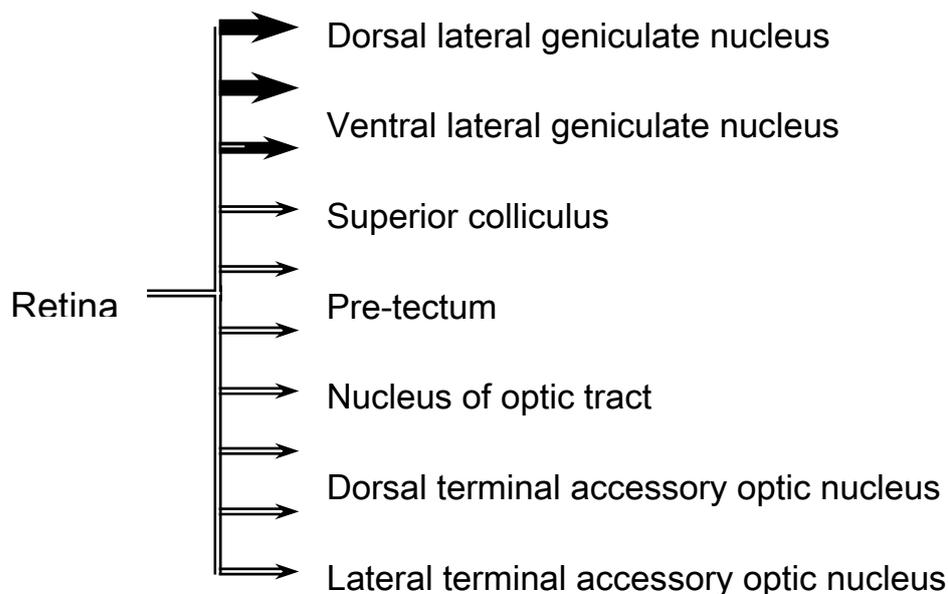


Figure 5 - Outputs parallèle de la rétine jusqu'aux aires cérébrales ciblées.
D'après et modifié : Weiskrantz (1996) et Cowey et Stoerig (1991)

La **voie optique primaire** conduit l'information visuelle de la rétine vers le lobe occipital du cerveau (où est situé le cortex visuel) à travers les Corps (ou noyaux)

Géniculés Latéraux (CGL) droit et gauche, en utilisant la plupart des fibres du nerf optique. La **voie optique secondaire**, ou voie rétino-tectale, utilise environ le 10% des fibres du nerf optique, qui se séparent de la voie primaire avant les CGL pour se projeter vers le Colliculus Supérieur (CS) et le Pulvinar (Kandel et al, 1991).

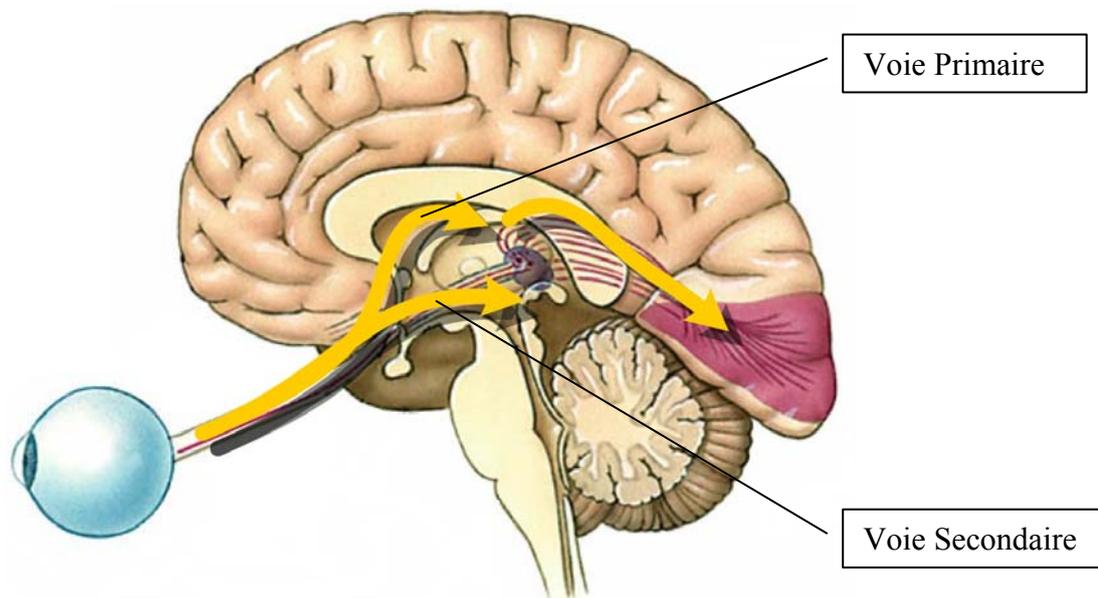


Figure 6 - Les voies visuelles primaire et secondaire ont origine au niveau de l'œil, et véhiculent les informations à travers le nerf optique. La voie primaire conduit l'information vers les Corps Géniculés Latéraux (CGLs, droit et gauche) et successivement au cortex visuel ; la voie secondaire se sépare du nerf optique avant le CGLs, pour se diriger vers le mésencéphale et se projeter principalement sur le Colliculus Supérieur (CS) et le Pulvinar.

Le Colliculus Supérieur

Le Colliculus Supérieur (CS) se situe dans le mésencéphale en-dessous du thalamus ; il reçoit un influx visuel par la voie visuelle secondaire, mais également d'autres informations par des canaux non visuels tels que ceux de l'auditif, de l'olfactif, du réticulaire, des cérébelleux et des préteaux, intégrant les informations perceptives avec l'ensemble des informations liées au mouvement de la tête et du corps (Nieuwenhuys et al, 2007 ; Waleszczyk et al, 2004 ; Richard et al, 2004 ; Izawa et al, 1999).

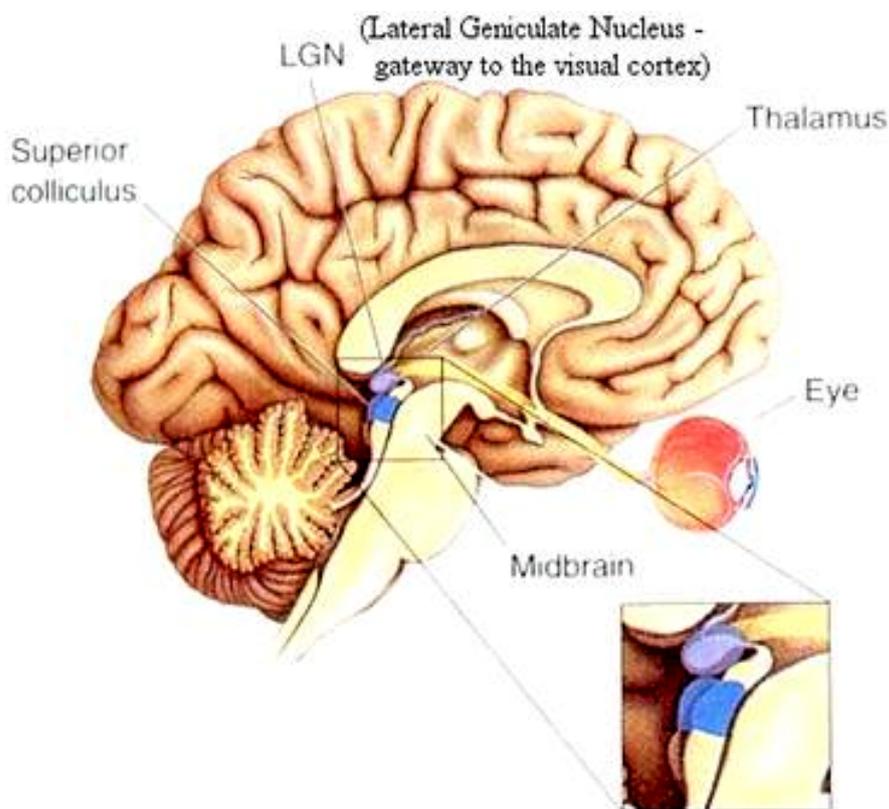


Figure 7 - Représentation des surfaces corticales, sous-corticales, et optiques chez l'homme. Le Colliculus Supérieur (CS) est mis en évidence (violet).

Initialement identifié comme responsable du contrôle des saccades (Lee et al, 1988 ; Munoz et al, 2000) il a été découvert récemment l'activité des structures de neurones du CS en relation avec : (i) l'attention spatiale (Sparks, 1999 ; Kustov and Robinson, 1996) ; (ii) la sélection de la cible (Blohm et al, 2005 ; Carello et Krauzlis 2004 ; Krauzlis, 2003 ; Horwitz et Newsome, 1999) ; (iii) la localisation de la cible (Krauzlis et al, 2000 ; Horwitz & Newsome, 1999) ; (iv) le maintien de la cible dans le centre de la fovéa (Blohm et al, 2005 ; Krauzlis et al, 2000 ; Krauzlis and Lisberger, 1994) ; (v) le contrôle de la poursuite visuelle (Barnes and Asselman, 1992 ; Krauzlis, 2003) ; (vi) le calibrage de la vitesse de rotation de l'œil lié à celle de la cible (Krauzlis and Lisberger, 1994).

Les couches intermédiaires du CS sont caractérisées par une distribution fonctionnelle rétinotopique (c'est-à-dire qu'il existe une relation topographique entre la répartition de ces cellules rétiniennes et celle des neurones colliculaires ; Sparks, 1999). L'activité des neurones du CS (spécialement au niveau rostral, CSr, correspondent à la représentation du champ visuel central) est fortement dépendant du stimulus et de sa position, et démontre ne pas être une simple réponse visuelle mais plutôt le résultat d'un processus d'élaboration structuré (Krauzlis, 2000), qui tient compte du contexte et de la hiérarchisation des informations (Arbib, 1981 ; Collet et Paillard, 2001). Entre autres caractéristiques intéressantes, on relève que :

- 1) l'activité des neurones du CS démontre une sélectivité par rapport au type de cible à suivre (Krauzlis & Dill, 2002 ; Waleszczyk et al, 2004) ;
- 2) dans la partie finale du CSr sont présentes des "*fixation cells*" (cellules de fixation, neurones qui présentent une décharge tonique lors d'une fixation active, et seulement si la cible est présent dans l'area de vision fovéale) (Krauzlis et al, 2000).
- 3) l'activité du CS pourrait être liée au but du mouvement oculaire et à la stratégie motrice pour l'accomplir (Krauzlis, 2003), ainsi qu'à l'objectif d'une action corrélée (Hafed et Krauzlis, 2008).

La sélectivité de l'activité neurale du CS par rapport aux caractéristiques du mouvement d'une cible avait été retrouvée aussi à l'occasion d'études sur mammifères tels que le rat (Lund, 2004), le lapin (Barlow et al, 1964), le singe (Goldeberg et Wurtz, 1972).

Les voies visuelles corticales

Dans le Cortex Visuel c'est la surface V1 qui reçoit l'information véhiculée par la voie optique primaire ; ensuite l'information est répartie et transmise à plusieurs structures chargées d'analyses de plus haut niveaux.

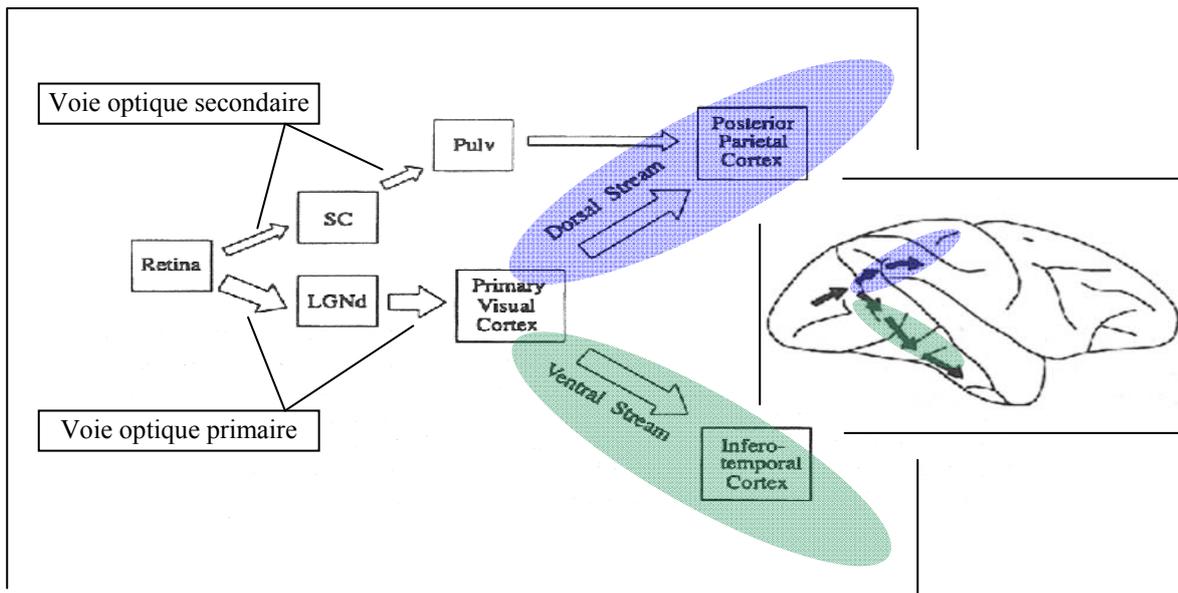


Figure 8 - Présentation des voies visuelles dorsale et ventrale originellement mises en évidence chez le singe. L'illustration de droite (cerveau) présente les connexions cortico-corticales que l'aire visuelle primaire (V1) entretient avec le cortex temporal inférieur (voie ventrale) et avec le cortex pariétal postérieur (voie dorsale). LGN : Corps Géniculé Latéral (CGL); Pulv : Pulvinar ; SC ; Colliculus Supérieur. Modification sur image de Milner et Goodale, 1995.

Leslie Ungerleider et Mortimer Mishkin (1982) furent les premiers auteurs à démontrer (chez le singe) l'existence d'un traitement différencié et parallèle de l'information visuelle par deux voies corticales distinctes: une voie dite dorsale (pariétal postérieure),

incluant les aires visuelles MT, MST, FST, V3A et V6 entretenant des connections avec le lobe pariétal et, une voie dite ventrale (temporal inférieure) comprenant les aires V3 et V4 et dont le cortex temporal inférieur reçoit les afférences (Figure 8).

Dans la Figure 9 les flèches montrent les deux voies selon la direction parcourue par le flux principal de l'information visuelle, mais d'autres connexions de dimension moins importante vont s'ajouter à celle indiquées (connexions afférents ou efférents, vers d'autres surfaces d'élaboration) ; même si de portée inférieure, ces connexions sont de grande importance fonctionnelle (Krauzlis, 2004).

Les récentes avancées des connaissances anatomo-fonctionnelles du cerveau envisagent l'existence d'une troisième voie de traitement de l'information visuelle (Rizzolatti et Matelli, 2003). Ce modèle propose une subdivision de la voie dorsale en une voie dorso-dorsale et une voie dorso-ventrale (Figure 9).

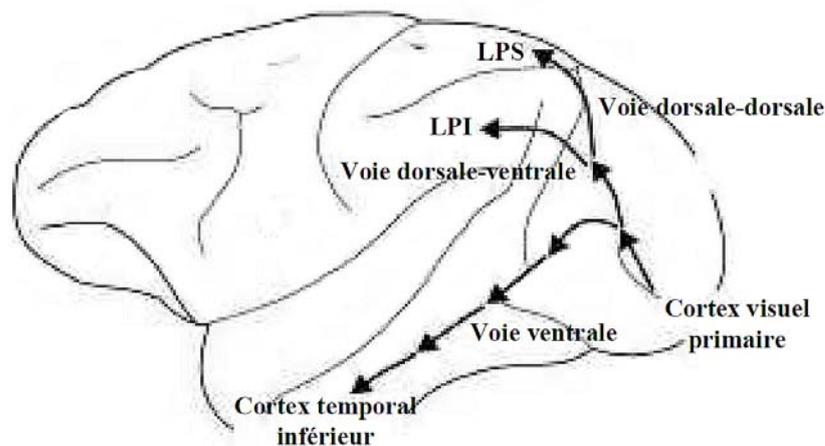


Figure 9 - Représentation schématique des trois voies visuelles chez le primate non-humain. La voie ventrale se projette sur le cortex temporal inférieur (idem au modèle précédent). La voie dorsale est quand à elle subdivisée en une voie dorsale-ventrale dont la terminaison est le lobe pariétal inférieur (LPI), et une voie dorsale-dorsale se projetant sur le lobe pariétal supérieur (LPS). D'après Giorello et Sinigaglia (2007).

La voie dorso-dorsale, dont le centre d'élaboration est défini comme l'aire V6, aurait des caractéristiques similaires à celle de la voie dorsale précédemment décrites par Milner et Goodale (1992 et 1995) mais serait dédiée exclusivement à l'organisation des activités motrices visuo-guidées. La voie dorso-ventrale aurait pour centre d'élaboration l'aire MT/V5 et serait quant à elle responsable de l'organisation de l'action dirigée sur un objet (mais pas uniquement). Une explication avancée pour expliquer cette subdivision de la voie dorsale provient du fait que les projections des centres d'élaborations diffèrent, bien que V6 et MT/V5 possèdent des caractéristiques fonctionnelles communes (Galetti et al., 2001). Alors que V6 constitue la principale source d'information visuelle pour le lobe pariétal supérieur, les afférences de MT/V5 ont pour cible le lobe pariétal inférieur. De plus, Rizzolatti et Matelli (2003) ont montré que le lobe pariétal inférieur recevait des afférences visuelles en provenance du sillon temporal supérieur (STS) et contenaient une codification de l'espace et des mouvements biologiques. Par conséquent, cette troisième voie visuelle serait fortement impliquée dans la perception de l'action et la perception de l'espace.

La *blindsight* (vision aveugle)

La vision aveugle (*blindsight* en anglais ; pour une introduction : Cowey et Stoerig, 1991) est une situation qui peut apparaître comme consécutive à la lésion ou perte fonctionnelle d'une surface du cortex visuel (même après extirpation chirurgicale), et de la perte consécutive de la vision consciente. La particularité qui caractérise la vision aveugle est la conservation d'un ensemble de capacités visuelles résiduelles (inconscientes).

La littérature rapporte des *cases-studies* illustrant la conservation de capacités parfois surprenantes (Trevethan et al. 2007), où le sujet démontre des capacités de discrimination et d'identification de formes et de photos, avec une grande précision; Barbur et al. (1980) ont retrouvé la conservation de la capacité de perception du

mouvement, pouvant être en accord avec les résultats de recherches précédentes (Riddoch, 1917 ; Pöppel et al., 1973).

La recherche concernant la structure responsable des capacités de vision résiduelles a ouvert un profond débat, qui a poussé à reconsidérer les parcours de transmission et élaboration de l'information visuelle qui résultait des recherches des années 70s et 80s. D'après Cowey et Stoerig, 1991 : "*Every textbook on vision describes the projection, exceeding a million fibres per eye, to the dorsal lateral geniculate nucleus (dLGN). The projection to the Superior Colliculus (approximately 100000-150000 fibres) is usually mentioned as well, but the others receive scant attention, despite the fact that many of them, as judged from electrophysiological recordings, transmit information about the position, size and movement of visual stimuli.*"

Une première interprétation par rapport au possible *pathways* chargé de ces capacités résiduelles propose que ce sont les structures proches de la lésion qui permettent cette vision sous-consciente (e.g. Fendrich et al. 1992). D'autres travaux, au contraire, supportent l'hypothèse qu'il existerait un autre parcours fonctionnel capable d'élaborer –même dans des conditions opératives normales– ce genre d'information (Cowey et Stoerig, 1991 ; Trevelyan et al., 2007) et proposent comme « principal acteur » de ces processus, le Colliculus Supérieur.

1.2 Perception et localisation d'une cible en mouvement

Les premières études concernant la perception visuelle et ses performances dans la localisation spatiale d'un objet remontent au XVIIIe siècle, lorsqu'on s'est aperçu de la présence d'erreurs systématiques commises par les astronomes dans l'observation et l'enregistrement de la position des astres (observation à travers le télescope et écriture de la position relative).

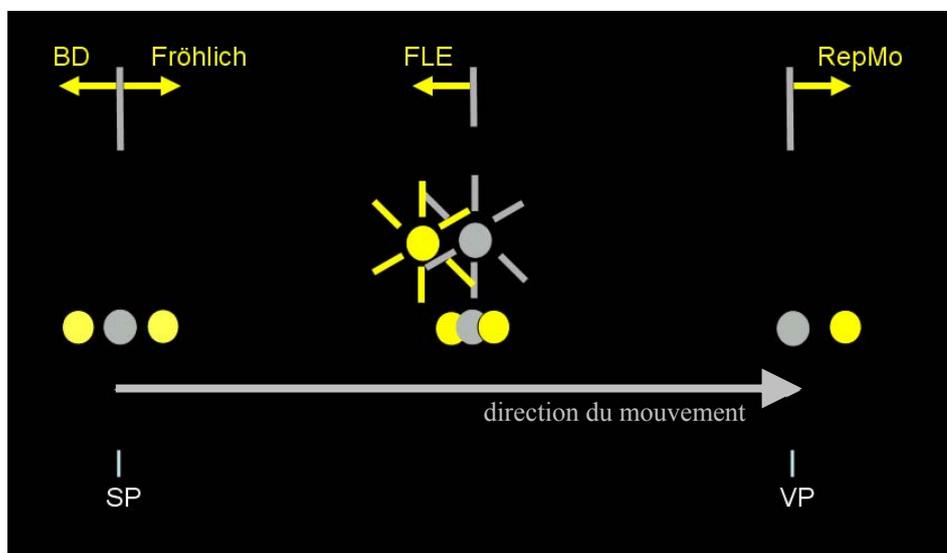


Figure 10 - L'image résume les différentes erreurs dans la localisation d'une cible en mouvement. Concernant le point du départ (*Starting Point*, SP) les deux différents erreurs sont reportées en littérature : (1) dans le sens du mouvement (*Fröhlich Effect*, FE), et (2) dans le sens opposé (*Backward Displacement*, BD). Une erreur systématique dans le sens du mouvement (*Representational Momentum*, RepMo) est normalement trouvée lorsqu'on demande de localiser le point final (*Ending Point*, EP) de la trajectoire de la cible. Enfin, si une deuxième cible constituée par une référence clignotante est présentée en mouvement parallèle et aligné avec la première cible à présence constante, cette deuxième cible clignotante sera perçue toujours en retard par rapport à la première (*Flash-Lag Effect*, FLE). D'après Actis-Grosso, 2007

Aujourd'hui les études dans le domaine de la psychophysique nous montrent l'existence d'une « famille » d'erreurs, commises par le Système Nerveux Central (SNC; en anglais : *Central Nervous System*, CNS) dans la localisation d'objet en mouvement dans l'espace visuel.

Si pendant une manipulation on demande à un observateur de localiser la position d'une cible en mouvement, la position qu'il perçoit et qu'il indique ne correspondra pas à la position réelle. Cette condition est encore plus évidente si la cible se déplace dans un espace sans d'autres références. Il s'agit de petites erreurs, mais systématiques et consistantes, typiquement relevées dans la localisation du point du départ (*Starting Point*, SP) et du point final (*Ending Point*, EP) d'une trajectoire visible ; une troisième typologie d'erreur apparaît dans la localisation (relative) de la cible -au milieu de son mouvement- par rapport à un marqueur intermittent en mouvement parallèle (cette erreur prend le nom de *Flash-Lag Effect*, FLE).

Le présent chapitre introduit les typologies et les caractéristiques de ces erreurs de localisation spatio-temporelle. La plupart des modèles interprétatifs sont basés sur l'étude du FLE, mais aujourd'hui la recherche accorde une attention croissante à l'enquête sur les erreurs de localisation du SP et EP. Dans le prochain paragraphe nous allons montrer tout d'abord les résultats des études et les interprétations concernant le FLE. Ensuite, nous focaliserons notre attention sur les enquêtes des points SP et EP.

Erreurs de localisation spatio-temporelle :

I. Le Flash-Lag Effect

Bien que le premier rapport de cette illusion a été faite dans les années 1920 (Hazelhoff & Wiersma, 1924; Nijhawan, 2002), seulement plus récemment R. Nijhawan a « redécouverte » le Flash-Lag, proposant qu'il soit lié aux délais d'élaboration de l'information du CNS (Nijhawan 1994). Dans ses travaux de 1994 et ceux plus récentes (e.g. Nijhawan, 2002 et 2008), l'auteur souligne la présence d'importants délais dans le traitement de l'information afférente, imputables à chaque passage du processus computationnels. Ces délais impliqueraient des inévitables retards dans la chaîne perceptive, mais la présence de mécanismes de compensation permettrait au CNS d'interagir de façon synchronisée dans le monde externe.

Le FLE est une illusion visuelle robuste qui intervient dans la localisation relative d'une cible en mouvement par rapport à une référence clignotante alignée et en mouvement parallèle. Dans ce cas, la cible en mouvement apparaît en position avancée par rapport à la position apparente du stimulus clignotant. (Mackay, 1958; Mateeff et Hohnsbein, 1988; Nijhawan, 1994).

MacKay (1958) a montré que le FLE est la conséquence du différent contenu d'information, entre la cible continuellement visible et celle clignotante. Tout changement nécessite un soutien informationnel, tandis que l'absence de changement en nécessite beaucoup moins. Par conséquent une cible qui clignote – qui nécessite de plus d'information pour être suivie et qui donne moins d'information visibles par rapport à un objet à présence fixe – serait perçue et localisée avec un délai (spatio-temporel) significatif par rapport à une cible constamment présente.

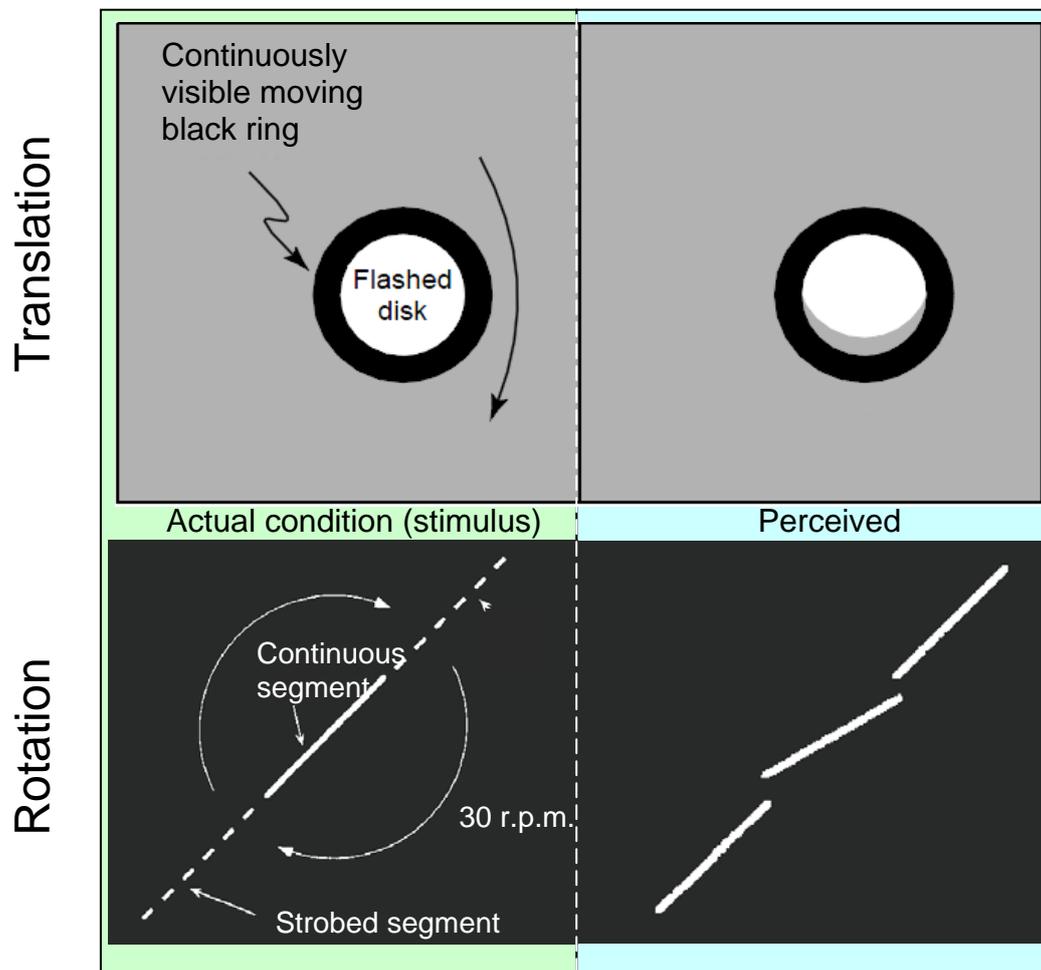


Figure 11 - Flash-Lag Effect (voire description dans le texte à suivre)
 D'après : Nijhawan (2002) pour « Translation »,
 et Nijhawan (1994) pour « Rotation ».

Seulement à la fin du XXème siècle, avec les travaux de Romi Nijhawan, cette illusion devient plus connue et sujette à plus amples investigations. L'auteur (Nijhawan, 1994) décrit une « variante » du FLE qui n'introduit pas de translation de la cible dans l'espace visuel (en conséquence, la tâche ne nécessite pas de poursuite visuelle), mais prévoit l'adoption d'un stimulus en rotation constitué par une barre lumineuse et d'une référence clignotant latérale (deux barres radiales) (voir Figure 11). Dans la manipulation, la référence clignotante flache seulement lorsqu'elle est alignée avec la référence en rotation. Les résultats montrent la présence d'un délai entre les positions perçues des deux stimuli, alors que le stimulus qui flache apparaît en retard. Nijhawan a proposé une interprétation de cet effet basé sur un processus d'extrapolation : en raison de la distance entre les photorécepteurs et les aires corticales, qui entraîne un retard important dans les signaux neuronaux et par conséquent à l'arrivée de l'information visuelle au SNC, le système visuel chercherait à surmonter cette latence de transmission par le biais d'une extrapolation. Une "computation visuelle de bas niveau " pourrait corriger le décalage cortical et maintenir la correspondance entre les résultats des traitements de l'information produits à différents niveaux d'élaboration. Ce mécanisme serait efficace pour des mouvements simples et « prévisibles » ; Alors que pour des mouvements imprévisibles (comme dans le cas d'un objet qui clignote) le délai de transmission jusqu'au cortex deviendrait évident, (Nijhawan 1994, 1997, Khurana et Nijhawan, 1995).

Kerzel et Gegenfurtner (2003) émettent l'hypothèse du lien entre le FLE et la présence d'un mécanisme de compensation, mais localisent ce calcul au niveau central (c'est-à-dire à un niveau d'élaboration de l'information plus élevé).

Une hypothèse alternative est proposée par Baldo et Klein (1995), qui attribuent le FLE au déplacement de l'attention. Le retard dans la perception de la cible clignotante serait consécutive du temps nécessaire à la procédure d'orientation de l'attention pour se focaliser sur la cible qui apparaît et disparaît (temps au cours duquel la cible à présence fixe a occupé une position successive).

D'autres interprétations ont été proposées à l'instar de celles de Whitney et Murakami (1998) et Ögmen et al. (2004) qui expliquent le FLE comme le résultat d'un processus hautement parallèle d'élaboration des informations visuelles, où chaque stimulus qui

présente des caractéristiques différentes impose des temps d'élaboration différents. Ainsi, le FLE peut être la conséquence de la prise de conscience de la dynamique de la cible (Eagleman et Sejnowski, 2000) ; ou bien être conséquence de la nécessité d'échantillonner et reconstruire la trajectoire d'une cible (clignotante) et non de l'autre (Brenner et Smeets, 2000).

Plus récemment Chappell et Mullen (2010) présentent aux participants des cibles en mouvement, fixes ou clignotantes, de la même intensité lumineuse que l'arrière plan ; les résultats des deux manipulations ne montrent pas présence du FLE. Ils proposent que l'illusion du FLE soit imputable à la voie visuelle magnocellulaire : l'absence de l'erreur de localisation serait conséquence de l'inactivation de cette voie, en raison du faible contraste de luminance entre les stimuli et l'arrière plan.

II. Le Starting Point

Le point de départ d'une cible en mouvement est normalement perçu de manière erronée. La littérature reporte deux types d'erreurs : (1) dans la direction du mouvement, nommé « *Fröhlich Effect* » (FE), et (2) dans le sens opposé à celui du mouvement, connu sous le nom de « *Backward Displacement* » (BD).

Le Fröhlich Effect

Bien que cette illusion ait déjà été rapportée à la fin du XIX siècle, elle prit le nom du chercheur qui la décrivit au siècle dernier : Friedrich W. Fröhlich (Fröhlich, 1923, 1929). L'erreur est présente lorsqu'on demande aux participants de localiser le point d'apparition d'une ligne verticale qui entre dans une fenêtre de présentation (voir Figure 12) : la première position où la ligne est perçue ne correspond pas à la vraie position d'apparition (qui correspond à la bordure de la fenêtre), mais elle apparaît décalée dans le sens du mouvement d'une quantité proportionnelle à la vitesse de déplacement de la cible.

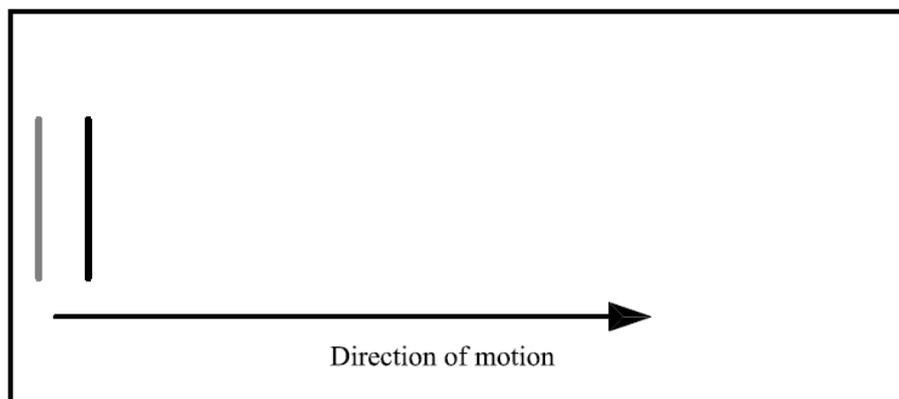


Figure 12 - Représentation schématique du *Fröhlich effect*. La barre apparaît et se déplace dans la fenêtre de présentation; la première position dans laquelle la barre est perçue ne correspond pas à la vraie position d'apparition (bordure de la fenêtre), mais à une position successive (= décalée dans la direction du mouvement), avec une erreur proportionnelle à la vitesse de déplacement de la barre.

D'après Actis-Grosso (1999)

Fröhlich a attribué cet effet au délai d'élaboration nécessaire au SNC pour générer la « sensation » du stimulus. Selon cette interprétation, l'erreur serait la conséquence du déplacement du stimulus pendant ce délai. Cette hypothèse impliquerait par conséquent la présence d'un retard constant dans le mécanisme perceptif, aussi bien au SP que dans d'autres points de la trajectoire.

Aujourd'hui plusieurs théories ont été proposées pour expliquer ce phénomène. Müsseler and Aschersleben (1998) divisent en deux phases le processus d'acquisition d'un nouvel « objet » dans l'espace visuel : (1) la création d'une *base de données* des caractéristiques et (2) le déplacement du focus attentionnel sur la position de l'objet. Seulement à la fin du déplacement de l'attention, la tâche d'identification peut avoir lieu. Selon l'interprétation de Müsseler and Aschersleben l'erreur de localisation de *Fröhlich* serait générée chaque fois que, pendant le déplacement de l'attention, la carte de l'espace visuel change. Baldo and Klein (1995) expliquent aussi le *Fröhlich effect*

comme la conséquence du déplacement de l'attention. Dans leurs manipulations, ils retrouvent une dépendance de l'amplitude de l'effet par rapport à la distance entre les deux cibles, et en conséquence (contrairement à Müsseler and Aschersleben, 1998) ils affirment que le délai associé au déplacement attentionnel n'a pas une durée fixe dans le temps, mais est plutôt en relation avec la distance à parcourir.

Le Backward Displacement

Le *Backward Displacement* (BD) est une erreur de localisation analogue au *Frölich Effect*, mais qui se présente dans le sens opposé. Au cours des dernières années, plusieurs recherches ont trouvé cette erreur systématique, qui consiste en la localisation du SP dans une position précédente le point correct du départ du stimulus (Figure 13). (Actis-Grosso, Stucchi e Vicario, 1996).

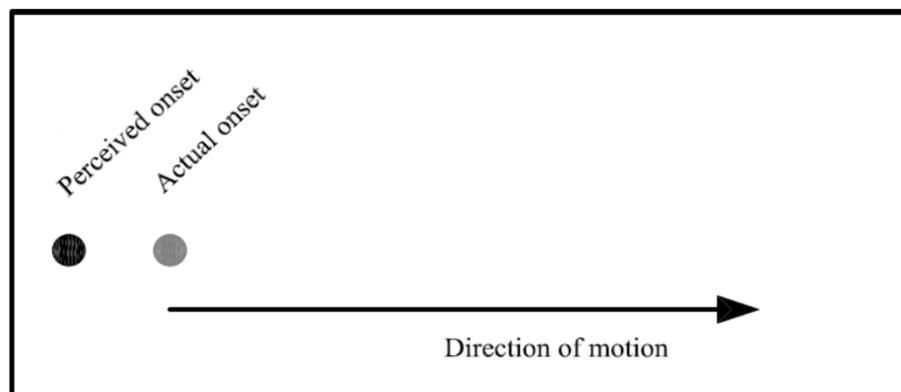


Figure 13 - Représentation schématique du *Backward Displacement*: le point de départ est perçu dans une position anticipée par rapport à celle réelle. D'après Actis-Grosso (1999)

Actis-Grosso et Stucchi (2003) présentent les résultats obtenus depuis six différentes conditions de manipulation (Figure 14), pour lesquelles ils retrouvent toujours un déplacement du SP vers l'arrière (c'est-à-dire le BD). Pour expliquer cet effet les

auteurs ont proposé l'existence d'un mécanisme d'extrapolation dans les premiers stades d'élaboration du système visuel ; de façon similaire au mécanisme proposé par Nijhawan (1994) pour le FLE, ce mécanisme serait chargé de corriger le décalage spatial (conséquence des délais d'élaboration de l'information visuelle) en extrapolant la position des objets en mouvement.

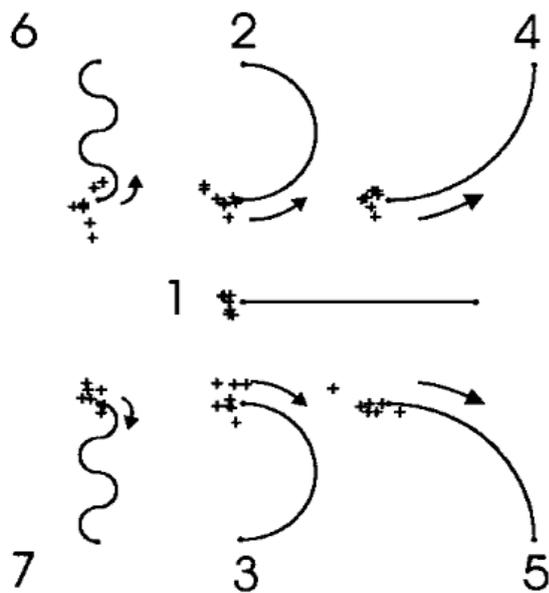


Figure 14 - Représentation des réponses d'un sujet typique, dans la localisation du SP. Les six conditions présentent six trajectoires différentes. Les résultats montrent la présence d'une erreur systématique dans la localisation du SP, qui est déplacé dans le sens opposé à celui du mouvement (équivalent au *Backward Displacement*). D'après Actis-Grosso et Stucchi (2003)

Dans un premier moment, ce mécanisme d'extrapolation compenserait imparfaitement le retard imputable aux processus neuronaux, soit pour ce qui concerne le SP que pour l'EP. L'intervention d'un mécanisme de représentation à un plus haut niveau, dans un deuxième temps, pourrait permettre de corriger la localisation de l'EP à travers l'intégration des résultats du premier mécanisme avec des informations basées (1) sur le comportement passé de l'objet en mouvement, et (2) sur une partie de la connaissance implicite des lois de mouvement, pour permettre une prévision plus précise de la position future.

Thornton (2002) présente quatre différentes manipulations pour enquêter sur les performances dans la localisation du SP. L'auteur retrouve une délocalisation du SP en arrière par rapport au vrai point du départ (c'est-à-dire le BD) dans plusieurs

conditions ; dans le détail : ses résultats montrent la présence du BD soit en condition de poursuite soit en condition de fixation pendant la manipulation; de plus, si on présente une condition où l'information de mouvement est donnée de façon « implicite » (la cible apparaît « statiquement » dans deux positions successives, donnant l'idée du déplacement) la localisation est encore anticipée (Figure 15). La présence d'une grille régulière superposée à l'espace de mouvement ne comporte pas d'altérations significatives dans le BD.

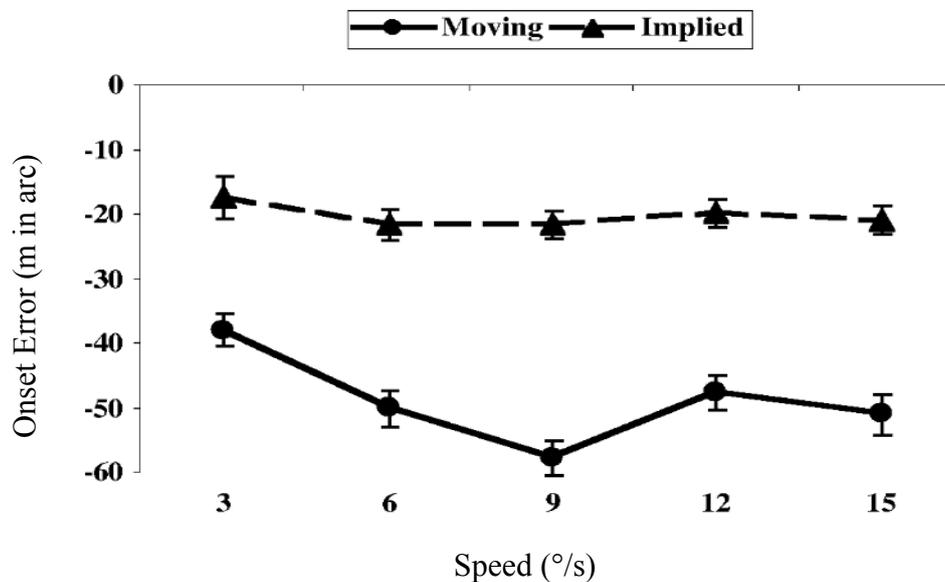


Figure 15 - *Backward Displacement* - Thornton (2002)

Le diagramme reporte l'erreur dans la localisation du SP, dans les deux conditions: (1) mouvement affiché, et (2) mouvement implicite. Les valeurs négatives de l'erreur indiquent un déplacement dans le sens opposé à celui du mouvement (voir le texte pour plus de détails).

Thornton propose cinq possibles explications pour le BD, sans disposer d'évidences suffisantes pour en supporter une plus que les autres :

(1) – Les participants pourraient percevoir une position « en arrière » du SP par rapport au vrai point de départ, en conséquence d'une erreur de perception du mouvement

relatif entre la cible et une référence visuelle. Cette explication est basée sur les recherches de Dunker (1929).

(2) – Les participants pourraient compenser l'incertitude de la tâche avec un mécanisme qui donne lieu au BD.

(3) – Les participants pourraient utiliser une « reconstruction » du mouvement pour localiser le SP ; ce processus (basé sur la partie de mouvement successif au SP) pourrait donner lieu à une erreur systématique telle que le BD.

(4) – L'erreur pourrait être dans la mémorisation de la position du départ, qui par conséquent ne coïncidera pas avec le vrai SP.

(5) – Le système visuel pourrait commettre une erreur dans la perception de la position du SP.

Généralement, les études qui retrouvent le BD utilisent dans les manipulations une vitesse de déplacement de la cible comprise entre 3 et 20 °/s. Au contraire, le *Frölich effect* est observé pour des vitesses supérieures à 40 °/s. Sur la base de cette considération, Kerzel (2002) a proposé que les deux facteurs suivants soient considérés pour déterminer l'un ou l'autre des deux effets présents dans la localisation du SP : (1) la vitesse de la cible, et (2) la méthode psychophysique d'investigation. Dans le détail, pour ce qui concerne de deuxième point, l'auteur propose que la délocalisation (vers l'avant ou l'arrière) du SP puisse dépendre aussi de la façon dont on permet aux participants de donner la réponse : soit verbalement, ou à travers une action motrice (comme dans le cas d'utilisation d'une souris pour ordinateur, ou par pointage direct). Dans une recherche successive (Kerzel et Gegenfurtner, 2004) où les auteurs ont testé une plage de vitesse plus importante (5 – 40 °/s), l'hypothèse que la vitesse de la cible soit un paramètre influent sur la direction de la délocalisation du SP a été confirmée.

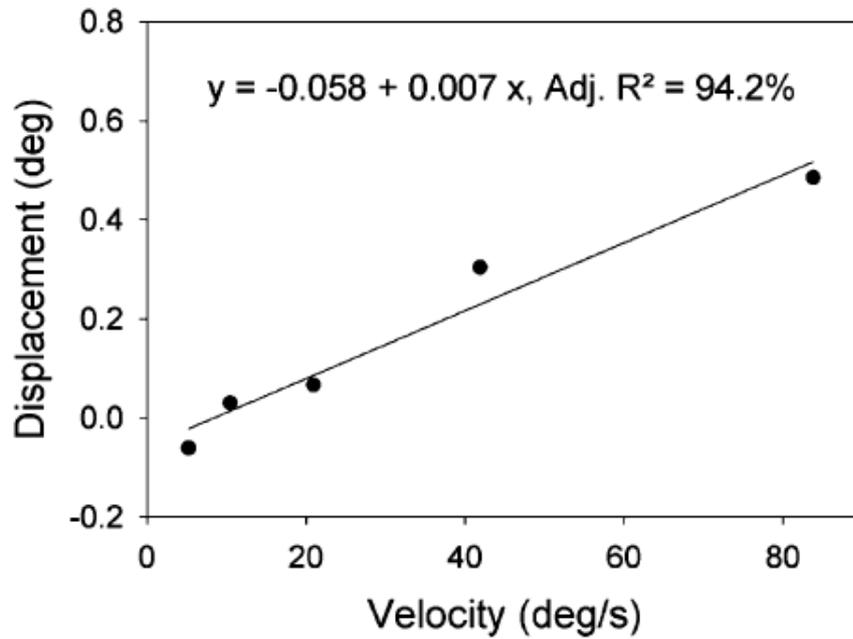


Figure 16 - Erreur dans la localisation du point du départ de la cible, en relation à sa vitesse. D'après : Kerzel et Gegenfurtner (2004)

III. L' Ending Point

Lorsqu'à l'occasion d'une manipulation on demande aux participants d'indiquer le point final pour une cible en mouvement sur une trajectoire rectiligne et parcourue à vitesse constante, la réponse qui est donnée est régulièrement localisée après le vrai EP, décalé dans le sens du mouvement d'une quantité significative (Figure 17).

La similitude entre le déplacement de l'EP et la continuation inertielle du mouvement, a poussé les chercheurs à dénommer cette erreur *Representational Momentum* (RepMo).

Fryed and Finke (1984) ont été les premiers à retrouver ce phénomène, en conséquence des mouvements implicites. Ils proposent que le système visuel puisse « simuler » la

tendance naturelle des objets à poursuivre leur mouvement dans la direction du déplacement. Les auteurs expliquent le RepMo, par conséquent, comme le résultat de ce mécanisme qui (avec un processus d'extrapolation) continue le mouvement de la cible après sa dernière position perçue (l'EP). Dans une recherche successive, toujours en utilisant des mouvements implicites (Finke et al. 1986), les auteurs retrouvent une relation directe entre la « vitesse implicite » et la magnitude de l'erreur : plus grande est la vitesse, et plus grande est la délocalisation de l'EP.

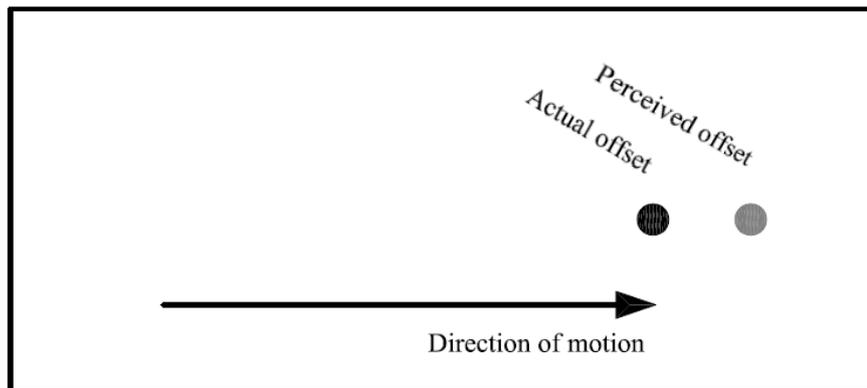


Figure 17 - Représentation schématique du « *Representational Momentum* »

La position finale d'une cible en mouvement est systématiquement localisée après le vrai EP (avec un déplacement significatif dans le sens du mouvement).

D'après Actis-Grosso (1999)

Hubbard a étendue la notion de RepMo pour le mouvement réel, en démontrant que la représentation mentale de la position finale d'une cible en mouvement peut être influencée par des principes physiques, autres que le moment d'inertie, tels que la pesanteur (Hubbard & Bharucha, 1988, et Hubbard, 1990), les facteurs dynamiques (exemple de la gravité, la force centripète, la friction ; Hubbard, 1995b) , le poids (Hubbard, 1997) et le contexte (Hubbard, 1993).

Hubbard et Bharucha (1988) ont testé un paradigme plus complexe, qui prévoyait plusieurs manipulations dans lesquelles la cible pouvait (1) parcourir sa trajectoire

rectiligne jusqu'à l'EP sans perturbations ou (2) être interrompue dans son mouvement par une collision. Les résultats des 5 manipulations montrent que la connaissance de la collision influence la localisation de l'EP, ainsi que l'amplitude du RepMo.

L'ensemble des résultats de Fryed and Finke (1984) et Hubbard et Bharucha (1988) supportent l'hypothèse qu'un mécanisme cognitif de plus haut niveau puisse influencer la localisation du point final d'un mouvement. Ce mécanisme ne serait pas simplement visuel, mais aurait accès à une base de données de connaissance, un ensemble de « caractéristiques et contraintes » propres du monde externe.

Kerzel (2000) a proposé que la persistance rétinienne, en synergie avec les mouvements oculaires, soie responsable des erreurs de localisation pour l'EP.

Thornton (2002) retrouve un effet de RepMo dans la localisation du EP aussi bien en condition de fixation du regard, que sans fixation ; son protocole, comme dans l'enquête sur le SP, prévoit une plage de vitesse pour le stimulus, et les deux conditions possibles suivantes: (1) le mouvement est complètement affiché et (2) le mouvement est implicite (Figure 18). Pour expliquer le RepMo qu'il retrouve dans ses résultats l'auteur propose les cinq mêmes hypothèses avancées pour le BD (voir section « *Backward Displacement* », page 49).

Récemment Hubbard (2005) a confirmé l'importance du rôle joué par les processus de niveau supérieur ; de plus il propose l'existence d'un lien *top-down* qui puisse véhiculer les résultats des processus de haut niveau pour influencer des processus de bas niveau.

En outre, il a suggéré que le mouvement puisse aider dans la localisation spatiale des stimuli, en aidant à combler le gap entre perception et action. Plus précisément, le déplacement vers l'avant pourrait corriger la représentation d'un stimulus afin de refléter la position où le stimulus pourrait être au moment où la réponse motrice pourrait l'atteindre.

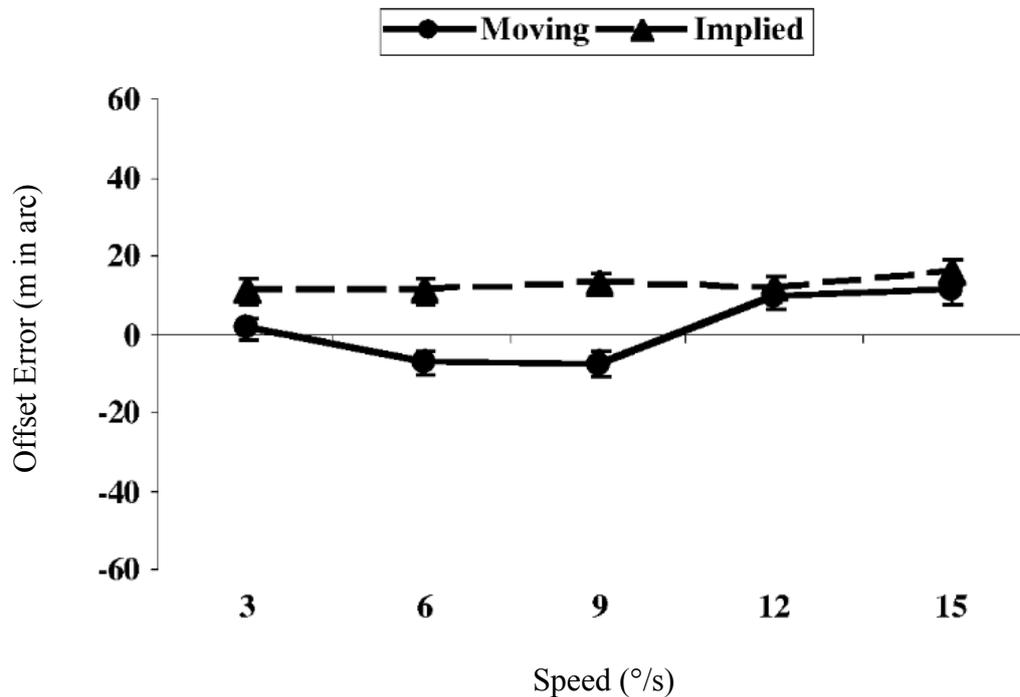


Figure 18 - *Representational momentum* - Thornton (2002)

Le diagramme montre l'erreur dans la localisation du EP. Des valeurs positives correspondent à un déplacement dans le sens du mouvement. La ligne continue montre les résultats correspondants à un mouvement complètement affiché, lorsque la ligne en pointillés reporte les résultats dans la condition de mouvement implicite.

Actis-Grosso et Stucchi (2003) ont réalisé un test de localisation de l'EP qui consistait à présenter une cible en mouvement horizontal à vitesse constante en prévoyant deux vitesses différentes (4 et 16 °/s). Les résultats montrent une tendance dans l'ensemble des réponses, mais seulement en correspondance de la vitesse la plus élevée la délocalisation de l'EP devient significative (résultat en accord avec Hubbard et Bharucha, 1988, et Thornton, 2002).

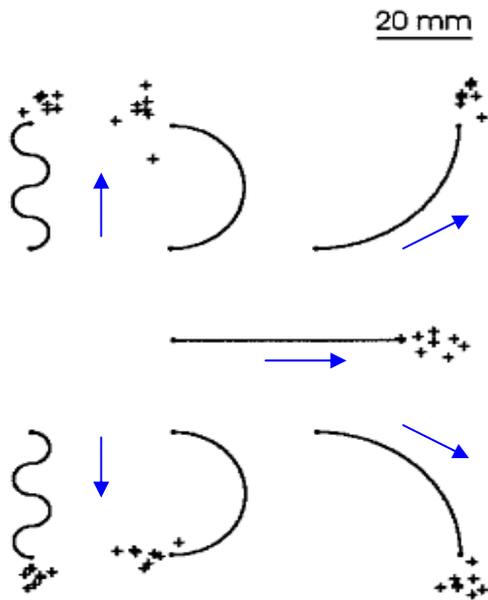


Figure 19 - RepMo - Actis-Grosso et Stucchi (2003)

Les résultats montrent que le RepMo est présent aussi en condition de trajectoire plus complexe. On peut apprécier que l'ensemble des caractéristiques de la cinématique, et surtout la partie finale, influencent la direction du RepMo.

Dans une manipulation ultérieure, les auteurs retrouvent un effet RepMo même si on superpose une grille de référence sur l'espace de mouvement de la cible. Ce résultat montre que la mémoire joue un rôle mineur dans l'erreur de localisation.

Les auteurs ne proposent pas seulement une explication capable de justifier le RepMo : face à l'ensemble des erreurs de localisation concernant le *Starting Point* (*Frölich effect* et *Backward Displacement*) et l'*Ending Point* (*Representational Momentum*), en application du principe du « rasoir d'Ockham », ils démontrent qu'un seul mécanisme peut être responsable des trois effets. Ils interprètent l'ensemble des effets comme une erreur du système de localisation qui, par effet d'un mécanisme de plus bas niveau dans un premier moment, ne compenserait pas parfaitement le délai temporel d'élaboration ; seulement l'intervention d'un second mécanisme de niveau plus élevé pourrait introduire une correction dans la localisation, en utilisant aussi des connaissances archivées dans une « base de données » toujours disponible, et par rapport au type de mouvement perçu.

Dans ses dernières travaux, Dirk Kerzel cherche une théorie unificatrice. Selon Kerzel et Gegenfurtner (2003), deux facteurs donneraient deux contributions indépendantes dans la génération de l'ensemble des erreurs de localisation qui deviennent évidentes

lors les tests : (1) le délai dû au déplacement de l'attention, et (2) une erreur de jugement moteur lorsqu'on demande un pointage pour donner la réponse. Plus récemment Kerzel (2006) propose une interprétation plus proche de celle proposée par Actis-Grosso et Stucchi (2003). D'après lui, les erreurs de localisation seraient le résultat de la sommation de plusieurs inexactitudes, générées par l'activité de deux (ou plusieurs) processus intervenants dans la chaîne d'élaboration à des niveaux déferents, à la fois de plus bas niveau (dans la rétine) et de plus hauts niveau (par exemple au niveau cortical).

Vitesse non constante

La quasi-totalité des manipulations présentées dans les paragraphes précédents ont utilisé des cibles en mouvement à vitesse constante, et la plupart à utilisé des mouvements prévoyait des trajectoires rectilignes, horizontales ou verticales.

La littérature présente un nombre important de recherches pour lesquelles un mouvement non-constant a été utilisée dans l'enquête de la dynamique oculaire pendant le poursuit visuel (e.g. de'Sperati et Viviani, 1997 ; Krauzlis et Lisberger, 1994). En revanche, peu de recherches ont été menées avec des mouvements à vitesses non-constantes pour déterminer les performances humaines dans la perception du mouvement.

En s'inspirant des travaux de Johansson, de Weiner, et de Piaget des années 50s, Sverker Runeson a testé la perception des mouvements non-constants cherchant à vérifier si une vitesse uniforme était perçue comme telle. Les résultats de Piaget avaient montré qu'une trajectoire parcourue à vitesse constante était perçue comme si elle présentait une accélération au tout début du mouvement, et également une autre accélération intervenait dans la partie terminale. La Figure 20 représente graphiquement cet effet perceptif assez particulier.

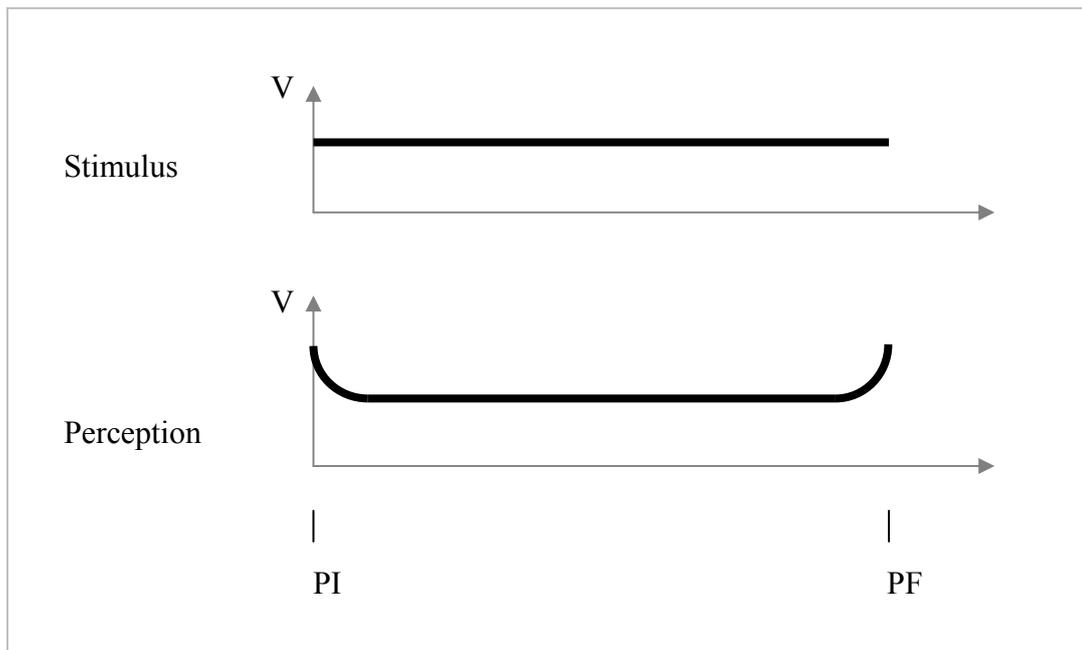


Figure 20 - Perception d'un mouvement à vitesse constante, pour une trajectoire horizontale. PI = point initial de la trajectoire ; PF = point final de la trajectoire. D'après Piaget (1958)

Ainsi, suivant les résultats de Piaget, Runeson (1974) cherche à déterminer le profil de vitesse qui est perçu comme « le plus uniforme ». Il réalise une série de tests qui prévoient la présentation de 7 profils de vitesse différents, appliqués à une trajectoire à la fois horizontale ou verticale. Les résultats montrent clairement que le profil caractérisé par un mouvement constant n'est presque jamais indiqué comme « le plus uniforme » (rarement pour les mouvements horizontaux, jamais pour les mouvements verticaux).

A

Function name	Initial velocity	Final velocity	Type of function
P0.7	8	0.7	deceleration
P1	1	1	constant velocity
P1.3	0	1.3	decreasing acceleration
P1.6	0	1.6	decreasing acceleration
P2	0	2.0	constant acceleration
P3	0	3.0	increasing acceleration
X	0	1.6	constant acceleration, dropping the time

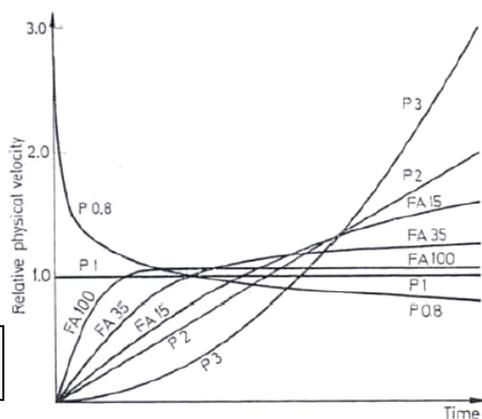
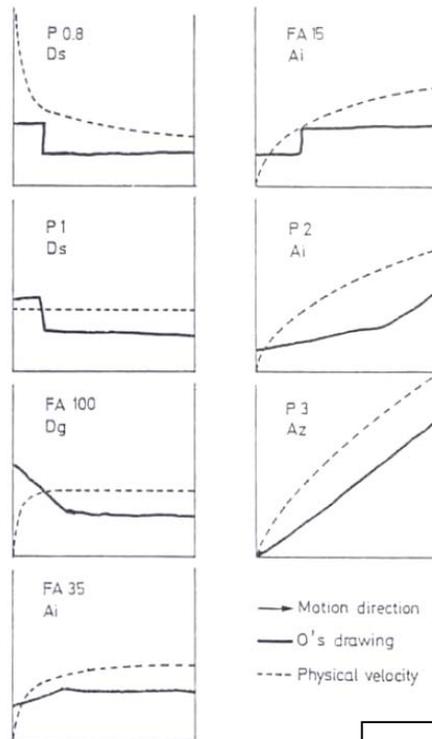
B**C**

Figure 21 - Profils de vitesse utilisés dans les manipulations 1 et 2 (A), 3 et 4 (B) in Runeson (1974). (C) Stimuli (ligne continue) et perceptions correspondantes (ligne en pointillée).
D'après Runeson (1974)

Les résultats ont montrés que le profil perçu comme « le plus uniforme » est celui présentant une accélération décroissante (« 1.6 » pour les mouvements verticaux, « 1.3 » pour les horizontaux). L'auteur cherche aussi à déterminer plus dans le détail le profil de vitesse « perçu » correspondant à chaque stimulus. La Figure 21.C présente la moyenne des résultats sur les 11 participants.

Nous verrons dans le prochain chapitre que, lorsque le mouvement est plus structuré, d'autres facteurs peuvent jouer un rôle important, soit dans la localisation et – surtout – dans l'inférence du mouvement.

1.3 Perception du mouvement structuré

Il existe une dichotomie entre la perception des mouvements biologiques et celle des mouvements non biologiques. Le système perceptif semble être optimisé pour élaborer (percevoir, analyser, identifier, prévoir) des stimuli de type biologique. Par ailleurs, la cinématique biologique possède des caractéristiques particulières qui pourraient transmettre les informations nécessaires pour supporter ces élaborations.

Dans cette troisième partie du chapitre nous allons montrer les caractéristiques du mouvement biologique produit par l'homme et les performances du système visuel dans la perception des mouvements structurés.

Des informations « cachées » dans la cinématique

La cinématique biologique comprend et transmet un ensemble d'informations concernant la dynamique et le contexte du mouvement. Cette condition a été confirmée par Johansson au début des années 1970 à partir de stimuli visuels appauvris, dans lesquels les acteurs étaient représentés par des spots lumineux placés aux articulations majeures du corps (Johansson, 1976). Cet auteur remarqua que, bien que la reconnaissance soit impossible à partir de l'image statique, la perception de mouvement de ces points lumineux suffisait à un observateur naïf pour reconnaître le mode de déplacement d'un modèle humain (Figure 22). Il sera démontré ultérieurement que la sensibilité de l'observateur au mouvement biologique est telle qu'elle lui permet d'en extraire des informations socialement pertinentes, comme l'identité, les actions, intentions et émotions du modèle (Troje, 2002).

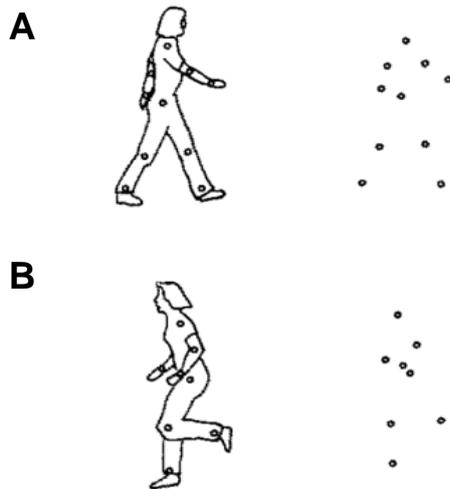


Figure 22 - Contours externes et configuration de points correspondants, pour un sujet en action de marche (A) et de course (B).

D'après : Johansson, 1976

Des recherches plus récentes ont analysé plus profondément les caractéristiques du profil de vitesse de différents mouvements, et ont démontré que les cinématiques de chaque mouvement sont optimisées par rapport aux contraintes externes (e.g. forces gravitaires, Papaxantis et al, 2003a; Pozzo et al, 2006) et internes (e.g. propriétés musculo-squelettiques, Wolpert et Ghahramani, 2000). Cette information est très importante parce qu'elle démontre l'évidence des stratégies optimisées du control moteur, et aussi parce qu'elle nous suggère l'existence d'informations « cachées » dans la cinématique de chaque mouvement, qui seraient perçues et interprétées par un observateur.

Troje et Westhoff (2006) et Hiris (2007) ont manipulé des vidéos de mouvement humain, synthétisées par des spots lumineux, et ont démontré qu'un mouvement biologique structuré peut être aisément reconnu parmi une série de distracteurs. De plus, ils ont trouvé que la déstructuration du mouvement biologique permet encore d'en reconnaître la présence, mais empêche l'identification. Enfin, si le mouvement est présenté de façon incohérente avec l'environnement (par exemple, la direction de l'axe vertical n'est pas respectée), la reconnaissance devient beaucoup moins efficace.

L'équipe de Pozzo et Papaxantis a montré qu'un mouvement exécuté vers le haut est caractérisé par des profils de vitesse différents que celui du mouvement correspondant exécuté vers le bas. Cette caractéristique, conséquence à l'intégration des contraintes gravitaires, se retrouve pour des mouvements de pointage comme pour des mouvements

impliquant tout le corps tels que les transferts assis/debout-debout/assis (Papaxantis et al, 1998, 2003a, 2003b ; Pozzo et al, 2006).

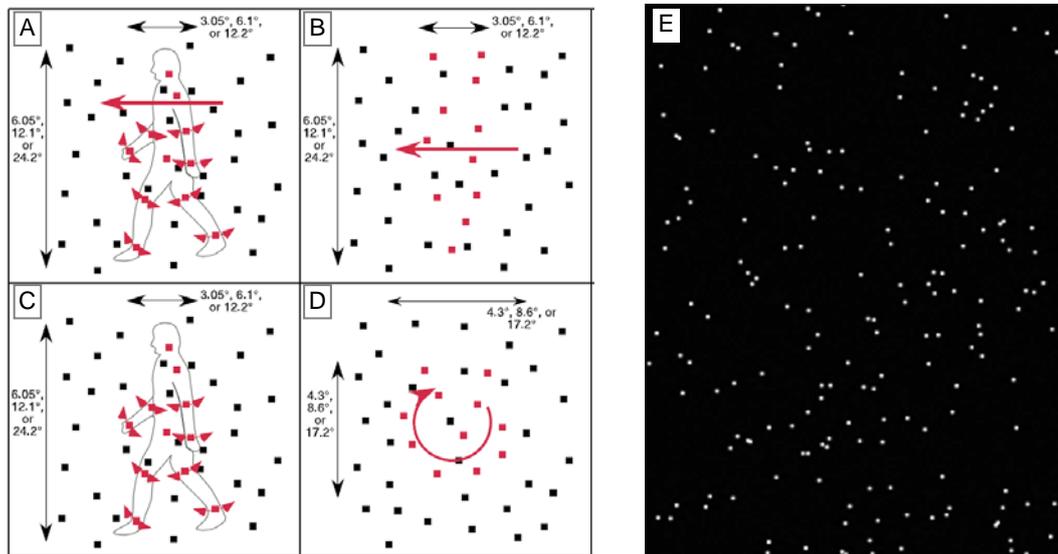


Figure 23. D'après : Hiris et al. 2007

À gauche : représentation schématique des stimuli visuels. Les points rouges indiquent les points-cibles, et les points noirs les distracteurs. Chaque cible était présentée dans des blocs d'essais séparés. Avant chaque bloc la cible était présentée aux observateurs sans les distracteurs pour les familiariser. Au cours du bloc, l'observateur devait indiquer à chaque essai s'il avait détecté la cible en appuyant sur une touche. (A) Translation du mouvement biologique avec un masque constitué de points en mouvement aléatoire. (B) Points en mouvement de translation non structurée, avec un masque aléatoire du mouvement. (C) Mouvement biologique de marche sur tapis roulant avec un masque brouillé. Le masque brouillé est créé en assignant à chaque point du masque un mouvement identique à l'un des points de la cible. (D) Points en mouvement de rotation non structurée avec un masque brouillé.

À droite (E): dans les affichages utilisés pour l'expérimentation, tous les points étaient blancs et présentés sur un fond noir (sans le contour du modèle).

Le sens de la vitesse : la loi de la puissance deux-tiers

Si on passe d'une vision globale à une analyse ponctuelle des mouvements, on peut vérifier que « les mouvements humains possèdent plusieurs propriétés remarquables : la durée d'un mouvement est quasiment indépendante de son amplitude (le *principe d'isochronie*), la vitesse instantanée dépend de la courbure du mouvement (propriété dont rend compte la *loi de la puissance deux-tiers*, Viviani et al., 1982, 1995) et les mouvements complexes sont composés à partir d'éléments plus simples (principe de la *composition*, Bertoz, 2010).

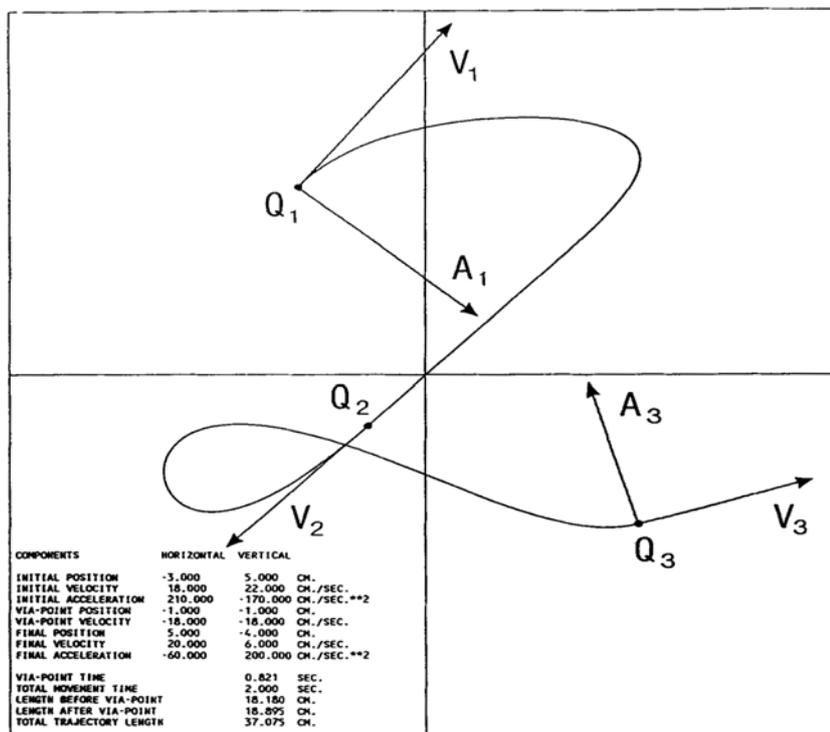


Figure 24 – La loi de la puissance deux-tiers

L'image montre un exemple de trajectoire à courbure variable (d'après Viviani & Flash, 1995). Selon la relation exprimée par la loi de la puissance deux-tiers (Equation 1) le mouvement biologique est caractérisé par une vitesse plus faible où la courbure est plus importante.

La première formulation de la loi a été proposée par Viviani & Terzuolo (1982) et Laquaniti et al. (1983). La relation mathématique montre le rapport de proportionnalité entre l'accélération angulaire $A(s)$ et la courbure $C(s)$:

$$A(s) = K \cdot C(s)^{1-\beta} \quad \text{Equation (1)}$$

Cette première formulation était basée sur des mouvements d'écriture ; successivement la formulation de la loi a été généralisée pour des mouvements différents des membres supérieurs (Viviani et al., 1997 ; Richardson & Flash, 2002), ou pour les mouvements oculaires (de'Sperati et Viviani, 1997). La formulation plus générale (Viviani & Flash, 1995), exprimée en termes de vitesse de déplacement de la cible $V(s)$, et le rayon de courbure de la trajectoire $R(s)$, prend la forme :

$$V(s) = K(s) \left(\frac{R(s)}{1 + \alpha R(s)} \right)^\beta \quad \alpha \geq 0, K(s) \geq 0. \quad \text{Equation (2)}$$

La constante $\alpha \in [0,0.1]$ change en relation à la présence d'inflexions et la vitesse moyenne ; l'exposant β pour des sujets adultes avoisine la valeur de 1/3.

Le Principe d'Isochronie (Viviani & Terzuolo, 1982) assure la validité de la loi de la puissance deux-tiers pour des vitesses moyennes différentes : la même trajectoire peut être parcourue dans un temps plus grand ou plus petit, et les accélérations et les vitesses seront proportionnellement décalées.

Des recherches plus récentes ont montré que le mouvement biologique dans l'espace est optimisé par rapport aux contraintes internes: propriétés musculo-squelettiques (Wolpert et Ghahramani, 2000) ou optimisation énergétique (Paizis, 2008) et externes ; forces gravitaires (Papaxanthis et al, 1998). En particulier, les mouvements vers le haut et vers le bas sont caractérisés par des profils de vitesse et d'accélération différents, suite à l'intégration des contraintes gravitaires. Ce mode de comportement se retrouve pour des mouvements de pointage, comme pour des mouvements impliquant tout le corps tels que les transferts assis/debout-debout/assis (Berret et al., 2009; Pozzo et al., 2006).

Le lien entre action et perception

La découverte des invariants qui caractérisent le mouvement biologique a naturellement conduit à une nouvelle question : existe-t-il des contraintes équivalentes pour le système perceptif ?

Dans des travaux successifs, Viviani et collègues ont montré que la loi de la puissance deux-tiers joue un rôle important pour le système visuel aussi. A l'aide d'un ordinateur ils ont présenté des trajectoires courbes, pour lesquelles le profil de vitesse de la cible suivait la loi résumée par l'Equation 2. Chaque trajectoire différente, qui ne présentait pas d'inflexions (i.e. $\alpha = 0$), était caractérisée par une valeur différente du paramètre β . Les participants devaient indiquer le mouvement qui présentait la vitesse la plus uniforme le long de toute sa trajectoire. Les résultats ont montré que le mouvement perçu comme « le plus uniforme » n'était pas le mouvement à vitesse constante (i.e. $\beta = 0$), mais plutôt celui –à vitesse variable– pour lequel le paramètre β assumait la valeur de $1/3$ (condition correspondante au mouvement biologique) (Viviani & Stucchi, 1992).

Le lien entre la perception et la motricité a été l'objet des enquêtes menées par Pozzo et al. (2006), et successivement Saunier et al. (2008). Pour les deux travaux de recherche le stimulus consistait en un disque blanc en mouvement sur un arrière plan noir ; dans son mouvement il pouvait être en accord avec un des deux types de loi de mouvement, à la fois cohérentes ou incohérentes avec la cinématique biologique ; la tâche demandée aux participants était de localiser le point de disparition, ou d'inférer le point final de chaque mouvement lorsque la dernière partie de la trajectoire était cachée. Dans Pozzo et al. (2006) on utilise la cinématique d'un mouvement vertical de pointage (cible localisée sur la pointe du doigt), alors que dans Saunier et al. (2008) on utilise un mouvement plus complexe de passage assis-débout (dans les deux sens ; la cible enregistrée dans son mouvement dans l'espace était localisée au niveau de l'épaule).

Les résultats des deux recherches montrent que le SNC est significativement plus précis, autant pour la localisation que pour l'inférence d'une cible en mouvement, lorsque sa cinématique est en accord avec la loi de mouvement biologique.

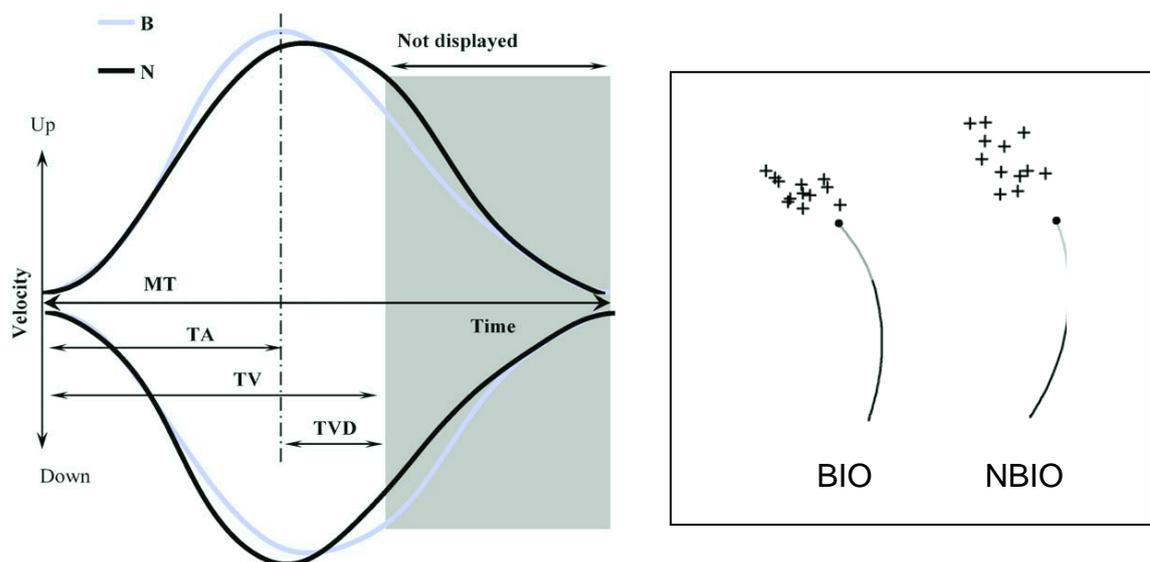


Figure 25 – Tache d'inférence pour mouvement biologique et non-biologique

À gauche : l'analyse de la cinématique d'un mouvement de pointage à bras tendu montre l'asymétrie du profil de vitesse, avec l'avancement du point de vitesse maximale dans le mouvement vers le haut, et régression dans le mouvement vers le bas. L'inversion du profil de vitesse par rapport à la cinématique (vers le haut, ou vers le bas) donnant lieu a un stimulus ne respecte plus les règle d'optimisation, et le mouvement représenté devient non biologique malgré une géométrie inaltérée.

À droite : Trace d'une trajectoire de pointage vers le haut, présentée comme stimulus ; seulement les 60% initiaux de la trajectoire sont visibles. Les résultats des recherches telles que Saunier et al. (2008), ou Pozzo et al. (2006) ont souligné que le CNS est plus efficace dans l'inférence d'un mouvement biologique ("BIO"), par rapport à un mouvement qui viole les contraintes biologiques et gravitaires ("NBIO"). (D'après Pozzo et al. 2006)

Système du « direct-matching » ou mécanisme de résonance

Rizzolatti et ses collaborateurs (2001) démontrent l'existence d'un appariement direct entre perception et action ; ils proposent que l' « action soit comprise lorsque son observation provoque la résonance du système moteur de l'observateur ».

Selon cette théorie, l'observation des actions serait directement liée aux représentations motrices internes de celles-ci. Ce mécanisme de résonance serait automatique et servirait à la reconnaissance immédiate des actions réalisées par autrui. Ainsi, « chaque fois qu'un individu perçoit une action réalisée par un autre individu, les neurones représentant cette action sont activés au sein du cortex moteur. Ceci induit automatiquement une représentation motrice de l'action observée correspondant à celle qui est générée lors de la réalisation de l'action. Ainsi, le système miroir transforme l'information visuelle en connaissance » (Rizzolatti et Craighero, 2004, p. 172) (Figure 26).

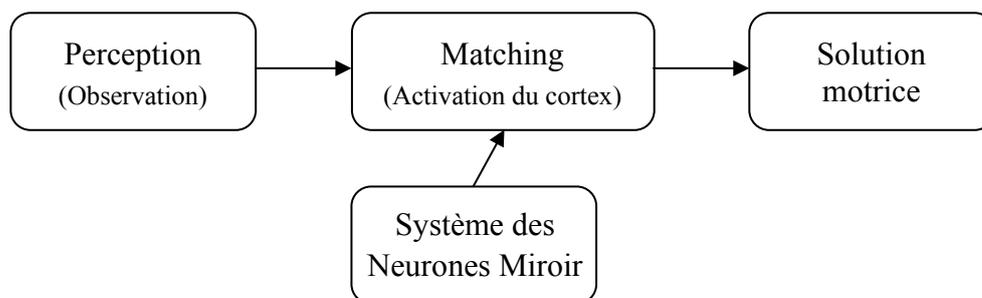


Figure 26 – Représentation schématisée du mécanisme de résonance.

Adaptée de Csibra (2005)

Le but du mécanisme de résonance n'est pas de déclencher un mouvement, mais plutôt de rendre disponible une représentation motrice interne du mouvement observé, laquelle peut être utilisée pour différentes fonctions telles que l'identification du mouvement, ou

l'imitation, ainsi que pour l'inférence et la prévision du développement du même mouvement (Rizzolatti et al., 2002).

Le lien entre action et perception (Shepard, 1984) devient alors plus complexe et structuré, puissant dans l'expérience motrice (Jeannerod, 2001) telle que « base de données interne ». La complexité de ce lien est bien décrite par Berthoz (1997) : « .. la perception n'est pas seulement une interprétation des messages sensoriels, elle est contrainte par l'action, elle est simulation interne de l'action, elle est jugement et prise de décision, elle est anticipation et conséquences de l'action ».

Modèles internes

Le principe selon lequel le cerveau modélise le monde physique qui l'entoure est aujourd'hui bien accepté dans la communauté neuroscientifique, où le concept de modèle interne est adopté dans différents domaines – même s'il est parfois décliné différemment – pour signifier l'adoption d'une simulation interne du monde (Kawato, 1999). Des interprétations différentes de la relation avec le monde externe donnent à cette simulation une valeur différente : à la fois « métaphore » du monde dans lequel nous vivons sans possibilité de prendre vraiment contact avec le « vrai » monde ; ou plus simplement, instrument à support des interactions avec les objets, les autres individus, ou les événements qui accompagnent notre vie dans la réalité.

Pour ce qui concerne l'apport à la relation action-perception, Zago (2004) a démontré que pour atteindre un objet en train de tomber, on s'appuyait sur les entrées visuelles mais également sur les connaissances implicites des lois cinématiques propres à cet objet ; Pozzo et al. 2006 obtiennent un résultat similaire pour la cinématique biologique.

Il a été précédemment démontré comment la vision est le canal d'acquisition d'information qui permet ce type d'interaction avec l'environnement; cependant

l'extrapolation visuelle est un processus très complexe et qui nécessite du temps (Nihjawan, 2008); de plus, l'extrapolation visuelle d'un mouvement biologique est considérablement complexe, et le système garantit une suffisante efficacité même si une partie de la cinématique est cachée à la vue. L'interprétation la plus cotée, du mécanisme chargé de résoudre cette difficulté à extrapoler un tel mouvement, propose l'apport des entrées autres que visuelles, en s'appuyant sur une base de données intérieure de connaissances: les « modèles internes ». En d'autres termes, lorsque l'information visuelle de la trajectoire d'un mouvement est incomplète, par exemple, on peut inférer la partie manquante en se remémorant la réalisation motrice du mouvement observé ; de façon similaire on peut compléter (ou mieux « projeter ») un mouvement perçu du présent « vers le futur », pour en prévoir sa position et son déroulement.

Modèle interne et lien action-perception

Au sens général, les modèles internes sont une représentation de l'environnement ou du corps, accessible dans le cerveau, et permettant de reconnaître, contrôler ou prédire des événements de l'action (pour une revue : Wolpert et Ghahramani, 2000). D'après Jordan (1996), « un modèle interne est une structure ou un processus du Système Nerveux Central simulant le comportement de certains autres processus naturels. L'organisme peut avoir un modèle interne de certains aspects du monde extérieur, un modèle interne de sa propre dynamique musculaire, ou un modèle interne de certaines autres transformations mentales ». Ces modèles sont capables de s'adapter au cours de la croissance de l'individu, mais aussi au contexte de l'action ; de plus, l'utilisation de ces modèles est « plastique » et adaptable à des conditions perturbées ou imprévues (Shadmehr et Mussa-Ivaldi, 1994; Gandolfo et al., 1996).

Le formalisme associé à ces modèles internes est issu de l'automatique et de la théorie du contrôle, et aujourd'hui celui-ci paraît encore adéquat pour étudier les questions de la planification, du contrôle et de la perception des mouvements. Cependant, la complexité ainsi que les fonctionnalités différentes du contrôle moteur biologique et du contrôle robotique artificiel, notamment dans les aspects liés à l'apprentissage, l'adaptation et la

cognition, confèrent à la notion de modèle interne une place centrale au sein des neurosciences computationnelles et cognitives.

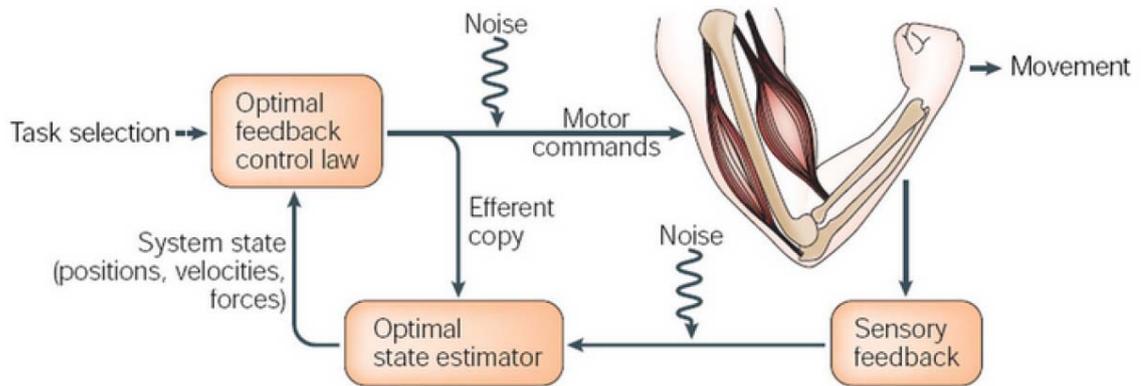


Figure 27 - Modèles internes selon la théorie “Optimal feedback control”.

D’après Scott (2004)

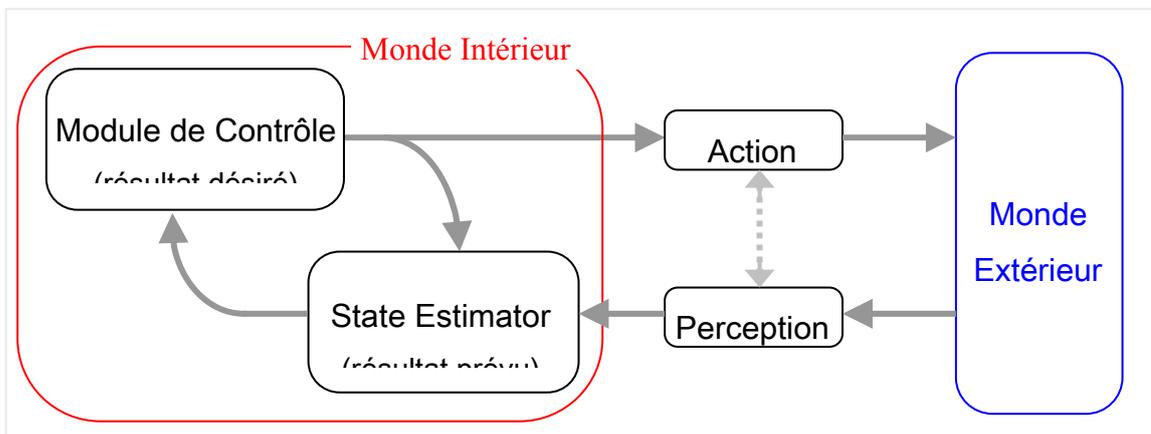


Figure 28 - Généralisation du schéma fonctionnel des modèles internes

Le schéma fonctionnel qui en dérive (Figure 27 et Figure 28) met en évidence, selon la théorie du contrôle, la présence de deux boucles de contrôle fermées, ainsi que l'existence d'un comparateur (*State estimator*), avec le rôle de vérificateur de cohérence entre le retour sensoriel depuis le « monde externe » et les attentes construites sur la base des modèles internes par le SNC. Faisant référence au schéma de Figure 28, la relation directe (dans le sens des flèches) entre le Contrôle et le monde extérieur (et également entre le monde extérieur et l'*estate estimator*), prend le nom de Modèle Direct ; la relation dans le sens contraire, qui permet d'obtenir la commande en connaissant l'état courant du système et le mouvement désiré, prend le nom de Modèle Inverse.

Fonction prédictive du modèle interne

Si l'utilisation la plus commune des modèles internes par le SNC est la « prédiction du présent » (vérifier si le retour perceptif actuel est conforme aux prévisions du SNC), une des potentialités les plus intéressantes reste la possibilité de « les faire tourner vers le futur » avec fonction prédictive (Bar, 2007).

Pour citer un des nombreux exemples illustratif des potentialités de ce mécanisme, il suffit de considérer la capacité de prédire précisément la trajectoire d'une balle qui a été lancée et que l'on est capable d'attraper (Lacquaniti et Maioli 1989).

Ces capacités prédictives sont gérées au niveau de la boucle de contrôle faisant référence au « monde intérieur » (Figure 28) (Miall, 2003). L'activation de cette boucle permet de faire marcher une « simulation interne » du monde extérieur. Ce modèle interne direct permet ainsi de prédire les conséquences sensorielles de l'action planifiée (Wolpert et Gharamani, 2000) en s'appuyant sur la connaissance de l'état initial du système couplé à l'utilisation d'une copie de la commande motrice ou copie d'efférence (Kelso 1977). Au niveau anatomique, les recherches de Wolpert et ses collaborateurs (1998) et celles de Iacoboni et al. (2001), portant sur l'identification du site neuro-anatomique responsable de l'élaboration de la prédiction, reportent deux différents

résultats ; alors que Iacoboni et al. (2001) désignent le cortex prémoteur, Wolpert et al. (1998) proposent quand à eux que ce rôle soit dévolu au lobe pariétal postérieur.

Modélisations

Plusieurs théories et modèles informatiques sont présents en littérature ; un nombre important est dédié à l'enquête dans le domaine du contrôle moteur, ainsi que dans les processus mentaux impliqués tels que l'apprentissage ou la contagion motrice (e.g. Tia 2011a et 2011b); Ici, on présente deux travaux de recherche qui proposent un modèle computationnel de l'inférence.

Modèle d'Erlhagen

Erlhagen (2003) propose une structure informatique qui puisse représenter les mécanismes impliqués dans l'extrapolation de la future position d'une cible en mouvement, en utilisant l'entrée visuelle passée du même mouvement. Il s'appuie sur un réseau de neurones artificiels (ANN, *Artificial Neural Network*), consistant en une interaction de deux populations de cellules excitatrices et inhibitrices (selon le schéma de Wilson and Cowan 1973), qui devait permettre la codification de la position et du déplacement d'un stimulus visible et en mouvement.

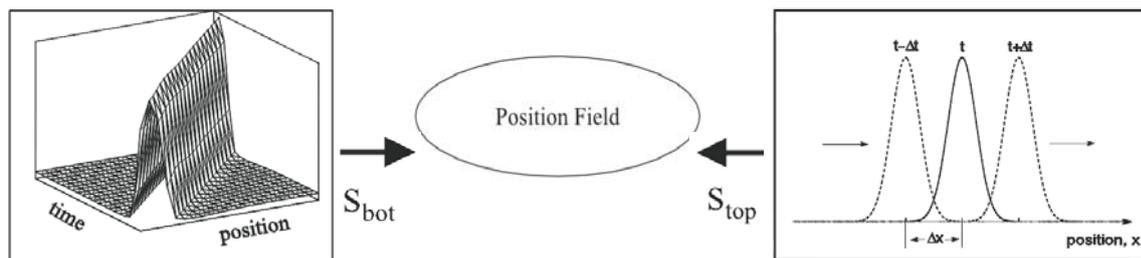


Figure 29 - Schéma fonctionnel du modèle d'Erlhagen

À gauche, est représenté le stimulus : Il constitue l'entrée pour le modèle, et est composé par l'ensemble des positions successives recouvertes par la cible dans le temps ; cet élément constitue l'information bottom-up (S_{bot}) . À la droite, est représenté les lois de déplacement dans le temps : exemple de l'ensemble des modèles internes qui peuvent être stockés dans les higher visual area (aire visuelle de niveau supérieur). Cet élément constitue l'information top-down (S_{top}) qui sera comparée avec le S_{bot} .

D'après Erlhagen (2003)

Ce modèle présenté par Erlhagen s'appuie sur la thèse que la perception de la position d'un objet en déplacement est le résultat de l'interaction entre l'entrée sensorielle et un processus de modélisation interne de son mouvement. L'auteur avance l'hypothèse de l'existence d'un mécanisme de résonance basé sur la vitesse de déplacement de la cible ; ce mécanisme de résonance permettrait l'exploration de plusieurs modèles internes distincts couvrant diverses gammes de profils de vitesse. L'auteur localise dans une *higher visual area* (HVA, aire visuelle de niveau supérieur) l'activité de résonance. Dans le détail de la dynamique du modèle : le réseau de neurones artificiel, qui constitue le cœur du modèle, lorsque suffisamment stimulé donne lieu à un « transitoire actif » consistant en une vague d'activation des neurones dans la direction du mouvement ; les caractéristiques de cette activation sont en partie conformes à celles du mouvement, et en partie dépendantes des « réglages » des paramètres de la structure neurale. Les tests

effectués avec le modèle montrent que cette dynamique reproduit soit le mécanisme d'extrapolation, que celui d'anticipation du mouvement du stimulus (Figure 29).

Le modèle de Arbib

Le modèle développé par le groupe de Michael Arbib (Bonaiuto et al., 2007) est une mise à jour de leur ancien modèle « Mirror Neuron System » de la reconnaissance de l'action (Oztop et Arbib, 2002) reposant sur la découverte des neurones miroirs (Rizzolatti & Craighero, 2004, pour une révision des Neurones Miroirs, NM ; Rizzolatti & Sinigaglia, 2008, pour un approfondissement du lien entre le NM et l'intentionnalité). Le présent modèle s'appuie maintenant sur une architecture biologiquement plus plausible que celle originellement proposée.

L'un des objectifs principaux était de modéliser l'habileté à reconnaître des mouvements de saisie, et ceci même lorsque la partie finale de la scène visuelle est occultée et nécessite un processus d'inférence. Les auteurs partent du postulat que le cerveau est pourvu de deux « mémoires de travail », la première se destinant au codage spatial de la position de la main alors que la seconde concerne la codification des affordances de l'objet et de la localisation spatiale de celui-ci. Si la main est visible, les informations visuelles permettent de la localiser dans l'espace. Si la main n'est pas visible, le processus de « *dynamic remapping* » (réorganisation dynamique des cartes) est mise en place : ce mécanisme permet de déterminer la position de la main sur la base des représentations perceptives à partir de l'information sensorielle ou des commandes motrices générées ; pour déduire la position de la main le système s'appuie aussi sur l'ensemble des informations visuelles dérivées de la partie visible du bras (Figure 30).

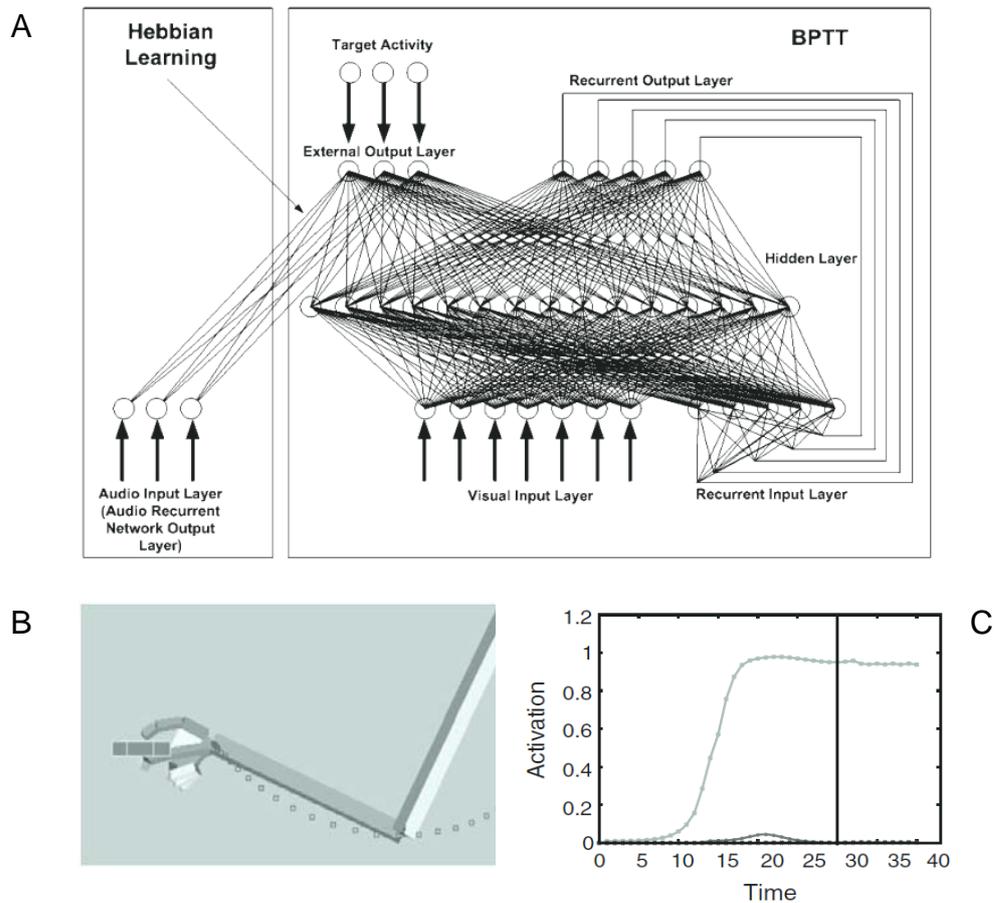


Figure 30 - Le modèle "MNS2" de Arbib

A : Représentation du réseau neural artificiel principal, constituant le cœur du modèle « Mirror Neuron System 2 » (MNS2). L'entrée visuelle alimente la première couche du réseau, ou sont câblées aussi les connexions récurrentes (en évidence à gauche). La couche de production externe (external output layer) au niveau anatomique correspond aux structures de neurones miroir localisées dans l'aire F5.

B et C : Exemple de simulation obtenue par le MNS2 ; (B) cinématique d'une action de grasping (saisie manuelle) ; (C) Représentation graphique du niveau d'activation dans le temps d'un élément de l'external output layer.

Avec une telle structure fonctionnelle le système démontre être capable de reproduire la saisie manuelle d'un objet, même si l'objet est partiellement caché par un écran. La mémoire de l'affordance permet de mémoriser et programmer le bout final de l'action ; même si la main artificielle disparaît elle-aussi derrière cet écran, sa position sera extrapolée « en continu » pendant son mouvement, et il sera possible de lui imposer une trajectoire se terminant à l'emplacement mémorisé de l'objet.

Les résultats des simulations du modèle de Arbib, et l'analyse des activations des neurones du réseau artificiel, montrent que la disponibilité des deux mémoires de travail ((1)-codage spatial de la main ; (2)-codage spatial de l'objet et des affordances), accompagnée du processus de « *dynamic remapping* » des représentations, sont des éléments nécessaires et suffisants pour accomplir une saisie « sans visibilité », ainsi que pour inférer le résultat d'une action observée dont la dernière partie est occultée.

Problématique

(Chapitre 2)

Problématique

Le CNS est-il capable de reconstruire la position de départ relative à un objet en mouvement, lorsque seulement la partie finale de la trajectoire est visible ? Est-ce que la quantité ou la qualité de l'information visuelle disponible influencent cette capacité ? Pourquoi commettons-nous systématiquement des erreurs dans la localisation des points de départ ou d'arrivée d'un objet en mouvement ? Sommes-nous plus efficaces dans la prévision du mouvement d'une personne (mouvement biologique) ou d'un mouvement mécanique (mouvement artificiel), et pourquoi ?



Nous avons décrit, dans la partie initiale du cadre théorique de ce manuscrit, les principales structures fonctionnelles constituant le système visuel ; successivement nous avons présenté un état de l'art des connaissances au sujet de la perception et de la localisation du mouvement, avec une attention particulière vers les erreurs caractéristiques du système visuel, ainsi que vers la production et la perception du mouvement « biologique » chez l'homme.

Les travaux de Schmolesky et al. (1998), et successivement Cao et al. (2006), et Nihjawan (2008) (et les autres contributions indiquées dans le cadre théorique) ont souligné comment la structure d'élaboration introduit dans le processus un délai temporel, qui implique un retard dans la disponibilité des informations perceptives. Les erreurs systématiques qu'on retrouve dans la localisation d'une cible en mouvement pourraient être donc conséquence de ce délai, et/ou évidence de l'action d'un mécanisme consacré à récupérer sur ces retards.

Les évidences concernant l'utilisation des modèles internes (e.g. Zago, 2004) et notamment ceux liés au contrôle moteur dans la condition de mouvement biologique (e.g. Pozzo et al., 2006) nous permettent de proposer qu'il soit l'apport de cette structure même à permettre de rattraper sur les retards perceptifs, ainsi que à supporter l'inférence dans la perception du mouvement.

Reconstruction de la cinématique (passée) d'un mouvement observé.

L'expérience quotidienne montre que le SNC est une machine très efficace pour prédire l'effet des actions dans le futur ; cette capacité à se projeter dans l'avenir est une capacité essentielle pour la survie. L'observation de ces caractéristiques fonctionnelles soulève ensuite une question importante: puisque le cerveau apparaît essentiellement proactif, se projetant en permanence dans l'avenir, est-il capable aussi de reconstruire le passé ?

La connaissance du passé en fait apparaît très importante soit pour identifier l'origine d'un événement ou d'un danger, que pour permettre la compréhension d'un phénomène dans sa totalité. Lorsque le début d'une action n'est pas disponible, le CNS est-il capable de l'inférer à partir des autres informations disponibles ?

La position et les caractéristiques du mouvement d'un objet qui entre dans l'espace visuel sont les premières informations que le système visuel doit acquérir pour suivre, identifier et synchroniser la réponse appropriée à son apparition. Les caractéristiques cinématiques de déplacement apportent une première connaissance de l'objet et permettent le suivi, mais quels sont les mécanismes d'extrapolation utilisés par le système nerveux reste encore une question ouverte.

Une étape fondamentale pour la clarification de ces mécanismes, et objet du présent travail de thèse, est l'identification des informations qui soutiennent ce processus et – plus spécifiquement – si seulement les informations perçues sont utilisées, ou si d'autres

connaissances (i.e. les modèles internes) peuvent supporter notre capacité à inférer le passé.

Dans leur formulation générale, les théories motrices affirment que notre système perceptif est contraint (et soutenu) par un ensemble de connaissances implicites à l'égard des mouvements que nous sommes capables de produire. Cependant le rappel du modèle interne a été étudié seulement lors de tâches de prédiction d'actions à venir (e.g. Wolpert, 1995; Erlhagen, 2003 ; Saunier et al. 2008) ; les résultats des recherches dans ce domaine ont montré de l'implication du répertoire moteur dans cette tâche (e.g. Saunier et al. 2008 ; Pozzo et al., 2006 ; Chaminade et al., 2001). L'interprétation plus vraisemblable de l'existence de ce lien est que la prédiction du futur utilise le système moteur (i.e. ses représentations) parce que le futur représente un espace d'action potentiel. Cette condition permet de formuler deux différentes hypothèse concernant l'inférence du passé. L'action passée étant terminée et donc non-modifiable – contrairement à celle future – une première hypothèse propose que la reconstruction du passé ne dépend pas directement du système moteur, le passé étant un espace d'action non modifiable. Au contraire, une deuxième hypothèse propose que dans la tâche de reconstruction du passé d'un mouvement, lorsque l'entrée visuelle est partiellement manquante, le SNC est plus efficace dans l'accomplissement de la tâche si le mouvement est d'origine biologique, en raison précisément de la disponibilité et de l'utilisation du modèle moteur correspondant.

Suivi d'une cible et projection du mouvement vers le futur.

Pour récupérer sur les retards d'élaboration le SNC doit adopter des stratégies qui lui permettent de rester efficace dans ses actions et « synchronisé » avec les événements du monde extérieur. Quel mécanisme et quelles dynamiques soutiennent ces stratégies, reste encore à déterminer. Ces mécanismes de « rattrapage » sont-ils localisés au niveau

central ou périphérique ? Sont-ils absolument efficaces ? Y a-t-il un lien avec les erreurs de localisation (comme proposé par exemple par Nijhawan, 1994) ?

Les présents travaux vérifient la possibilité que les erreurs systématiques de localisation (voir Chapitre 1, pp. 19-34) soient imputables à une unique cause commune, en accord avec Actis-Grosso et Stucchi (2003) ; en particulier nous évaluons la possibilité que ces erreurs (les trois présents dans la localisation du SP et de l'EP) soient la conséquence du retard perceptif et de l'intervention d'un mécanisme de récupération sur les délais.

Sur la base des caractéristiques anatomo-fonctionnelle et des temps d'élaboration du système visuel, nous chercherons aussi à identifier une possible structure relationnelle capable d'accueillir ce mécanisme de récupération. Enfin nous présentons un modèle computationnel qui résume l'ensemble des connaissances et des hypothèses ici présentées, et qui permet de tester la dynamique du processus de localisation basée sur cette stratégie, ainsi que de comparer les résultats avec les données expérimentales recueillies chez l'homme.

Contribution Expérimentale

(Chapitre 3)

3.1 Reconstruction de la cinématique (passée) d'un mouvement observé.

Sommes-nous capables de reconstruire la position de départ d'un objet en mouvement dans notre espace visuel, lorsque seule la partie finale de la trajectoire est visible ? Dans le cas affirmatif, la tâche s'appuie-t-elle sur un mécanisme purement visuel ? Sommes-nous capables de reconstruire avec la même précision des mouvements de nature déférente ?

Des études précédentes (Pozzo et al., 2006 ; Saunier et al., 2008) ont montré que nous sommes significativement plus précis dans l'inférence du point final de la trajectoire d'une cible en mouvement, lorsque sa cinématique est en accord avec la loi de mouvement biologique. Ces travaux et les recherches de Saunier (2008) permettent de lier cette capacité au couplage entre le système perceptif et moteur.

Afin d'évaluer les performances du SNC lors de la tâche de localisation du début du mouvement (i.e. selon la direction temporelle opposée par rapport aux recherches précédentes), nous avons réalisé une première expérimentation basée sur des tests de localisation et d'inférence du point du départ (SP). L'objectif de cette étude était de mesurer la précision dans la localisation du SP, d'identifier d'éventuelles déférences lorsque la partie initiale de la trajectoire est cachée, et surtout de vérifier si dans l'inférence d'un mouvement de type biologique (dont nous disposons d'un modèle cinématique interne) le SNC montre de meilleures performances.

Pour répondre à ces questions, il était demandé aux sujets d'estimer la position de départ du mouvement d'une cible lumineuse présentée à l'écran. Dans le test de localisation la totalité de la trajectoire était affichée. Dans le test d'inférence la partie initiale de la trajectoire (0→40%) n'était pas visible, et les participants devaient reconstruire la position du SP à partir des informations cinématiques affichées. Sur la base des résultats de précédentes études, et dans l'hypothèse qu'intervienne un mécanisme analogue à celui mis en place pour l'inférence de l'EP, nous pouvons attendre une meilleure précision dans la condition biologique (par rapport à la condition

non biologique) du test d'inférence. En ce qui concerne le test de localisation, si les modèles internes donnent une contribution dans l'accomplissement de la tâche, encore une fois la condition biologique devrait permettre des réponses plus précises. Si au contraire le même mécanisme est mis en place dans les deux conditions, aucune différence significative ne devrait apparaître entre les conditions biologique et non-biologique.

3.1.1 Forward to the Past

D'après CARLINI A., ACTIS-GROSSO R., STUCCHI N., POZZO T. Forward to the past. Frontiers in Human Neuroscience, 2012, 6:174. doi: 10.3389/fnhum.2012.00174

Abstract

Our daily experience shows that the CNS is a highly efficient machine to predict the effect of actions into the future; are we so efficient also in reconstructing the past of an action? Previous studies demonstrated we are more effective in extrapolating the final position of a stimulus moving according to biological kinematic laws. Here we address the complementary question: are we more effective in extrapolating the starting position (SP) of a motion following a biological velocity profile? We presented a dot moving upward and corresponding to vertical arm movements that were masked in the first part of the trajectory. The stimulus could either move according to biological or non-biological kinematic laws of motion. Results show a better efficacy in reconstructing the SP of a natural motion: participants demonstrate to reconstruct coherently only the SP of the biological condition. When the motion violates the biological kinematic law, responses are scattered and show a tendency toward larger errors. Instead, in a control experiment where the full motions were displayed, no-difference between biological and non-biological motions is found. Results are discussed in light of potential mechanisms involved in visual inference. We propose that as soon as the target appears the cortical motor area would generate an internal representation of reaching movement. When the visual input and the stored kinematic template match, the SP is traced back on the basis of this memory template, making more effective the SP reconstruction.

Keywords

Motion inference, kinematics, internal models, visual perception

Introduction

Our daily experience shows that the CNS is a highly efficient machine to predict the effect of actions. This capability to project into the future is an essential ability to survive (e.g. to capture a prey, or avoid to be caught by a predator). Indeed, efficient ability to interact with the environment strongly depends on the possibility to compensate for the delay generated by the elaboration process and signal transmission by the nervous system (Nijhawan 1994). In this frame, the use of internal models that predict the sensory and the motor effect of action execution is essential to prepare the motor plan (Wolpert and Kawato 1998; Miall and Wolpert 1996; Jordan and Rumelhart 1992; Kilner et al. 2007).

The ending position of a movement is crucial for error computation, feedback regulation and tuning the sensory-motor predictions. In contrast, the starting point of an action is a past input no more available at the end of the action; consequently it is not verified or adjusted like the ending position.

Another illustration of the apparent lack of dynamic process similar to action prediction but reversing the normal direction of action, is our limited ability to replay an action in a reversal order (i.e., rewind, from the end to the beginning) a task that requires an important cognitive effort. It's easy to verify how difficult is to produce a reversal action from the end to the beginning, during the hand-writing for example, or to play a sporting gesture as a tennis serve in a reversal order. These observations raise an important question: since the brain appears mainly proactive, continuously projecting itself into the future, is it able to reconstruct the past?

The same question has been answered for the “future” of a movement, with a psychophysical experimental paradigm where subjects were asked to estimate the final position of a moving dot; the dot motion corresponds to the position of a finger of a moving hand during a pointing movement, that was masked in the last part of its trajectory after biological and after non-biological motion display (Pozzo et al. 2006). Both accuracy and precision increased for the estimation of the final position of a biological motion. This result has been interpreted as evidence that motion inference relies on a specific internal model – an action-perception matching system – that

contains specific kinematic details, which can be rapidly recalled during motion observation. If in general knowing the past is essential to predict the future, with the biological motion this would not be necessary: even when not available, the past should be known on the basis of a stereotyped kinematic template. Consequently, there should be an improvement also in human ability to recover the starting point of a movement with this typical kinematic pattern, whose initial part is partially hidden.

The aim of the present study is to investigate this capacity by testing subjects' performance to estimate the starting position of a movement. More precisely, we test our capacity to infer the starting point (SP) of a dot moving upwards and corresponding to upward arm pointing movements that were masked in the first part of the trajectory. To this aim we displayed to the observers a moving dot reproducing or violating this natural kinematic and asked them to infer the starting point of the trajectory that has been masked.

The use of a single dot reproducing a natural kinematic (a human kinematic, hereafter labeled as "BIO") results from experiment outcomes in human movement recognition; since the works of Johansson (Johansson, 1973) it is known that humans are able to recognize in a consistent manner the movement of a human body, even if it is presented in a rather reduced way, that is, through few or only a single visible markers placed on some relevant points (i.e., joints) of the body.

Subsequent works showed how the perceptual system is well attuned to some peculiarity of human movement kinematics (e.g. the relation between velocity and curvature: Lacquaniti et al. 1983; Viviani and Stucchi 1989, 1992; Viviani et al. 1997; Actis-Grosso et al., 2001; or the coherence between trajectory and velocity profile: Papaxanthis et al. 1998; Pozzo et al. 2006).

In their general form, motor theories of perception claim that our perceptual systems is constrained (and supported) by the implicit knowledge with regard to the movements it is capable of producing. Hence, our hypothesis is that when visual input is partly missing, the brain would be more effective in SP reconstruction when supported by the memory template of a biological motion.

Experiment 1

Materials and methods

Participants

Thirty three participants voluntarily took part in this experiment (age range: 18 – 52 years old; mean age: 25.33; female: 13). They all had normal or corrected-to-normal vision and were all naïve as to the experimental purposes.

Apparatus and stimuli

The stimuli were displayed on a 22-inch colour flat monitor (1280×1024 pixels resolution, where a pixel can be considered a 0.37×0.28 mm rectangle). All stimuli were handled and displayed using Psychophysics Toolbox extensions for Matlab (Brainard 1997; Pelli 1997). Each stimulus consisted in a white dot (ten pixels in width and twelve pixels in height, about $0.35^\circ \times 0.33^\circ$ of visual angle) moving upwards on black background. The dot moved within a presentation window of 1010×680 pixels centred on the screen; the size of this window was chosen so that the whole trajectory was far enough from the screen borders preventing participants from using reference points during the experiment running. Each trial was randomly displayed in a different position within the presentation window.

Two kinds of motion were displayed. For the first kind of motion (BIO) the dot moved upwards on the screen according to a normal biological rule, obtained as the average velocity profile of several upward arm pointing movements (arm angular displacement equal to 65°) previously recorded in frontal view (Papaxanthis et al. 1998). The motion displayed on the screen corresponded only to the last 60% of the total arm pointing movement.

For the non biological law of motion (NBIO) the stimulus followed a triangular shaped velocity profile, characterised by a linear acceleration in the first 60% of the trajectory, and a linear deceleration during the last 40% (see Figure 31). In this case as well the motion displayed on the screen corresponded only to the last 60% of the whole trajectory. The choice to use this particular law of motion was motivated by the fact that

we wanted to make as easy as possible the reconstruction of SP in the NBIO condition, as described below.

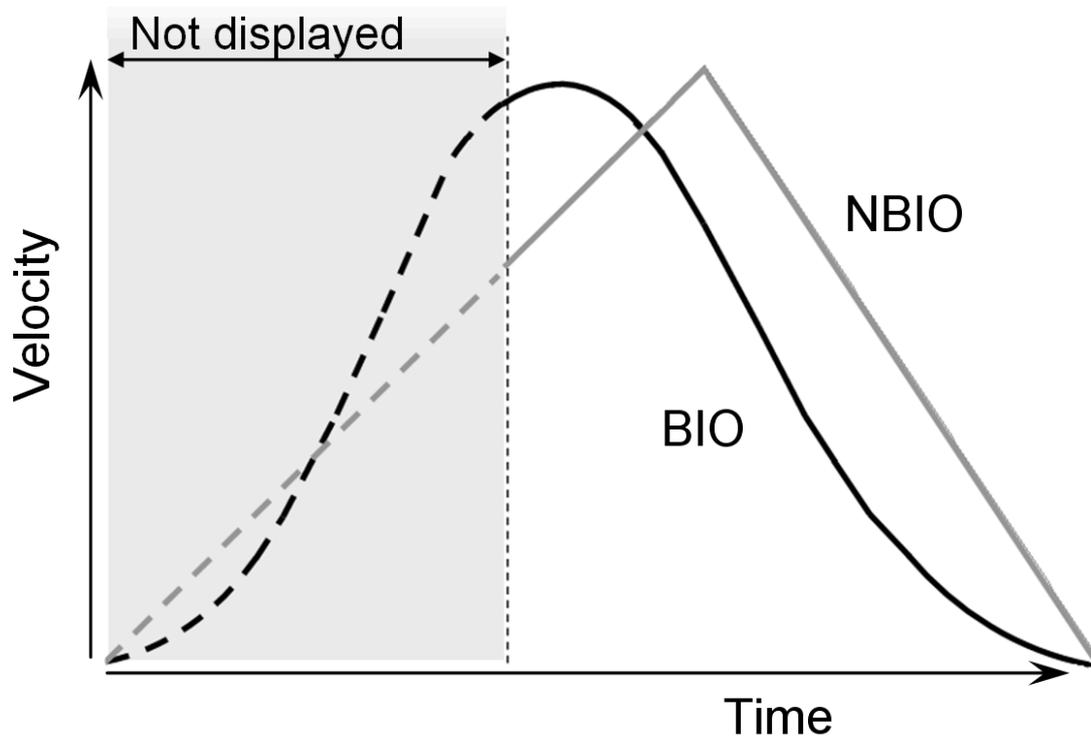


Figure 31 - Velocity profiles of the two laws of motion used in Experiments 1 and 2. Both laws are applied to a dot moving on the same straight upward trajectory. For the first kind of motion, the dot moved according to a standard biological rule (BIO black curve in the figure); this biological display is obtained by recording a vertical straight arm pointing movements. In the second kind of motion the stimulus moves accordingly to a triangular shaped velocity profile, characterized by a linear acceleration in the first 60% of the trajectory and a linear deceleration during the last 40% (NBIO gray curve in the figure). In Experiment 1 only the last 60% of the trajectory was visible, both for BIO and NBIO; in Experiment 2 the whole trajectory was visible.

Two reasons support the choice to show only upwards movements: (i) on the one hand, the choice of a vertical movement is due to the fact that only for vertical pointing movements the peak of velocity point (PVP) is not at the middle of the trajectory.

Previous studies on pointing movements demonstrated that the velocity profiles of pointing movements are bell-shaped curves with different peak of velocity for horizontal, downwards and upwards movements respectively. In particular the PVP is before the middle of the trajectory for upward movements (at 45% from SP) and after the middle for downward movements (at 52% from SP), while it is at the middle of the trajectory for horizontal movements (Pozzo et al. 2006; Papaxanthis et al. 1998; Papaxanthis et al. 2003). PVP is a crucial type of information, being the cut point between the accelerated and decelerated phases of a biological motion. On the other hand (ii) the choice to use only upwards movements is due to the fact that we wanted to avoid any confounding effect. It has been demonstrated that the CNS uses an internal model of gravity to supplement sensory information when estimating the interception point of a falling object (McIntyre et al 2001; Senot et al. 2005), therefore it is possible that in this case as well knowledge about gravitational acceleration may be combined with visual-field information to provide an altered estimation of the SP for downwards movements (because the similitude between the two velocity profiles). A dark-gray horizontal line, 100 pixels in length and 2 pixels in height, was displayed to indicate the presence of a “covering area”, and to provide a fixation point in the area where the dot was to appear. The line was located at the Appearing Point (AP) in both conditions. The moving dot appeared from the middle of the line, and then disappeared at the motion Ending Point (EP). The line was visible during the whole trial and disappeared only when the subject's response was given. For both conditions (BIO and NBIO) the whole trajectory from SP to EP (thus always including also the not displayed part) was 145 mm (13.6 deg of visual angle), and was traced by the disk in 2.07 seconds; the mean velocity was 70.70 mm/s (PVP 148.72 mm/s) in the BIO motion and 76.11 mm/s in the NBIO motion (PVP 152.23 mm/s). Thus BIO and NBIO motions differ also for the quality of information presented (see Figure 31): the visible acceleration phase (i.e. the phase between the AP and the PVP) in the BIO motion covers only the 5% of the visible trajectory, whereas in the NBIO condition it covers the 20%. Furthermore, the instantaneous velocity at the AP is lower for the NBIO motion as compared to the BIO motion (respectively 143.21 mm/s for BIO motion and 101.49 mm/s for NBIO motion). In this way all odds were against the possibility to detect any spurious effect: if participants would rely on a purely visual strategy to reconstruct the missing part of the

trajectory, the visible part of the trajectory should determine SP localization. Thus, we should expect a better performance in SP localization for the NBIO condition, given both the lower instantaneous velocity at AP (slower velocities corresponds to smaller localization errors, e.g. Actis-Grosso and Stucchi 2003; Kerzel 2002; Hubbard, 2005) and the greater amount of information available (i.e. longer visible acceleration phase).

Procedure

Each participant sat at a comfortable viewing distance from the screen (about 60 cm) in a dimly light room. Participants were informed that the motion displayed on the screen corresponded to the motion of the finger extremity of an outstretched arm, performing an upward pointing movement in the sagittal plane. They were asked to make an informed guess as to the starting point of the movement and were encouraged to try to respond as accurately as possible.

A mouse click started the first trial, which began with a blank interval lasting 0.2-0.8 seconds. The horizontal line was displayed; after a random delay of 0.8-1.6 seconds the target started its motion from the SP, becoming visible only after the AP (see Figure 32).

At the end of its motion the dot disappeared; a crosshair appeared in the centre of the screen with a delay of 0.4 s. Participants were asked to place the hair cross cursor where the motion started and to press the mouse button. The press of the button started the next trial.

Each condition had 16 replications, for a total of 32 trials presented in random order. The whole experiment lasted approximately 7 minutes. The experimental protocol was carried out in agreement with legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki). All participants gave their written informed consent.

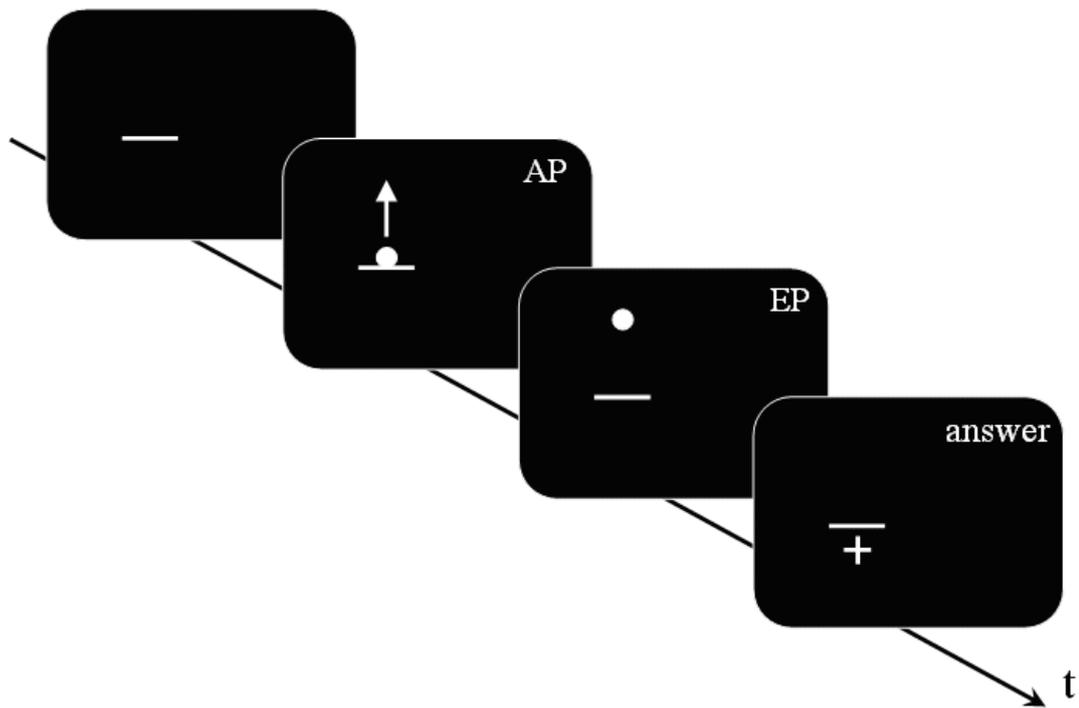


Figure 32 - A schematic representation of stimulus sequence (Experiments 1 and 2, not to scale): a dark gray horizontal line was displayed; after a random delay comprised between 0.8 and 1.6 sec, a white dot appeared, centered on the horizontal line. The dot moved upwards following one of the two kinematic laws (BIO or NBIO): the motion was visible from the Appearing Point (AP) to the Ending Point (EP). After a delay of 0.4 sec the mouse cursor (shaped as a white cross) appeared in the centre of the screen. In Experiment 1 the AP was located after the 40% of the whole trajectory, whereas in Experiment 2 the AP corresponded to the Starting Point. Participants' task was to move the mouse cursor where they think (Experiment 1) or see (Experiment 2) the motion started (i.e., on the estimated SP) and to confirm their response by pressing the mouse button, which started the next trial]

Results and Discussion

Accuracy and precision of participants' estimations were given by Constant Error (CE), which corresponds to the inverse of the accuracy, and Variable Error (VE), which is the inverse of precision and is defined as the average of the individual standard deviations calculated over the 16 replications carried out in each condition.

The mean constant error (CE) was obtained by subtracting the coordinate of the response from the actual coordinate, thus obtaining a negative value for backward displacement and a positive value for forward displacement. Figure 33.A presents the mean Constant Error (CE) and its Standard Deviation (SD) for each participant in each condition.

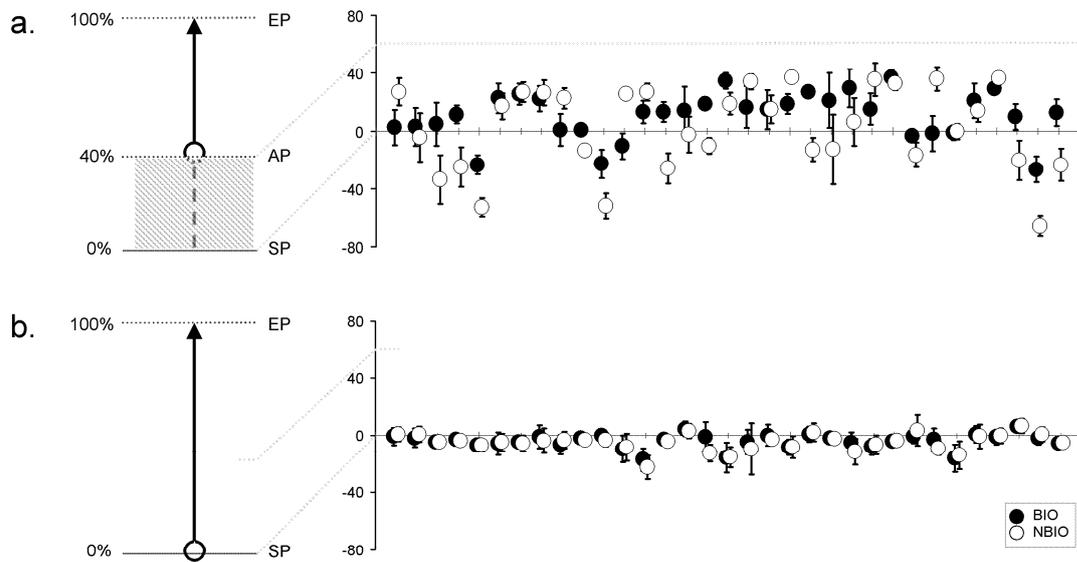


Figure 33 - Panel A. On the left, a schematic representation of the experimental set in Experiment 1: the beginning of the stimulus trajectory was hidden, and only the last 60% was displayed (along the trajectory: SP = Starting Point, AP = Appearing Point, EP = Ending Point). On the right, mean vertical error for the 33 participants (black dots for the Biological (BIO) condition, white dots for the Non-Biological (NBIO) condition) for estimated SP (error bars for standard deviation)

- Panel B. On the left, a schematic representation of the experimental set in Experiment 2: the stimulus trajectory was completely visible. On the right, mean vertical error for the 33 participants (black dots for the Biological (BIO) condition, white dots for the Non-Biological (NBIO) condition) for estimated SP (error bars for standard deviation)

Table 1 summarizes the results for CE and VE; Horizontal (H, along x axis) and Vertical (V, along y axis) projections of the errors are presented separately. Results show a perceived forward displacement of the SP for both BIO and NBIO motion conditions. Given that the contribution of the horizontal displacement was marginal ($\leq 5\%$ for both BIO and NBIO) only the vertical component was analyzed. VEs were almost identical for the two motion conditions, indicating a good precision (i.e. consistency in making the same estimation several times) for both BIO and NBIO judgements.

Table 1 - Results of Experiment 1. Constant Error (CE), Standard Deviation (SD), and Variable Error (VE) for the biological (BIO) and non-biological (NBIO) laws of motion, for both Horizontal (H) and Vertical (V) projection. In the table are presented the mean, median and absolute value errors. All values are in millimeter

Conditions		BIO			N-BIO			
Displayed %	Projection	CE	SD	VE	CE	SD	VE	
60 %	V	Mean.....	10.51	15.93	9.13	2.01	28.85	9.12
		Median.....	13.01	16.35	8.99	8.38	29.36	8.31
		Abs. value.	15.97	10.24	9.13	24.57	14.63	9.12
60 %	H	Mean.....	-0.20	0.73	1.27	-0.05	0.89	1.55
		Median.....	-0.20	0.76	0.984	-0.05	1.07	1.20
		Abs. value.	0.57	0.49	1.27	0.62	0.63	1.55

An ANOVA on CEs with two within factors (Motion Condition and Repetition) revealed the significance of the main effect of Motion Condition ($F(1,32)=4.3266$, $MS=4416.45$, $p=0.046$). However, data distribution significantly deviates from normality (Kolmogorov-Smirnov test for normality distribution) suggesting at least some caution in considering mean values as central tendency indicators. For this reason median values were considered, as reported in Table 1. CE did not differ in the two motion conditions, whereas we found a significant difference in the variability: the

standard deviation in the NBIO condition is almost doubled (F-test comparison of standard deviations $F(1,32)=1.811$, $p<0.05$). This difference in the variability could not be due to a worse performance in the NBIO condition, given that the VE values are almost identical in the two conditions; it is most likely due to a systematic tendency towards larger errors (both positive and negative): this information can easily be obtained by an analysis of the absolute value of estimations. The sign of CEs was thus changed to obtain positive values for both backward and forward displacements. An ANOVA on the absolute values of CEs, aimed at detecting systematic effects in the magnitude of CE, confirmed this hypothesis, revealing the significance of the main effect of Motion Condition ($F(1,32)=11.3593$, $MS=1484.4$, $p=0.0019$).

These results show the better efficacy in reconstructing the SP of a natural motion (i.e. following the BIO velocity profile) as compared to a motion violating the biological law: when the first part of a movement is hidden, all participants reconstruct the SP of a biological motion on the basis of the same general rule, whereas when the motion violates the biological kinematic law, participants use different strategies to reconstruct the SP, and show a tendency towards larger errors. However, this difference could be due to a better visual discrimination for the BIO motion as compared to the NBIO motion, resulting in an improved visual localization for the SP in BIO motion. A control experiment is thus necessary, where the full motion is displayed for both BIO and NBIO condition: if participants are more accurate in localizing the SP for the BIO motion when the full trajectory is displayed, we should conclude that the difference found in Experiment 1 could be due to a strategy based on visual mechanisms, not necessarily involving a specific internal model.

Experiment 2 (Control Experiment)

A control experiment has been performed, where the full motion was displayed.

Materials and methods

Apparatus, stimuli, procedure, and general conditions were the same as in Experiment 1, with the following exceptions: the full trajectory (145 mm corresponding to 13.6 deg of visual angle) was displayed, and the AP was located above the middle-point of the dark-

gray horizontal line, at a random distance of 6-25 mm. Participants were asked to place the hair cross cursor where the motion appeared and press the mouse button. Thirty three participants voluntarily took part in this second experiment (age range: 17 – 38 years old; mean age: 21.43; female: 12). They all had normal or corrected-to-normal vision and were all naïve as to the experimental purposes.

Results

Results showed a perceived backward displacement of the SP for both BIO and NBIO motion, consistent with previous results (e.g. Thornton 2002; Hubbard and Motes, 2002; Actis-Grosso et al. 2008; Actis-Grosso and Stucchi 2003). Figure 33.B presents the mean Constant Error (CE) and its Standard Deviation (SD) for each participant and for each condition. A two way ANOVA (two within factors: Motion Condition and Replication) shows a significant effect only for Replication ($F(15,480)=1.7749$, $MS=48.26$, $p=0.035$); however no trends are detectable in the dataset neither in the BIO nor in the NBIO condition.

For a better comparison with Experiment 1, median values and absolute values have been analyzed: no effect proved significant. In Table 2 the “100% condition” summarizes the results (CE, SD, VE) for the second experiment.

Table 2 - Results of Experiment 2. Constant Error (CE), Standard Deviation (SD), and Variable Error (VE) for the biological (BIO) and non-biological (NBIO) laws of motion, for both Horizontal (H) and Vertical (V) projection. In the table are presented the mean, median and absolute value errors. All values are in millimeter

Conditions		BIO			N-BIO			
Displayed %	Projection	CE	SD	VE	CE	SD	VE	
100 %	V	Mean	-4.07	5.20	5.97	-4.91	6.01	6.21
		Median.....	-2.70	5.22	5.42	-4.01	6.50	5.53
		Abs. value..	4.80	4.52	5.97	5.97	4.92	6.21
100 %	H	Mean	-0.84	2.02	4.61	0.40	2.17	3.91
		Median ...	-0.60	2.37	3.94	0.61	2.32	3.49
		Abs. value..	1.59	1.49	4.61	1.72	1.35	3.91

General Discussion

In the present study we assessed the human's capacity to reconstruct the starting point of a moving dot. The starting point inference was more variable and incoherent when the observer reconstructed a non biological trajectory compared to a natural one. This advantage for biological motion is not present when the whole motion is displayed.

In Experiment 1 a biological and a non-biological motions are presented on the screen, both hidden for the first 40% of the trajectory. We chose to compare a natural motion with a specific non-biological profile, which maximizes the information for the reconstruction of the SP. Despite the stimulation length is the same, the two conditions are characterized by a different quality of information presented to the observers (see Fig. 1): the visible accelerating phase (i.e. the phase between the AP and the PVP) in the BIO condition lasts only the 5% of the whole trajectory, whereas in the NBIO condition it lasts the 20% of the whole trajectory. This, associated to a lower instantaneous velocity at the AP for the NBIO condition, allows one to expect a better performance in SP localization for the non-biological kinematics. In the case of purely visual extrapolation, the visible part of the trajectory should determine SP estimation. Consequently, the display presenting a longer visible acceleration phase and a lower velocity at the AP would lead to greater precision and accuracy in starting point estimation than the display with faster and shorter visible acceleration phase. A more conservative hypothesis would predict no difference between BIO and NBIO motion. The results of the first experiment instead show a better efficacy in reconstructing the SP of a natural motion (i.e. following the BIO velocity profile) as compared to a motion violating the biological law: with BIO motion all participants reconstruct the SP on the basis of the same general rule, whereas when the motion violates the biological kinematic law, participants use different strategies to reconstruct the SP, and show a tendency towards larger errors.

To clarify the role of the local visual mechanisms and the internal representation to support the localization task, we performed a second experiment wherein we compared the biological and the non-biological law of motion, now displaying the whole trajectories.

Previous studies investigating the localization of perceived Starting Point highlighted the presence of a systematic error. In those studies a constant velocity stimulus was presented in horizontal or in vertical direction; they found a systematic bias in the direction of motion (e.g. Kerzel 2000; Müsseler and Aschersleben 1998) or in the opposite direction (e.g. Thornton 2002; Kerzel and Gegenfurtner 2003; Actis-Grosso and Stucchi 2003). Furthermore, in a study where velocity was modulated in the first, central and last part of a horizontal or vertical motion path (Actis-Grosso et al. 2008), accelerations and decelerations had no effect on SP estimation, suggesting that a local visual mechanism is responsible for SP localization.

The results of Experiment 2 are in line with this view: we found an error in the direction opposite to motion and no difference between the BIO and NBIO conditions, supporting the idea that SP localization is based on a purely visual perception mechanisms and local visual measurements, since the estimation was not found sensitive to the kinematic of the display. This insensitivity was already found in Pozzo et al. (2006) where participants were not able to explicitly recognize biological and non-biological motion and no difference was found between BIO and NBIO motion for the perception of the final position when the full motion was displayed.

In contrast, it is evident that visual perception alone cannot explain our capacity to reconstruct the past. The advantage found for biological motion in SP inference (and not in perceptual judgement) suggests that when visual information is missing the starting point estimation would rely on a stored stereotyped kinematic pattern characterizing the displayed upward arm movement. This result should be considered as a first step towards a full understanding of human ability in reconstructing the SP of a natural motion (i.e. in recovering the “past” trajectory): we are actually working on a larger selection of non-biological profiles and amounts of occlusion.

The present study complements the previous study by Pozzo et al. (2006), where accuracy increased for the estimation of the final position of a biological motion. In the present study we found an advantage for the estimation of the starting position as well, supporting the idea that as soon as the target appears the cortical motor area would generate an internal representation of reaching movement in the upward direction. The visual input would resonate with top down input only if the kinematic of the two inputs are sufficiently similar. Pozzo et al. (2006) suggested that, from the simulated

movement, the forward model that predicts the sensory consequence of the movement could be used to compensate the lack of visual input due to occlusion. We suggest that such internal model could be used also to reconstruct the past part of a motion: when the visual input and the stored kinematic template match, the SP is traced back on the basis of this memory template; in contrast, when the kinematics of the two inputs are different, a purely visual strategy is used. This demonstrates that a low-level visual attribute of motor activity such as the kinematic features of a simple dot is used by the visual system to categorize movement as biological or non-biological and thus reaches (or not) the motor system of the observer.

During daily life activity actions are performed toward a goal (e.g., an object to reach) that concentrates a significant part of attentional resources, in contrast to the initial conditions, a nonessential parameter for the survival, but a relevant dataset supporting the comprehension of the present and the foreseen toward the future. Even if compatible with the present result suggesting inference process on the basis of motor competencies, additional empirical evidences should confirm such hypothesis.

Acknowledgements

This research was supported by the French ANR (Simaction, projet Tecsan).

References

- Actis-Grosso, R., Bastianelli, A. and Stucchi, N. (2008). Direction of perceptual displacement of a moving target's starting and vanishing points: The key role of velocity. *Japanese Psychological Research* 50 (4):253-263.
- Actis-Grosso, R., de'Sperati, C., Stucchi, N., Viviani, P. (2001) Visual extrapolation of biological motion. *Fechner Day 2001. Proceedings of the Seventeenth Annual Meeting of the International Society for Psychophysics. Eds E Sommerfeld, R Kompass, T Lachmann (Lengerich, Germany: Pabst Science Publishers)*. 261-266.
- Actis-Grosso, R., and Stucchi, N. (2003). Shifting the start: backward mislocation of the initial position of a motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 29 (3):675-91.
- Brainard, DH. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial Vision* 10 (4):433-436.

- Hubbard, TL. (2005). Representational momentum and related displacements in spatial memory: A review of the findings. *Psychonomic Bulletin & Review* 12 (5):822-851.
- Hubbard, TL., and Motes, MA. (2002). Does representational momentum reflect a distortion of the length or the endpoint of a trajectory? *Cognition* 82 (3):B89-B99.
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception and Psychophysics*. 14: 201-211.
- Jordan, MI., and Rumelhart, De. (1992). Forward models - Supervised learning with a distal teacher. *Cognitive Science* 16 (3):307-354.
- Kerzel, D. (2002). Different localization of motion onset with pointing and relative judgements. *Experimental Brain Research* 145 (3):340-350.
- Kilner, J. M., Friston, K. J., and Frith C.D. (2007). Predictive coding: an account of the mirror neuron system. *Cogn Process* 8 (3):159-66.
- Lacquaniti, F., Terzuolo, C., and Viviani, P. (1983). The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychol (Amst)* 54 (1-3):115-30.
- McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A., and Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws? *Nature Neuroscience* 4 (7):693-694.
- Miall, RC, and Wolpert, D.M. (1996). Forward models for physiological motor control. *Neural Networks* 9 (8):1265-1279.
- Musseler, J., and Aschersleben, G. (1998). Localizing the first position of a moving stimulus: The Frohlich effect and an attention-shifting explanation. *Perception & Psychophysics* 60 (4):683-695.
- Nijhawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching. *Nature* 370 (6487):256-7.
- Papaxanthis, C., Dubost, V., and Pozzo, T. (2003). Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane. *Neuroscience* 117 (4):779-783.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., and Stapley, P. (1998). Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neuroscience Letters* 253 (2):103-106.
- Pelli, DG. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision* 10 (4):437-442.
- Pozzo, T., Papaxanthis, C., Petit J.L., Schweighofer, N., and Stucchi, N. (2006). Kinematic features of movement tunes perception and action coupling. *Behav*

Brain Res 169 (1):75-82.

Senot, P., Zago, M., Lacquaniti, F., and McIntyre, J. (2005). Anticipating the effects of gravity when intercepting moving objects: differentiating up and down based on nonvisual cues. *J Neurophysiol* 94 (6):4471-80.

Thornton, I. M. (2002). The onset repulsion effect. *Spat Vis* 15 (2):219-43.

Viviani, P., Baud-Bovy, G., and Redolfi, M. (1997). Perceiving and tracking kinesthetic stimuli: further evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 23 (4):1232-52.

Viviani, P., and Stucchi, N. (1989). The effect of movement velocity on form perception: geometric illusions in dynamic displays. *Percept Psychophys* 46 (3):266-74.

Viviani, P., and Stucchi, N. (1992). Biological movements look uniform: evidence of motor-perceptual interactions. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 18: 603–623.

Wolpert, D. M., and Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw* 11 (7-8):1317-29.

3.2 Comment reconstruire le passé en prévoyant le futur.

Le système nerveux utilise des stratégies optimales pour anticiper les conséquences de ses propres actions et celles d'autrui (Viviani et Stucchi, 1992 ; Pozzo et al, 2006).

En particulier, Pozzo et collaborateurs ont démontré que le SNC est plus efficace dans l'inférence d'un mouvement biologique ("BIO"), par rapport à un mouvement qui ne respecte pas les contraintes biologiques et gravitaires ("NBIO") (Pozzo et al, 2006 ; Saunier et al, 2008). Ce résultat a été interprété comme la preuve que l'inférence du mouvement s'appuie sur un modèle interne spécifique - un système de couplage action-perception - contenant des détails cinématiques spécifiques. Ce modèle interne pourrait être rapidement rappelé lors de l'observation d'un mouvement ; il pourrait être à la base du mouvement simulé (i.e. constituer le « *forward model* » qui prédit la conséquence sensorielle du mouvement) et compenser une manque d'information visuelle due à une occlusion, pendant l'observation d'un mouvement.

Lors de la précédente étude (« Forward to the past », pag. 84) nous avons vérifié que le SNC présente des capacités remarquables dans l'inférence du point de départ, et qu'il y a une amélioration significative dans cette capacité de localisation si la cinématique de la cible correspond à un des modèles interne disponibles. Dans le détail, nous avons démontré que lorsque la première partie (40%) de la trajectoire est cachée, la précision dans l'estimation du SP est améliorée lorsque le mouvement suit le profil de vitesse biologique. Au lieu de cela, dans un test contrôle où la trajectoire entière avait été affichée, aucune différence entre les mouvements biologiques et non biologiques n'est trouvée.

Si l'existence d'une stratégie adoptée par le SNC et basée sur l'utilisation d'un répertoire des mouvements a été démontrée, il reste maintenant à déterminer sur quelles informations visuelles s'appuie ce mécanisme.

L'étude suivante vise à clarifier si le pourcentage de trajectoire visible conditionne les performances d'inférence du SP, et si l'affichage de la première partie de trajectoire

(phase d'accélération) revêt une importance particulière. L'occlusion d'une partie de la trajectoire est utile afin de contraindre le SNC à utiliser le répertoire d'informations endogènes, pour compléter le manque d'information visuelle. Pour cette raison seul le profil de vitesse biologique sera utilisé (la trajectoire enregistrée d'un mouvement de pointage), permettant le rappel du modèle moteur interne du mouvement biologique correspondant. Le profil (voir Figure 34 et Figure 31) est caractérisé par une accélération suivie d'une décélération ; entre les deux parties est situé le point de vitesse maximale (*peak of velocity point*, PVP).

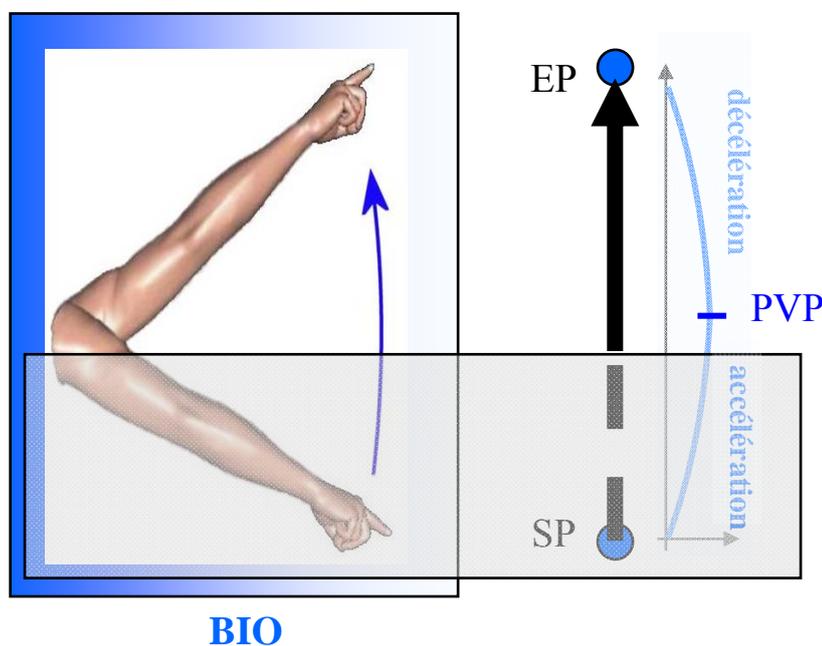


Figure 34 - Le stimulus utilisé lors de l'expérimentation est un mouvement biologique (BIO), relatif à un mouvement de pointage du bas vers le haut. Dans la figure, la zone bleue transparente superposée à l'image donne un exemple de la partie initiale cachée (selon les trois conditions : 20%, 40% ou 60%).

Il était demandé aux sujets d'inférer la position du départ de la cible, sur la base des informations visuelles de la seconde partie (visible) de la trajectoire.

PVP = le point de vitesse maximale (Peak of Velocity Point) ; SP = Point du départ du mouvement (Starting Point) ; EP = Point final du mouvement (Ending Point).

Nous formulons l'hypothèse que le PVP puisse jouer un rôle important dans la reconstruction de la cinématique cachée. L'affichage de la seule partie qui suit le PVP (phase de décélération) pourrait en effet être plus difficilement reconnue comme mouvement biologique, étant donnée la forte similitude avec le profil de chute gravitaire ou d'autres lois de la physiques. L'affichage de la partie qui précède le PVP, par contre, ne permettrait pas seulement de disposer d'une plus grande quantité d'information, mais aussi d'identifier le PVP même, tel que le point de transition entre phase d'accélération et décélération. Nous supposons que cette dernière condition est particulièrement favorable non seulement en raison de la quantité majeure d'information disponible, mais aussi en conséquence de la localisation du PVP, qui servirait de point de référence pour mettre à l'échelle et utiliser efficacement le modèle interne correspondant.

3.2.1 Méthodologie

11 sujets (23 ± 3 ans ; 4 femmes) participèrent à la présente expérimentation. Tous les sujets avaient une vision normale ou corrigée et étaient naïfs quant au but de l'étude. La tâche expérimentale consistait en l'évaluation (localisation spatiale) de la position initiale du mouvement comme si celui-ci avait été complètement visible, lorsque seulement la partie finale du mouvement était affiché (correspondante au dernier 80%, 60% ou 40% de la trajectoire). Les sujets évaluaient la position initiale (SP) en déplaçant le curseur de la souris sur la position estimée.

Le stimulus (équivalent à celui de la première étude) consistait en un disque blanc de 10 pixels de diamètre (équivalent à 2,8 mm) en mouvement du bas vers le haut selon une trajectoire rectiligne verticale. La loi de déplacement correspondait au profil de vitesse de la pointe du doigt index pendant un mouvement de pointage vertical bras-droit (en rotation de l'épaule, parallèlement au plan sagittal, déplacement angulaire 65 degrés ; profile précédemment enregistré et utilisé par Papaxanthis et al. 1998).

Chaque participant était confortablement assis à une distance d'environ 70cm de l'écran dans une salle faiblement illuminée. Ils avaient connaissance que le mouvement affiché à l'écran correspondait à un mouvement vertical de pointage. La procédure et les temps étaient identiques à ceux de la première étude. La trajectoire avait une longueur totale de 145 mm à l'écran. Dans un premier test la trajectoire était cachée à 20%, à 40%, ou à 60% de la position initiale (voir Figure 35) ; une ligne horizontale gris-foncé (28 x 0,5 mm à l'écran) était affichée pour indiquer la présence d'une « zone de couverture », et pour fournir un point de fixation dans la zone où le stimulus allait apparaître (Point d'Apparition ; en anglais *Appearing Point*, AP). Dans un test de contrôle successif, la totalité de la trajectoire était visible.

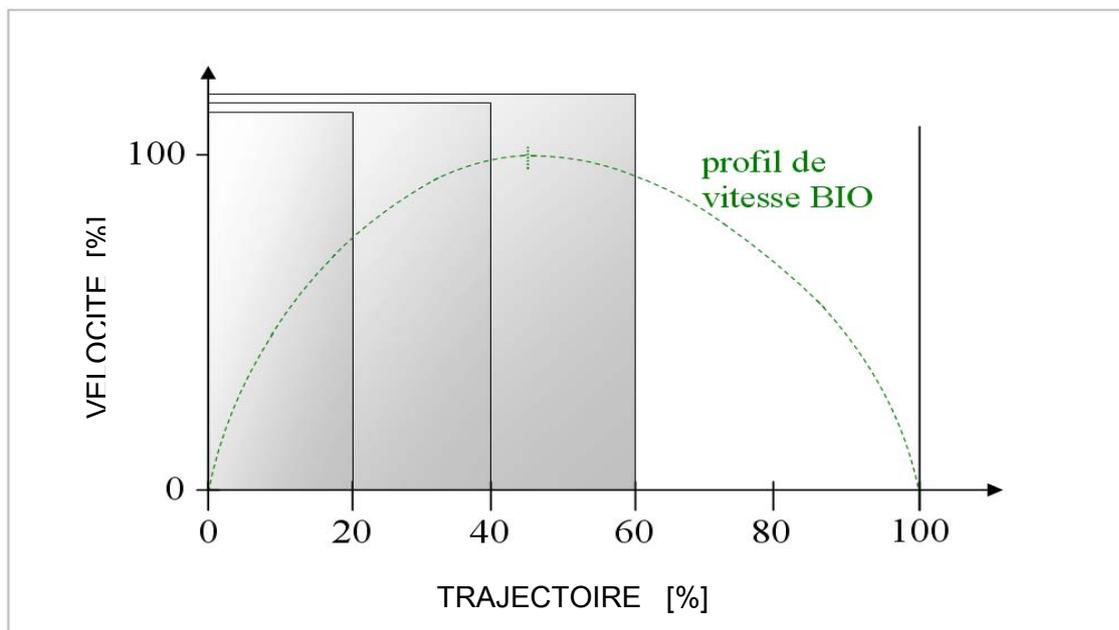


Figure 35 - Stimuli utilisés lors de la deuxième expérimentation.

Nous avons présenté à 11 sujets une cible (point blanc sur arrière-plan noir) en mouvement avec un profil de vitesse biologique. Le début du mouvement de la cible était caché pour 20%, 40% ou 60% de la trajectoire. La tâche proposée aux sujets était d'estimer et d'indiquer le point du départ de la cible, après avoir suivi le mouvement jusqu'à la fin. Un deuxième test de contrôle a été successivement mené, où toute la trajectoire était visible (condition « 0% »).

3.2.2 Résultats

Pour chaque essai, nous avons évalué l'exactitude dans la localisation de la position initiale de la trajectoire. Ce paramètre est mesuré par l'Erreur Constante (CE), qui est défini comme la différence entre la position indiquée par le sujet et la position réelle du SP. La variabilité du sujet est définie comme l'écart-type sur les 25 répétitions (Erreur Variable, VE). Nous avons évalué le temps de réponse (Response Time, RT) pour chaque essai, et la distance moyenne des réponses par rapport à la ligne grise horizontale (Response Distance, RD).

Les résultats (voir Figure 36) montrent que l'erreur dans la localisation du SP reste très faible dans les conditions a et b (correspondantes à une occultation de la trajectoire du 0% et du 20%). L'erreur devient consistante dans les conditions c et d (respectivement correspondantes à une occultation de la trajectoire du 40% et du 60%), où les participantes localisent le point du départ dans une position systématiquement après le SP correct (i.e. la position estimée est éloignée du vrai SP dans la direction du mouvement de la cible).

Détails des résultats :

L'Erreur Constante pour chacune des quatre conditions est : condition a ($CE = -0.35 \pm 0.78$ mm), condition b ($CE = -0.17 \pm 7.53$ mm), conditions c ($CE = 24.95 \pm 5.22$ mm), et condition d ($CE = 45.16 \pm 3.86$ mm). Pour ce qui concerne l'Erreur Variable : condition a ($VE = 2.59 \pm 0.78$ mm), condition b ($VE = 9.25 \pm 6.78$ mm), condition c ($VE = 8.45 \pm 5.22$ mm), et condition d ($VE = 10.85 \pm 6.18$ mm) (voir Figure 37).

La Figure 38 montre la distance moyenne entre la ligne grise horizontale et les réponses des participants (RD), pour chaque condition ($RD(a) = 10.34 \pm 0.78$ mm ; $RD(b) = 29.17 \pm 6.78$ mm ; $RD(c) = 33.05 \pm 5.21$ mm ; $RD(d) = 41.84 \pm 6.18$ mm).

Concernant le RT, il présente des valeurs presque constantes pour les quatre conditions : ($RT(a) = 1.90 \pm 1.13$ s ; $RT(b) = 2.12 \pm 1.69$ s ; $RT(c) = 1.83 \pm 1.60$ s ; $RT(d) = 1.75 \pm 1.59$ s) (voir Figure 39).

Les réponses des sujets ont été comparées en utilisant un test ANOVA à mesures répétées (2 facteurs : 4 pourcentage x 25 répétitions). Le niveau significatif était fixé à

$p < 0.05$. Un test post hoc (Bonferroni) était utilisé pour comparé les différents niveaux à l'intérieur d'un même facteur.

Le test ANOVA du CE montre que seulement le facteur « pourcentage » est significatif ($F(3,30) = 37,02$, $MS = 133028$, $p < 0,001$) ; le facteur « répétitions » donne $p = 0,52$, et « pourcentage » x « répétitions » donne $p = 0,85$. La comparaison par couples à travers le post-hoc de Bonferroni montre une différence statistiquement significative entre la couple a+b et la couple c+d ; en outre les conditions c et d diffèrent entre elles.

Le test ANOVA du VE montre qu'aucun facteur n'est significatif. Le post-hoc de Bonferroni montre une différence statistiquement significative seulement pour le facteur « pourcentage », entre la condition a et les autres.

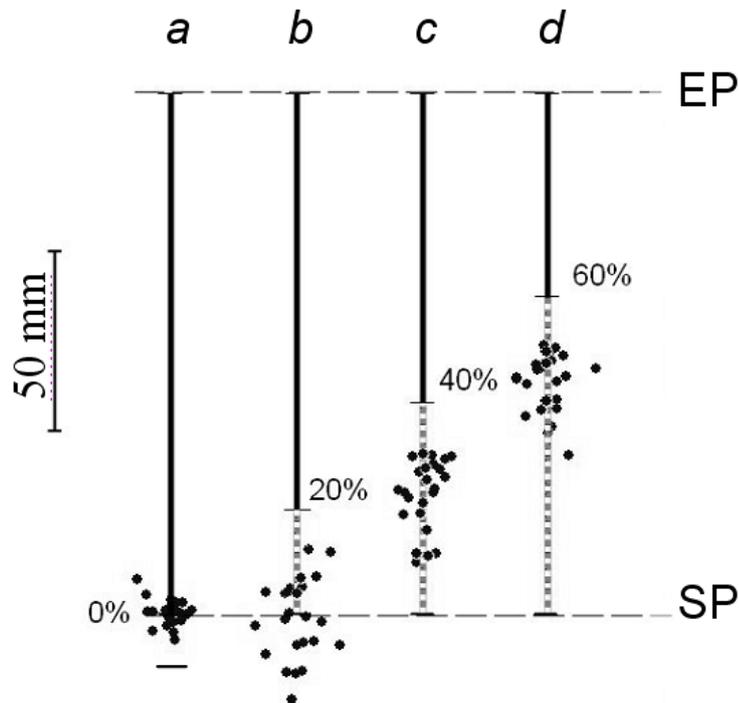


Figure 36 - Réponse d'un sujet typique. Le SP (Starting Point) coïncide avec le 0% de la trajectoire, dans toutes les conditions. Le mouvement (selon la condition : a, b, c, ou d) était visible à partir de l'AP (Appearing Point), coïncidant respectivement avec le 0%, 20%, 40% ou 60% de la trajectoire, jusqu'à l'EP (Ending Point).

Le test ANOVA du RT montre que le facteur « pourcentage » n'est pas statistiquement significatif ; pour RT devient significatif le facteur « répétitions » : ($F(24, 240) = 2.972$, $MS = 7.13$, $p < 0.0001$).

Le facteur « pourcentage » est significatif dans le test ANOVA du RD ($F(3,30) = 24.63$, $MS = 88634$, $p < 0.001$). Le post-hoc de Bonferroni montre une différence statistiquement significative entre la condition a et toutes les autres, et entre la condition b et la condition d.

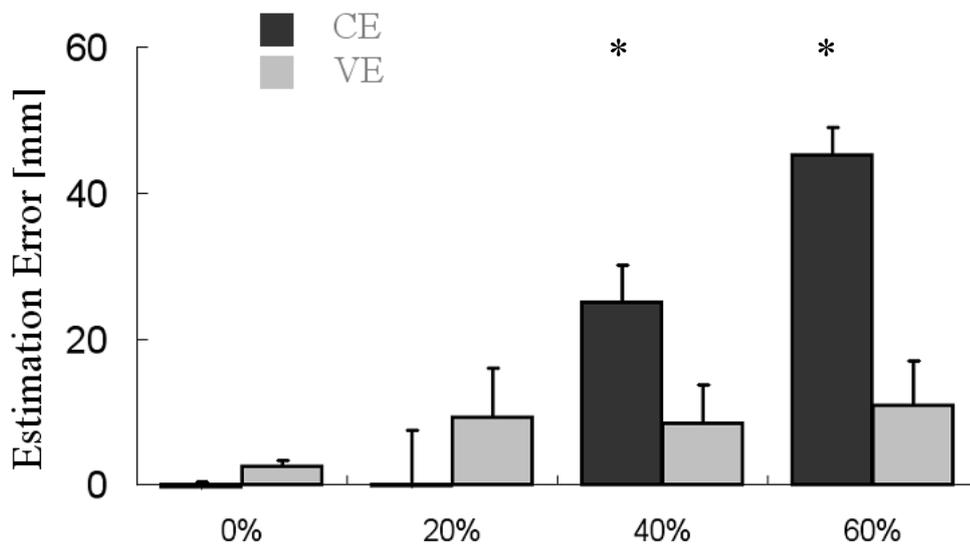


Figure 37 - Erreur Constant Moyenne (Mean Constant Error, CE) et Erreur Variable (Variable Error, VE), avec Ecart Type, pour les 11 sujets et les 25 répétitions de chaque condition. Toutes les valeurs sur l'axe Y sont en millimètres. L'étoile indique une condition statistiquement significative (voir le test post-hoc de Bonferroni, page 106).

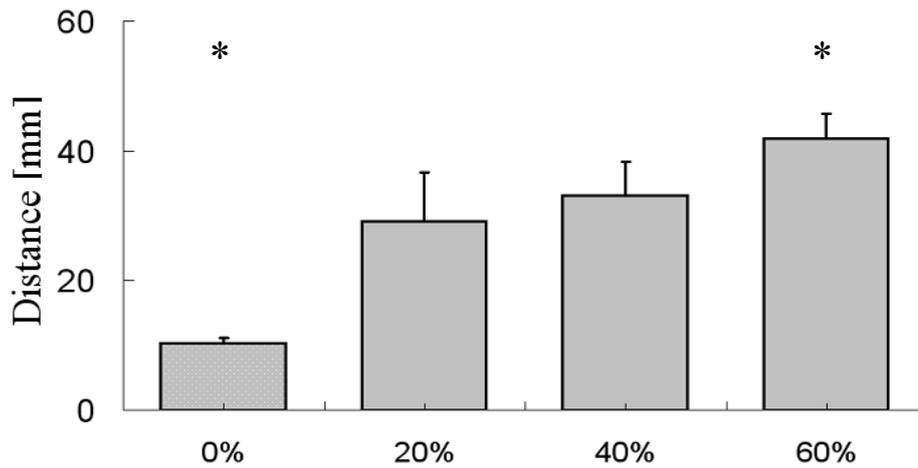


Figure 38 - Distance moyenne (Response Distance, RD) entre les réponses données par chaque participant à chaque essai et la position de la ligne grise horizontale (ligne qui représente la bordure supérieure de la surface qui cache la trajectoire). Les barres montrent l'Écart Type de RD dans chaque condition. L'étoile indique une condition statistiquement significative (voir le test post-hoc de Bonferroni à page 107).

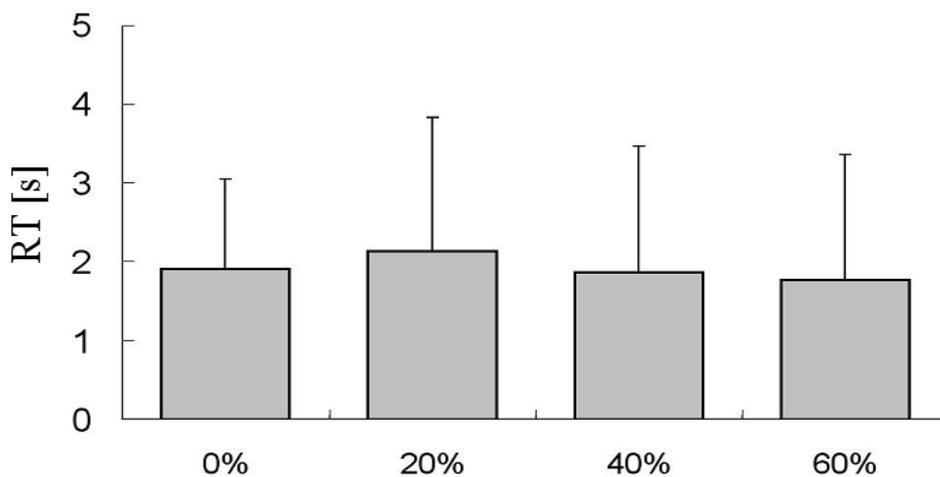


Figure 39 - Temps de réponse moyenne (Mean Reaction Time, RT) ; il est défini comme le délai entre l'apparition du curseur de la souris (correspondent au moment dans lequel la cible est à l'EP) et la réponse du participant, pour chaque répétition. Les barres montrent l'Écart Type de RT dans chaque condition.

3.2.3 Discussion

L'analyse du CE dans la localisation du SP montre une précision remarquable dans les conditions a et b (correspondant respectivement à la condition de contrôle, où toute la trajectoire est visible, et à la condition où les premiers 20% de la trajectoire étaient cachés) ; dans ces deux conditions l'erreur est très proche de zéro. Dans les conditions c et d (respectivement 40% et 60% initiale de la trajectoire cachée) une surestimation systématique de la position du SP est présente (le point de départ estimé est déplacé dans le sens du mouvement de la cible).

Concernant la variabilité des réponses, elle n'apparaît pas être en relation directe avec le pourcentage d'information visuelle disponible. Le VE reste constant sur les 3 conditions b, c et d ; de plus l'écart type de CE n'est pas grandissant, mais se réduit à l'augmentation du pourcentage caché. Ces résultats suggèrent l'adoption d'une stratégie commune dans la détermination du SP, qui est mise en place de la même façon dans les trois dernières conditions où le SP n'est pas visible. La constance des valeurs moyennes de RT aussi, paraît supporter cette hypothèse.

L'observation qualitative du comportement de certains sujets (tels que celui présenté en Figure 36) pourrait amener à une première interprétation des résultats, basée sur la présence de la ligne horizontale dans l'espace de travail : le point indiqué par les participants pourrait avoir été déterminé, simplement, à travers une anticipation d'une quantité constante par rapport à la ligne grise horizontale.

Pour comprendre si la ligne a réellement joué un effet dans la tâche, nous avons analysé le RD par rapport aux valeurs de CE dans les 3 conditions b, c et d. La distribution des valeurs de RD (Figure 38), et les résultats des analyses statistiques sur la même variable, montrent que la distance moyenne entre les réponses et la ligne n'est pas constante, et qu'elle grandit avec le pourcentage de trajectoire cachée. L'Écart Type de RD se réduit de la même façon que l'Écart Tupe de CE. Le post-hoc test de Bonferroni indique une différence significative entre les coordonnées des réponses des participants et la position de la ligne horizontale. L'ensemble de ces résultats nous permettent d'exclure que la ligne horizontale puisse avoir conditionné les réponses, ou que la

stratégie supposée, basée sur cette ligne, puisse avoir guidé les participants dans la localisation du SP.

Si les valeurs des variables RT et VE suggèrent l'application d'une stratégie commune, le test post-hoc de Bonferroni sur le CE montre une différence significative entre les conditions a & b et les conditions c & d ($p=0.00051$). L'évolution des valeurs et l'analyse statistique du CE suggèrent de regrouper les conditions expérimentales, en adoptant comme critère l'efficacité dans l'exécution de la tâche. Cela conduit à distinguer deux groupes : le « groupe 1 » qui comprend les conditions a & b, dans lesquelles les participants parviennent à bien localiser le SP, et en conséquence la valeur moyenne du CE est quasiment nulle ; le « groupe 2 » qui regroupe les conditions c & d, dans lesquelles une délocalisation systématique vers l'avant se manifeste dans les réponses des participants et, en conséquence, le CE est significativement supérieur à 0.

La Figure 40.A montre la position du PVP, point de transition entre la phase d'accélération et celle de décélération de la cible. Pour que le système perceptif soit capable d'identifier le PVP, il doit lui être possible d'apprécier une première phase d'accélération, suivie d'une décélération.

Considérons maintenant la nouvelle trajectoire construite entre le point de départ estimé et l'EP. Dans le groupe 1 la nouvelle trajectoire correspond à la réelle trajectoire du stimulus (Figure 40.A). Dans le groupe 2 la trajectoire estimée est plus courte que celle réelle, et l'analyse des réponses des participants nous révèle que l'AP coïncide à peu près avec le 45% de cette nouvelle trajectoire (voir Figure 40.B). L'ensemble des résultats nous permet de formuler l'hypothèse que, lorsque le PVP est perceptible par le système visuel (condition a et b), le SNC reste capable de reconstruire correctement le SP de la cinématique biologique. Si l'information concernant la localisation du PVP n'est pas disponible, le système utilise une stratégie de reconstruction basée sur l'EP et le point d'apparition de la cible, pour localiser le SP sur la base du modèle moteur interne.

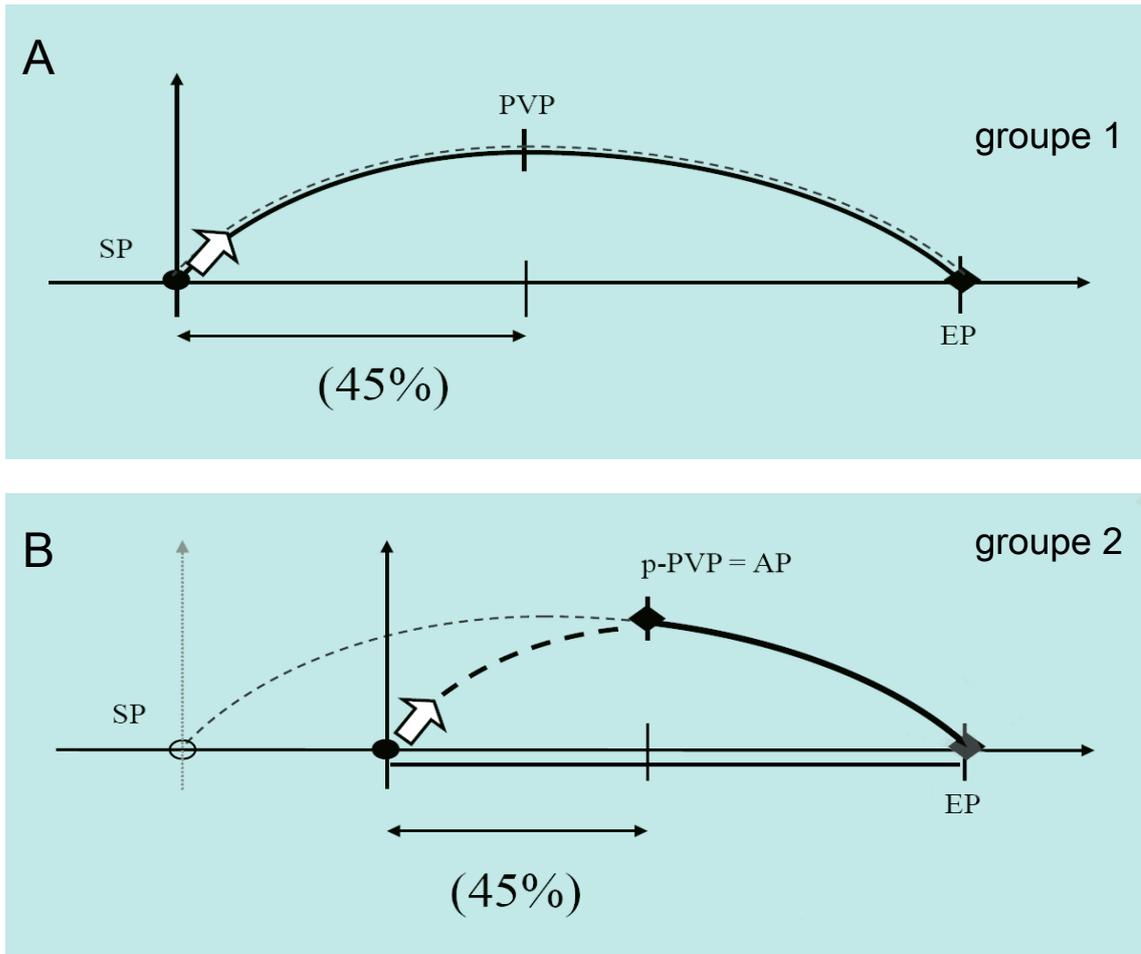


Figure 40 - Reconstruction cinématique de la trajectoire.

Le stimulus affiché suit une loi de mouvement biologique, caractérisée par le positionnement du PVP (point du pic de vitesse) à 45% de la trajectoire ; dans les 4 conditions, la trajectoire est visible intégralement (condition a), ou cachée dans la partie initiale pour le 20%, 40%, ou 60% (respectivement conditions b, c, et d) (A) Dans les conditions a et b, les participantes localisent correctement le positionnement du SP. (B) Dans les conditions c et d les résultats montrent la présence d'une erreur considérable dans la localisation du SP ; l'analyse du profile de vitesse montre que le PVP n'était pas perceptible dans les deux conditions (voir détails dans le texte, à Pag. 103) ; si on considère la trajectoire reconstruite par les participants (entre le point de départ estimé et l'EP), on peut découvrir que le point d'apparition (AP) coïncide avec le 45% de cette nouvelle trajectoire. Cette condition supporte l'hypothèse que les participants utilisent le modèle biologique pour reconstruire la cinématique, et que l'AP pourrait avoir été « perçu » comme le nouveau Pic de Vitesse (p-PVP).

Dans les quatre conditions expérimentales -que le PVP soit perçu ou non- nous vérifions que : (1) le modèle interne biologique joue un rôle fondamental, permettant la reconstruction de la trajectoire manquante dans sa partie initiale (avec une précision qui pour le groupe 1 apparaît remarquable) ; (2) le modèle biologique interne nécessite un « ancrage » pour s'accorder aux informations visuelles, et (3) il paraît que les points singuliers de la trajectoire puissent jouer ce rôle (i.e. le AP, le PVP, et l'EP) ; enfin (4) le PVP semble être la « clé de voûte » dans ce mécanisme de reconstruction cinématique, déterminant le facteur d'échelle pour l'interprétation du profil de vitesse.

Dans les deux premières expérimentations nous avons investigué les mécanismes qui supportent l'inférence du mouvement, et notamment la reconstruction de la partie initiale d'une trajectoire partiellement visible. Nous avons vérifié que pour accomplir cette tâche le SNC adopte une stratégie basée sur rappel des modèles internes (première expérimentation), et que ce mécanisme nécessite un ancrage sur des points caractéristiques et spécialement sur le PVP, qui en détermine la perte d'efficacité lorsque non-disponible (deuxième expérimentation).

Ces processus d'élaboration (comme tout processus exécuté par le SNC) nécessitent du temps pour produire un résultat. Cependant un délai non rattrapé entre la perception et l'interaction avec l'environnement pourrait entraîner une perte d'efficacité de l'action même.

Les résultats de travaux de recherche dans les domaines de la physiologie et de la psychophysique nous indiquent que le système visuel disposerait d'un processus d'extrapolation du mouvement afin de combler les délais temporels d'élaboration neurale. Ce processus permettrait de projeter la représentation du mouvement en avant dans le temps, d'une quantité équivalente au délai d'élaboration. Un tel processus d'inférence (avec des similitudes fonctionnelles proches de ce que nous avons retrouvé dans nos premières expériences) pourrait permettre de « prévoir le présent », garantissant ainsi la compensation des retards. La prochaine recherche présente un

modèle computationnel, visant à tester l'implication entre ce processus d'extrapolation et les erreurs systématiques relevées dans la perception du SP et de l'EP.

Ce travail a fait l'objet des communications suivantes :

Actis-Grosso R, **Carlini A**, Stucchi N, Pozzo T. (2011)

"Extrapolating the past"

Perception n° 40 - European Conference on Visual Perception

Abstract Supplement, p.129

3.3 La récupération des délais dans le tracking visuel.

« [...] the visual system overcomes at least some of the transmission latency through extrapolation » R.Nijhwan, 1994

L'activité d'élaboration et de transmission des stimuli par les structures neurales exige un temps fini, et introduit un délai significatif dans la chaîne d'élaboration de l'information. Schmolesky et collègues (1998) ont montré « l'avancé de la vague de l'information visuelle », et la progression temporelle qui en caractérise l'arrivée aux différentes régions du système visuel.

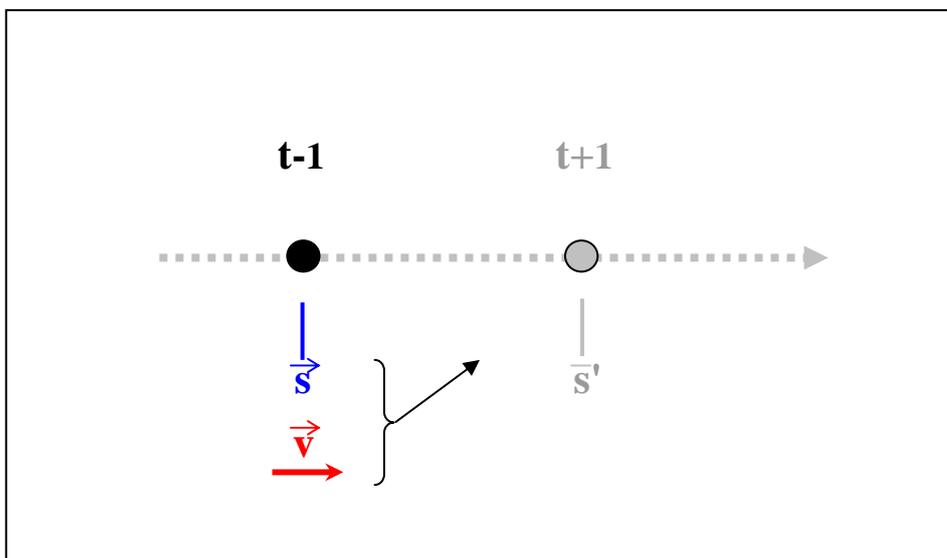


Figure 41 - Extrapolation et projection vers le futur du mouvement. Le modèle s'appuie sur deux paramètres qui permettent le tracking visuel : la position et la vitesse de la cible. La position de la cible est projetée « en avant » d'une quantité de temps équivalente aux délais d'élaboration et de transmission de l'information visuelle. s = vecteur position ; v = vecteur vitesse.

La présence – et surtout le rattrapage – de ce délai est très important dans toutes interactions synchronisées avec l'environnement. Un délai temporel dans la perception d'un objet en mouvement peut engendrer une erreur spatiale dans sa localisation. Si plusieurs auteurs ont pressenti ou prouvé la présence d'un mécanisme de rattrapage, son fonctionnement reste obscur.

Nijhawan (1994) affirme que le système visuel doit disposer d'un processus d'extrapolation du mouvement, afin de rattraper les délais temporels d'élaboration neurale, et propose que le FLE en soit une manifestation. L'auteur, dans un travail successif (Nijhawan, 2008), propose une revue analytique de la physiologie du système visuel et met en évidence les temps d'élaboration de chaque structure composant la chaîne d'élaboration visuelle, afin d'analyser la relation entre les retards temporels et les erreurs dans la localisation visuelle.

Actis-Grosso et Stucchi (2003) proposent qu'un mécanisme d'extrapolation soit présent dans les premiers stades d'élaboration du système visuel, et que ce mécanisme soit chargé d'une première correction du décalage spatio-temporel en extrapolant la position des objets en mouvement. Successivement un mécanisme de plus haut niveau pourrait intervenir pour optimiser l'intervention corrective.

Nous avons vu que des erreurs faibles mais systématiques sont présentes dans la localisation du SP et de l'EP (voir les deux travaux précédentes, et le Paragraphe 1.2 à pag.19). Suivant l'hypothèse avancée par Actis-Grosso et Stucchi (2003) nous présentons dans la suite de ce travail un modèle computationnel capable de reproduire le processus d'extrapolation du mouvement, et d'expliquer la présence des erreurs de localisation au début et à la fin de la trajectoire : le Frölich Effect, le Backward Displacement, et le Representational Momentum.

LOCALIZING OBJECTS AND TIME: A COMPUTATIONAL MODEL BASED ON A PREDICTIVE MECHANISM

Alessandro Carlini^{1,2}, Rossana Actis-Grosso², Thierry Pozzo^{1,3}

¹ *INSERM-U1093 Motricité-Plasticité, Université de Bourgogne, Dijon, France*

² *Department of Psychology, University of Milano-Bicocca, Milano, Italy*

³ *Istituto Italiano di Tecnologia, I.I.T., Genova, Italy*

E-mail to: alessandro.carlini@u-bourgogne.fr

Abstract

A computational model is presented, which can account for spatial mislocalizations. In fact, there are small but consistent errors in position judgement for a moving object at both its starting point (both in- and opposite to- the direction of motion) and vanishing point (in the direction of motion). Our model is based on motion extrapolation, that we consider as a process, wherein each step of information processing contributes in minimizing the spatial error due to the neural delay. The model presented here mimics the first step of the extrapolation process, where an early mechanism is supposed to work at a very first level of the information processing, (i.e. at retinal and sub-cortical level). Our model can reproduce all the SP and VP mislocalizations, as a consequence of its described strategy, as well as their dependence on velocity.

Introduction

A wide body of research has focused the interest on the perceived position of a moving stimulus: there are small but consistent errors (spatial mislocations), when a position judgement is required for a moving object at both its starting point (SP) and vanishing point (VP) or with respect to a flash aligned with a moving object (Flash-Lag effect, FLE, for which a flashed object in the same location of a moving stimulus is perceived as lagging behind the moving stimulus, e.g. Nijhawan, 1994; Müsseler & Aschersleben, 1998; Tornton, 2002; Kerzel & Gegenfurtner, 2003; Actis-Grosso & Stucchi, 2003; Baldo, Caticha, 2005).

For VP, a position shifted forward is usually indicated (Representational Momentum, RepMo), whereas for SP two conflicting spatial mislocations are reported (i.e., one in the direction of motion and the other in the direction opposite to motion, Fröhlich effect – FE - and backward mislocation – BM – respectively). The magnitude of all these errors is depending on velocity.

Several accounts for these mislocations have been proposed (Actis-Grosso, Stucchi, 2003; Kerzel, Gegenfurtner, 2003; Müsseler, Aschersleben, 1998; Nijhawan, 1994). Among them, Nijhawan (1994) proposed an account for the FLE, hypothesising the existence of a mechanism in the visual system that extrapolates the trajectory of moving objects and compensates for the delays due to neural transmission, from the time the visual input reaches the retina until it is processed by the CNS and thus perceived. In other words, according with Nijhawan (1994), the visual cortex uses the delayed visual data from the eye to extrapolate the trajectory of a moving object, so that it is perceived at its actual location. A similar account has been proposed to be responsible for mislocations observed at SP and VP (Actis-Grosso and Stucchi, 2003).

Recently several neural and computational models have been put forward for the localization of moving objects, mainly based on feedforward and feedback connections (e.g Erlhagen 2003, Baldo and Caticha 2005, Eagleman and Sejnowsky 2007). However, all these models are capable to explain only the “forwards” errors (i.e. the errors in the direction of motion), since they give outcomes which mimics only the displacement of FLE, RepMo and FE, as reported in literature (e.g. Hubbard & Bharucha, 1988; Müsseler & Aschersleben, 1998). At present, no model has been presented, which can account for “backwards” errors (i.e. errors in the direction opposite to motion), such as the BM observed at motion SP.

Here we present a computational model which can account for both forwards and backwards localization errors. In our view the compensation of the neural delay (i.e. the extrapolation) should be viewed as a process, wherein each step of information processing contributes in minimizing the spatial error due to the neural delay. The extrapolation process should thus be regarded as a hierarchy of systems – or mechanisms – whose aim is not only to “put on-line” the sensory data (i.e. to compensate for the neural delay), but also to predict the most likely “future” position of the moving object. Cavanagh (1997) dubbed motion extrapolation “predicting the

present”: in our view motion extrapolation process is also aimed at “predicting the immediate future”. Berry, Brivanlou, Jordan, and Meister (1999) reported anticipatory responses to motion in the retinal ganglion cells of the rabbit and the salamander. When retinal ganglion cell responses to moving and flashed stimuli were measured, it was observed that cell responses to moving stimuli were spatially shifted in the direction of motion, analogous to the forward shift of moving stimuli in relation to flashed stimuli shown in psychophysical experiments in humans (Nijhawan, 1994). However, a possible retinal mechanism would appear to be inadequate to explain spatial mislocations such as the flash-lag (Nieman et al, 2006), which has been demonstrated under diverse stimuli conditions and manipulations, and also in other perceptual domains, such as acoustical (Alais & Burr, 2006) and “motor” (i.e. in the dark, Nijhawan & Kirschfeld, 2003).

In our model, a retinal mechanism would not account for spatial mislocations, but is responsible to start the extrapolation process, broadly compensating for the neural delay on the basis of motion velocity and kinematics. In this way sensory data are already “corrected” when they arrive at the cortical areas, where the prediction (i.e. both of the present and of the “future”) error could be minimized. In this perspective a retinal mechanism is just the first step of the extrapolation process.

In this paper we present the computational model of a supposed retinal – and possibly sub-cortical – mechanism that accounts for spatial mislocations as observed at SP and partially accounts for RepMo and FLE; we hypothesise that the extrapolation process would be complete at a cortical level, where other steps of the process contribute in a substantial way to minimize the error, thus fully explaining FLE and RepMo, which occur in a later stage of motion extrapolation.

The model

The model we present mimics the functioning of a supposed mechanism, which starts the visual extrapolation process. This mechanism is supposed to work at a very first level of the information processing, i.e. at retinal and sub-cortical level. At this stage, the aim of the mechanism is to detect the presence of a moving stimulus and to broadly

forecast its present/future position. A further step is also implemented, in which the precision of the forecasted position is verified. We hypothesize that these two steps could be performed at the retinal level and at a sub-cortical level, possibly in the SC (Superior Colliculus).

The model has been developed on Matlab R2008a, using the Image Processing Toolbox ver. 6.1, and implemented on an Intel dual-core PC P9400 computer, 2.4 GHz CPU and 4 GB RAM. The model works on an “animation” constituted by a 100Hz snapshot sequence of 989x796 pixel images. Each animation presents a white dot stimulus on dark background, moving with different laws of motion and along different trajectories. At present we limit our model to foveal vision (and for this reason both visual attention and eye-movements are not included) and to high luminance contrast (i.e. a white dot on a black background, corresponding to a lightness contrast, calculated according to the Weber function, of approximately 7,66).

For the detection of a moving stimulus, the mechanism uses a strategy based on a saliency-map approach (Itti, Koch, Niebur, 1998). This implies that when a supra-threshold luminance level is detected at a certain position in the visual field, the mechanism virtually starts its “prediction process”. What the mechanism does is to detect the presence of a stimulus in a certain position with a certain velocity. According to both Uchiyama, Goto, Matsunobu (2001) and Pearlman, Hughes (1976) it is likely that the human eye concurrently codifies both position and velocity of a target already at a retinal level, in which ON-OFF cells encode more specific stimuli than simply general movement: ON-OFF sequence of light intensity change are encoded with a spike pair with an interval of approximately 20 ms, “indicating that temporal coding is utilized in the vertebrate visual system as early as the retina” (Uchiyama, et al., p. 611). The ad hoc strategy we implemented to reproduce the physiological encoding of velocity in the model is to compute the velocity of the target by comparing the positions occupied in two successive frames (i.e separated by an interval of 10 ms) of a given animation. In this way the mechanism has information on both the position and the velocity of the target. According to Berry, Brivanlou, Jordan and Meister (1999), “rather than lagging behind the visual image, the population activity (of retinal ganglion cells) travels near the leading edge of the moving bar” (p. 334).

In our model this anticipation is made by means of a code reproducing the supposed subcortical process, based on position and velocity information coming from the retina. The resulting value (an “internal variable” of the system) represents the “knowledge of the actual/future position” of the moving target. The value of this variable is crucial for our model: we obtained it by reviewing several papers reporting spatial dislocations on both SP and VP (e.g. Kerzel & Gegenfurtner, 2003; Thornton, 2002; Hubbard & Bharucha, 1988; etc).

Target velocity is one of the main differences between the studies that found a BM or FE at SP: BM is typically observed with lower velocities. Given that at this stage of the process velocity and size are the only information available, it is likely that the computation of the internal variable, which triggers the extrapolation, is based on velocity. We look for a rule describing the relation between the perceptual displacement at the starting point and the target velocity.

This relation is depicted by Equation 1 and draw on the xy plane (Figure 42) the same behaviour described for the SP: depending on target velocity (x-axis), positive y-values for the function denote a backward dislocation, and negative values a forward dislocation (Fröhlich effect). As evident in the chart of Figure 42, the relation between error and velocity described by Equation 1 is similar to that found in Berry, Brivanlou, Jordan and Meister (1999, figure 5b, p. 337), but here velocity has opposite sign.

To start the extrapolation process, the mechanism applies to the first moving object position a transmission time delay of ~ 40 ms, under open-loop condition; a second time delay (~ 40 ms) is necessary for the mechanism to have a feedback on its “prediction”. We choose this value (i.e. 40 ms) on the basis of the value of the human’s eye capture rate, as reported in the literature Schlag and Schlag, 2002; Meister and Berry (1999); Spering and Gegenfurtner (2008), Krauzlis and Lisberger (1994). However, there is no a general agreement on this value, due to its possible relation with, for example, the environmental interaction (Demb, 2002) or ambient luminance, (Schlag and Schlag, 2002); furthermore the complexity of the retinal signal processing makes difficult to precisely calculate this value.

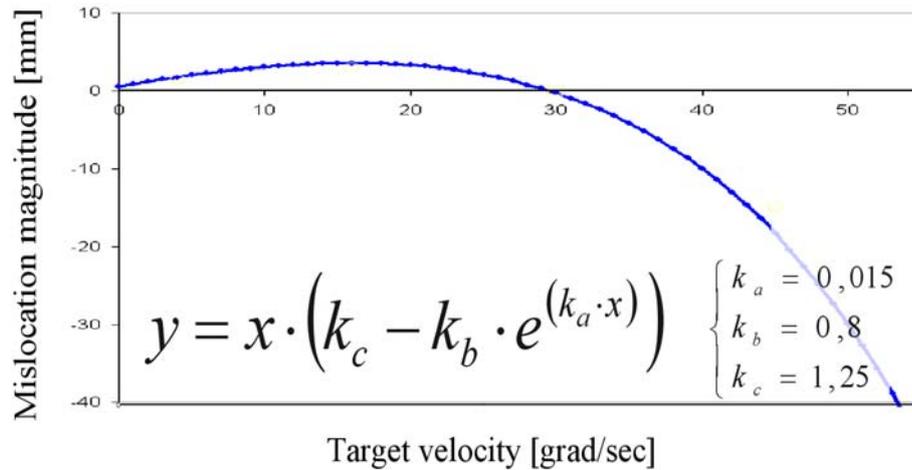


Figure 42 – Relation between target velocity and its perceived position at the Starting Point, and coefficient value for the best fitting. Positive y-values are anticipatory mislocation at SP; x-axis intercept at 30 grad/s.

After 40 ms the model gather a new frame-image and, if the target is still detected at a supra-threshold luminance value and in a different position, the new information on position and velocity are compared with the previous ones and the internal variable is generated. From this moment on the sensory information is corrected on the basis of this internal variable. After further 40 ms the “corrected” position is compared with the new information: only at this stage the mechanism has a feedback on its forecast, thus is at this stage that the mechanism could correct a possible position error by modifying the internal variable. Thus, the generation of the internal variable (and the consequent verification procedure) is possible only when two successive positions have been detected.

This implies that the first perceived position is affected by the misperception and not corrected. The resulting mislocalization is variable in magnitude and direction (BM or FE) in relation to the target velocity, in accord to the Equation 1.

Things are different for VP: the mechanism has a feedback regarding the end of motion only after 40 ms, which always entails a mislocalization forward.

This “prediction – verification – correction – prediction” process constitutes a –fast–functional loop effectively supporting the tracking task.

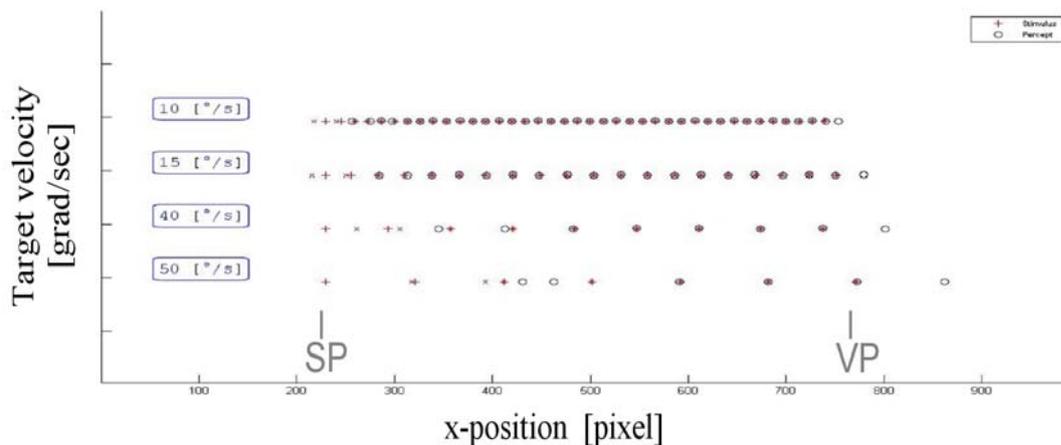


Figure 43 - Typical outcome of the model, reproducing the internal reference to the target position (blu circle). The trace of the stimulus (red cross) allows us to appreciate when a dislocation is perceived. Tracking from the left (SP) to the right (VP); traces recorded each 40 ms. X-axis present the displacement in mm; the four lines present the results for the four different stimulus velocities (10, 15, 40 and 50 grad/sec).

Results

In our model the internal value of the target position is updated in consequence of every forecast verification (i.e. every 40 ms).

Figure 43 shows the time-history of this variable, for four target velocity condition.

The gap between the internal reference (blu circle) and the actual position (red cross) of the stimulus allow appreciating the presence of a mislocalization both at the SP and the VP.

According to the experimental evidences on the human's visual system, in our model the outcome is depending on stimulus velocity: target moving slower than 30 grad/sec produce backward mislocalization, faster than 30 grad/sec produce forward mislocalization and the magnitude of the mislocalization is directly related with velocity.

The magnitude of the outcome mislocalizations at both SP and VP has been compared with that of several psychophysical studies: for SP this value fits the range-distribution

of “human” values, whereas for VP generates mislocalization equal or a little greater than the experimental ones.

Future developments

At present the model can reproduce SP and VP mislocalization as a consequence of its forecasting strategy. Next challenges are the extension of the “tracking” capacity to the partially occluded trajectories, to reproduce the “inference” task in humans and the consequent different strategies for biological or not-biological law of motions.

Furthermore, the extension of the model to multiple targets will permit to mimic also the third mislocalization: the Flash Lag Effect.

Acknowledgements

This research was supported by the French ANR, projet Tecsan, Simaction.

References

- Actis-Grosso, R., Stucchi, N. (2003). Shifting the start: Backward mislocation of the initial position of a motion. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29, 675–691
- Alais, D., Burr, D. (2006). The “Flash-Lag” Effect Occurs in Audition and Cross-Modally *Current Biology*, Vol. 13, 59–63
- Baldo, M., Caticha, N. (2005). Computational neurobiology of the flash-lag effect. *Vision Research* 45, 2620–2630
- Berry, M.J., Brivanlou, I.H., Jordan, T.A., Meister, M. (1999). Anticipation of moving stimuli by the retina. *Nature*, 398, 334–338
- Berry, M.J., Meister, M. (1998). Refractoriness and neural precision. *J. Neurosci.* 18, 2200–2211.
- Berry, M.J., Warland, D.K., and Meister, M. (1997). The structure and precision of retinal spike trains. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94, 5411–5416.
- Cavanagh, P. (1997). Predicting the present. *Nature (News and Views)*, 386, 19–21

- Demb, J.B. (2002). Multiple Mechanisms for Contrast Adaptation in the Retina. *Neuron*, Vol. 36, 781–786
- Eagleman, D.M., Sejnowski, T.J. (2007). Motion signals bias localization judgments: A unified explanation for the flash-lag, flash-drag, flash-jump, and Fröhlich illusions. *Journal of Vision*, 7(4):3, 1–12.
- Erlhagen, W. (2003). Internal models for visual perception. *Biol. Cybern.* 88, 409–417
- Hubbard, T. L., Bharucha, J. J. (1988). Judged displacement in apparent vertical and horizontal motion. *Perception & Psychophysics*, 44, 211–221
- Hubbard, T.L., Müsseler, L., Aschersleben, G. (1998). Judged displacement in apparent vertical and horizontal motion. *Perception & Psychophysics*, 44 (3), 211-221
- Itti, L., Koch, C., Niebur, E. (1998). A Model of Saliency-Based Visual Attention for Rapid Scene Analysis. *IEEE Transactions on pattern analysis and Machine intelligence* Vol. 20, No. 11, 1254-1259
- Kerzel, D. (2000). Eye movements and visible persistence explain the mislocalization of the final position of a moving target. *Vision Research*, 40, 3703–3715
- Kerzel, D., Gegenfurtner, R. (2003). Spatial distortions and processing latencies in the onset repulsion and Fröhlich effects. *Current Biology*, 13, 1975–1978
- Krauzlis, R.J., Lisberger, S.G. (1994). Temporal properties of visual motion signals for the initiation of smooth pursuit eye movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 72, No. 1, 150-162.
- Müsseler, J., Aschersleben, G. (1998). Localizing the first position of a moving stimulus: The Fröhlich effect and an attention-shifting explanation. *Perception & Psychophysics*, 60, 683–695.
- Müsseler, J., Kerzel, D. (2004). The trial context determines adjusted localization of stimuli: reconciling the Fröhlich and onset repulsion effects. *Vision Research*, 44, 2201–2206
- Nieman, D., Nijhawan, R., Khurana, B., Shimojo, S. (2006). Cyclopean Flash-lag illusion. *Vision Research* 46 , 3909–3914
- Nijhawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching. *Nature*, vol 370, 1994.
- Nijhawan, R., Kirschfeld, K. (2003). Analogous Mechanisms Compensate for Neural Delays in the Sensory and the Motor Pathways: Evidence from motor Flash-Lag. *Current Biology*, Vol. 13, 749–753
- Pearlman, A.L., Hughes, C.P. (1976). Functional role of efferents to the avian retina. Analysis of ganglion cell receptive fields. *J. Comp. Neurol.* 166, 111-112
- Runeson, S. (1974). Constant velocity - not perceived as such. *Psychological Research*, 37, 3–23
- Spring, M., Gegenfurtner, K.R. (2008). Contextual effects on motion perception and smooth pursuit eye movements. *Brain Research* 1225, 76-85
- Schlag, J., Schlag-Rey, M. (2002). Through the eye, slowly: delays and localization errors in the visual system. *Nature Reviews*, vol 3, 191-200

Thornton, I. (2002). The onset repulsion effect. *Spatial Vision*, Vol. 15, No. 2, 219–243

Uchiyama, H., Goto, K., Matsunobu, H. (2001). ON-OFF retinal ganglion cells temporally encode OFF/ON sequence. *Neural Networks* 14, 611-615

Discussion Générale

(Chapitre 4)

Discussion Générale

Les études ici présentées avaient comme objectif d'améliorer notre compréhension de la contribution respective des informations endogènes et visuelles lors de la résolution d'une tâche d'inférence du mouvement. En particulier, nous avons cherché à mieux comprendre le rôle joué par le modèle moteur dans l'inférence du mouvement biologique, et à définir les limites d'efficacité de ce mécanisme par rapport à l'information visuelle disponible. Enfin nous avons proposé une explication de la présence d'erreurs systématiques dans la localisation du point initial et final d'une cible en mouvement, liée à la stratégie de rattrapage des délais présents dans la chaîne d'élaboration du système visuel.

4.1 Inférence du point de départ et modèles internes

Forward to the past : l'avantage de la cinématique biologique dans l'inférence du mouvement

Il existe une dichotomie entre la perception des mouvements biologiques et celle des mouvements non biologiques ; le Système Nerveux, par exemple, présente des capacités de localisation, suivi et prévision sensiblement meilleures si l'objet perçu se déplace selon la loi cinématique biologique (e.g. De'Sperati et Viviani, 1997 ; Kandel et al. 2000a, 2000b ; Chaminade et al., 2001). Plusieurs études ont été menées dans le but d'identifier les éléments qui rendent caractéristique le mouvement « Bio », à commencer par la perception « *whole body* » (informations transmises par le

mouvement de l'ensemble du corps ; e.g. Johansson, 1976 ; Troje, 2002 ; Tia, 2011), jusqu'à la possibilité de prévoir le déroulement d'un simple mouvement sur la base d'une quantité extrêmement réduite d'informations (e.g. Viviani et al., 1982, 1995; Pozzo et al., 2006).

Dans ce cadre, nos données psychophysiques confirment que l'observation d'un mouvement intransitif appauvri à l'extrême (affichage d'un seul point lumineux, en mouvement avec un profil de vitesse imposé) est suffisante pour que le sujet fasse implicitement appel à une routine motrice, permettant probablement d'amorcer un processus de simulation mentale, et participant à l'établissement d'un processus de reconstruction cinématique.

Dans le premier test de la première expérimentation « Forward to the past », consistant dans l'inférence du point du départ (*Starting Point*, SP), la valeur moyenne de l'erreur (CE) est positive, ce qui correspond à un déplacement des réponses dans le sens du mouvement. Au contraire dans le test de contrôle (trajectoire entièrement visible), le CE moyen est négatif, correspondant à un déplacement moyen des réponses dans le sens opposé à celui du mouvement. L'erreur de localisation du SP résultant du test contrôle correspond au *Backward Displacement*, retrouvé aussi par Actis-Grosso et Stucchi (2003), Thornton (2002) et Bastianelli et al (2008). Nos résultats (déplacement vers l'arrière en correspondance de la vitesse nulle au SP) supportent l'interprétation du mécanisme qui génère le Backward Displacement, proposé par Actis-Grosso et Stucchi (2003): la vitesse de la cible au SP serait le facteur déterminant la direction de l'erreur de localisation ; le Backward Displacement serait présent lorsque la vitesse est plus faible, alors que pour des vitesses plus élevées l'erreur serait dans la même direction du mouvement (voir Figure 42 du Chapitre 3). La dernière partie des travaux qui composent cette thèse propose et vérifie une explication possible de la présence de ces erreurs systématiques, résultant du mécanisme de récupération des délais temporels. Sur la base de cette interprétation, le BD ici retrouvé dans la localisation du SP contribue à valider la relation existant entre la vitesse de déplacement de la cible et l'erreur de localisation, qui supporte le modèle présenté dans le Paragraphe 3.3. Enfin ce résultat soutient l'hypothèse de l'existence d'une « dynamique de démarrage » du processus de tracking qui, dans une condition initiale d'information partielle, pourrait

déclencher une activité stéréotypée de façon tout à fait similaire à celle présente dans la poursuite oculaire (e.g. Krauzlis et Lisberger, 1994) et finalisée à la récupération des retards computationnels (voir Paragraphe 3.3, pag.100).

Concernant les capacités du SNC à inférer le passé d'un mouvement observé, les résultats montrent une dispersion intra-sujet réduite et constante des réponses, ce qui suggère l'adoption d'une stratégie récurrente et stable dans l'accomplissement de la tâche.

La comparaison des résultats entre les deux tests montre que si le SP est visible l'erreur de localisation est réduite (CE <5% de la trajectoire) et aucune différence significative ne permet de distinguer la condition biologique (BIO) de celle non biologique (N-BIO). Au contraire, lorsque l'information visuelle disponible ne comprend pas la partie initiale de la trajectoire, l'erreur devient plus élevée et la différence entre les deux lois du mouvement devient significative. Ces résultats, en relation avec les différentes conditions expérimentales (Chapitre 3, pp. 74, « *General Discussion* »), nous permettent de proposer qu'une stratégie purement visuelle soit adoptée pour localiser le point de départ lorsque la trajectoire est présentée en entier. Au contraire de la localisation visuelle, l'inférence du SP est un processus plus complexe, qui doit produire des résultats sur la base d'un *pattern* d'informations visuelles incomplet ; les résultats de l'expérimentation supportent l'hypothèse initiale selon laquelle, pour garantir une meilleure efficacité – non seulement dans l'action, mais aussi dans la perception – le SNC peut avoir recours à une base de connaissances préexistantes (les modèles internes) pour compléter les informations manquantes. De plus, en synergie avec les conclusions de Pozzo et al. (2006) et Saunier et al. (2008), nous pouvons affirmer que cette capacité de compléter le *pattern* d'information apparaît possible et efficace aussi bien dans le sens de l'échelle temporelle (inférence de l'EP) que dans le sens opposé (inférence du SP).

Des travaux concernant l'intégration fonctionnelle entre le système sensoriel et le système moteur (e.g. Wolpert, 1995, 1998) ainsi que les résultats des recherches basées sur des tests avec imagerie cérébrale (e.g. Saunier, 2008), suggèrent une relation encore plus profonde entre action et perception, avec le recours à des compétences motrices

dans le processus d'inférence. Pour mieux éclaircir le rôle du cortex moteur dans l'inférence du SP, une étape successive sera de mesurer l'activité corticale pendant l'exécution de la tâche pour vérifier l'existence d'une relation fonctionnelle entre la reconstruction vers le passé et le modèle moteur.

Pour élargir les perspectives de cette étude, il paraît intéressant d'étendre la recherche aux mouvements qui, bien que non biologiques, pourraient impliquer l'existence d'un modèle interne – inné ou résultant de l'expérience. Une telle enquête pourrait apporter davantage d'informations concernant cette « base de connaissances » qui compose les modèles internes. De plus, cela pourrait permettre de vérifier si les performances dans la reconstruction cinématique sont améliorées par le support de tout type de connaissance interne, ou seulement dans le cas particulier du mouvement biologique, ce qui ferait de cette loi de mouvement une particularité encore plus remarquable.

L'ancrage du modèle interne biologique dans la reconstruction de la cinématique passé.

Les résultats du précédent travail montrent que les modèles internes supportent le processus d'inférence du point de départ. Le test prévoyait l'affichage d'une cible en mouvement dont la trajectoire était cachée d'une quantité fixe (seulement les derniers 60% de la trajectoire étaient affichés) ; dans cette condition les participants montrent une capacité acceptable dans la localisation du SP, mais on constate la présence d'un déplacement systématique des réponses dans la direction du mouvement, qui n'est pas présent lorsque toute la trajectoire est affichée.

Le but de cette deuxième expérimentation est d'évaluer si la modulation de la quantité d'information visuelle entraîne des conséquences dans la performance d'inférence de l'SP. Un mouvement biologique est affiché à l'écran, et quatre conditions sont prévues : trois différents pourcentages de couverture de la partie initiale de la trajectoire

(20%, 40% et 60%), ainsi que la présentation de la trajectoire en entier (condition « 0% ») dans un test de contrôle.

Les résultats montrent une précision remarquable dans les conditions 0% et 20% (CE proche à zéro), lorsque les conditions 40% et 60% donnent lieu à une erreur significative. Autant le temps (*mean response time*, RT) que l'erreur variable (VE) des réponses des participants restent constants dans les quatre conditions, ce qui suggère l'adoption par le SNC d'une stratégie systématique supportant le processus d'inférence.

L'analyse des réponses par rapport aux conditions expérimentales met en évidence que le point d'apparition (AP) de la cible se situe environ au 45% de la nouvelle trajectoire, qui est définie entre le point de départ estimé et l'EP. Selon l'hypothèse que le SNC interprète l'AP comme possible point de vitesse maximale, deux importants facteurs se révèlent en conséquence :

(1) le modèle biologique est mis en place pour accomplir la tâche d'inférence dans toutes les quatre conditions expérimentales, même lorsque seulement la toute-dernière partie de décélération est présentée ;

(2) le point correspondant à la vitesse maximale du profil de vitesse biologique joue un rôle fondamental, permettant la « mise à l'échelle » du modèle interne par rapport au stimulus visuel.

Ces résultats confirment la présence d'un lien important entre la perception visuelle et la cinématique du mouvement, et montrent qu'une opportune modulation de l'information peut supporter la reconstruction correcte de la cinématique, ou en induire une mauvaise interprétation. Cette première investigation a permis de proposer un modèle interprétatif ; cependant il paraît envisageable de poursuivre la recherche avec une nouvelle expérimentation prévoyant une plus ample gamme de pourcentages de trajectoire cachée, pour valider le modèle. En outre, il devient nécessaire de mieux éclaircir la condition « 40% » pour mieux identifier les limites perceptives, notamment pour ce qui concerne les variations de la vitesse et la localisation du PVP.

L'ensemble de nos résultats constitue un premier pas dans la compréhension des mécanismes qui soutiennent l'inférence du mouvement biologique vers le passé ; une

plus ample investigation paraît nécessaire pour mieux comprendre les rôles joués par l'élaboration visuelle et les modèles internes. Un test d'exécution de la tâche couplée à une lecture fmri permettra d'explorer l'implication du cortex moteur et de comparer l'activation corticale en relation à différentes lois de mouvement. D'une manière analogue il sera possible vérifier si le mécanisme de reconstruction cinématique vers le passé est un processus qui se déroule automatiquement après la perception, ou s'il est évoqué que lorsqu'il devient nécessaire. Enfin des tests similaires à celui réalisé par Hubbard et Bharucha (1988) permettront de vérifier l'implication des niveaux perceptifs (de niveau supérieur) et cognitifs dans l'inférence du point du départ.

4.2 La récupération des délais dans le tracking visuel

Les résultats de précédentes recherches dans les domaines de la physiologie et de la psychophysique nous indiquent que le système visuel doit disposer d'un processus d'extrapolation du mouvement, afin de rattraper les délais temporels d'élaboration neurale. Schmolesky et al. (1998) et Nijhawan (2008) détaillent les temps nécessaires à chaque étape de l'élaboration de l'information visuelle, et le retard qui caractérise l'arrivée de l'information aux niveaux supérieurs du SNC.

Selon Nijhawan (1994) l'une des erreurs systématiques de localisation (le Flash Lag Effect) serait une conséquence de ce retard. Actis-Grosso et Stucchi (2003) proposent qu'un mécanisme d'extrapolation soit présent dans les premiers stades d'élaboration du système visuel. Ce mécanisme serait chargé de corriger le décalage spatio-temporel en extrapolant la position des objets en mouvement. Ce premier mécanisme devrait être capable d'intervenir et de corriger le décalage de façon très rapide ; dans un deuxième temps un mécanisme de plus haut niveau pourrait intervenir pour corriger un éventuel erreur restante, à l'aide d'informations provenant à la fois du comportement passé et de certaines connaissances implicites du mouvement. Les mêmes auteurs lient la présence des erreurs systématiques commises dans la localisation du point de départ et du point final, à la présence des délais d'élaboration et à l'intervention imparfaite du processus d'extrapolation.

Nous avons proposé un modèle computationnel capable de reproduire le processus de suivi (*tracking*) d'une cible en mouvement, qui comprend le mécanisme « périphérique » d'extrapolation de la cinématique, en accord avec Actis-Grosso et Stucchi (2003). Les durées propres à chaque étape d'élaboration de l'information ont été programmées conformément aux temps biologiques (e.g. Nijhawan (2008) ; Cao et al (2007) ; Schlag & Schlag (2002)). Le modèle a été testé avec des stimuli à vitesse constante, dans la plage de vitesse 10 – 50 degrés par seconde, dans le but de permettre

la comparaison des résultats avec ceux des études psychophysiques sur l'homme (e.g. Kerzel et Gegenfurtner, 2003 ; Thornton, 2002 ; Musseler et Aschersleben, 1998).

Les simulations issues du modèle s'avèrent conformes aux performances du système visuel humain, en ce qui concerne le temps de latence initial et le temps nécessaire pour atteindre un tracking stable de la cible (e.g. Blohm et al, 2005 ; Krauzlis et Dill, 2002 ; Krauzlis et Lisberger, 1994). La récupération des délais d'élaboration, à l'aide du mécanisme d'extrapolation de la cinématique de la cible, se révèle efficace et stable.

Les résultats de nos simulations permettent une première validation de la stratégie de tracking proposée par le modèle, vérifiant ainsi que l'extrapolation et la projection du mouvement vers le futur permettent de rattraper les délais et de « synchroniser l'état du SNC » avec le monde extérieur. Néanmoins cette stratégie, déduite des connaissances et recherches actuelles, nécessite de plus amples investigations et confirmations. Plus spécifiquement, une étude incluant une IRM fonctionnelle pendant la tâche de tracking visuel pourrait permettre une identification plus certaine des structures anatomiques et des relations fonctionnelles qui supportent ce mécanisme et en garantissent l'efficacité. Notamment il paraît important vérifier quelle structure intervient dans l'extrapolation et la projection du mouvement vers le futur, et en particulier s'il s'agit d'une structure corticale ou sous-corticale (par exemple le Colliculus Supérieur, selon ce que nous proposons ici).

Les tests montrent, en outre, que le modèle est en mesure de reproduire les trois erreurs systématiques de localisation du point de départ et du point finale de la cible (i.e. *Back Displacement*, *Frölich Effect* et *Representational Momentum*). Le BD et le FE obtenus par le modèle présentent la même amplitude que chez l'homme (e.g. Kerzel et Gegenfurtner, 2003 ; Müsseler et Kerzel, 2004 ; Musseler et Aschersleben, 1998), et reproduisent la relation proposée avec la vitesse de déplacement de la cible (Actis-Grosso et Stucchi, 2003). En revanche, le RepMo reproduit par le modèle et issue du processus d'extrapolation, présente une amplitude significativement plus importante que chez l'homme (e.g. Hubbard et Bharucha, 1988 ; Kerzel, 2000).

Pour conclure, le modèle ici présenté ne reproduit que le premier stade « périphérique » de la localisation d'une cible en mouvement. Néanmoins il nous permet de vérifier que les erreurs de localisation (BD, FE et RepMo) pourraient avoir une origine commune et dépendre des processus d'extrapolation de la cinématique de la cible. La reproduction conforme des données expérimentales nous a permis de valider la structure fonctionnelle, les temps d'élaboration, ainsi que la stratégie d'extrapolation et de projection du mouvement, qui soutiennent le fonctionnement du modèle même.

Néanmoins ce modèle nécessite d'être ultérieurement développé et complété. Une première et nécessaire intervention serait la correction du mécanisme reproduisant le RepMo : à l'état actuel le modèle génère une erreur trop ample, et des recherches complémentaires sont nécessaires pour comprendre comment modifier le mécanisme d'inférence afin de mieux reproduire le fonctionnement biologique.

En outre il serait envisageable de poursuivre les recherches et de mettre à jour la partie perceptive du modèle, pour comprendre et reproduire la variabilité qui caractérise les performances chez l'homme. La comparaison des recherches concernant la localisation du SP et de l'EP montre que d'autres facteurs tels que la taille ou la couleur de la cible, le contraste de luminance par rapport à l'arrière-plan, l'excentricité ou l'imprévisibilité de l'apparition de la cible, ou la condition de fixation imposée (ou non) au participants, peuvent jouer un rôle dans l'apparition et l'amplitude des erreurs. L'inclusion de chacun de ces facteurs pourrait être l'objet d'expériences ciblées, permettant ainsi de tester leurs implications de façon plus systématique et comparable et, surtout, de mieux identifier les étapes et les caractéristiques de l'élaboration de l'information qui soutient le processus de perception et d'inférence du mouvement.

En conséquence de ces potentialités à exploiter, il paraît enfin de grande importance de compléter le stade d'élaboration successif du modèle, correspondant à l'activité du niveau supérieur du SNC. L'introduction de ce dernier passage permettrait d'expérimenter une structure fonctionnelle complète, tout aussi capable soit de la « première perception » du stimulus, que d'une mise en relation de ces informations avec l'ensemble des structures des modèles internes. Un tel modèle consentirait de vérifier si la synergie de ces deux éléments permet de reproduire l'efficacité qui distingue le système visuel humain.

Références Bibliographiques

Références Bibliographiques

- Actis Grosso, R. (1999) Spatio-temporal intersection of visual events: misjudging the spatial component. In: Killeen, P. R., Uttal, W. R. (Eds). *Fechner Day 1999. Proceedings of the Fifteenth Annual Meeting of the International Society for Psychophysics*. The International Society for Psychophysics, Arizona State University, 262-267
- Actis-Grosso R., Stucchi N., Vicario G.B. (1996) On the length of trajectories for moving dots. In Masin, S.C. (Ed.), *Fechner Day 1996. Proceeding of the Twelfth Annual Meeting of the International Society for Psychophysic*. pp. 185-190
- Actis-Grosso, R., Stucchi, N. (2003) Shifting the start: backward mislocation of the initial position of a motion. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 29, 675–691
- Actis-Grosso, R., Bastianelli, A., Stucchi, N. (2008). Direction of perceptual displacement of a moving target's starting and vanishing points: the key role of velocity. *Jpn. Psychol. Res.* 50, 253–263
- Arbib M.A. (1981) Perceptual structures and distributed motor control. In V.B. Brooks (ed.), *Handbook of Physiology. The nervous system*, 10981, 1449-1480, American Physiological Society, Bethesda.
- Baldo, M. V. C., Klein, S. A. (1995) Extrapolation or attention shift? *Nature*, 378, 565-566.
- Bar M. (2007) The proactive brain: using analogies and associations to generate predictions. *Trends in Cognitive Sciences* Vol.11 No.7:280-289
- Barbur, J.L., Holliday, I.E., Ruddock, K.H., Waterfield, V.A. (1980) Spatial characteristics of movement detection mechanisms in human vision. III. Subjects with abnormal visual pathways. *Biol. Cybernetics* 37, 99-105
- Barlow H.B., Hill R.M., Levick W.R. (1964) Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit. *J. Physiol.* 173, pp. 377-407.
- Barnes G.R., Asselman P.T. (1992) Pursuit of intermittently illuminated moving targets in the human *J. Physiol.*, 445, pp. 617–637

- Bastianelli A. (2008) Perceived mislocation of starting and vanishing point of a moving target: the role of velocity. Thèse de doctorat, Université de Milano-Bicocca.
- Berret B., Bonnetblanc F., Papaxanthis C., Pozzo T. (2009) Modular control of pointing beyond arm's length, *The Journal of Neuroscience*
- Berry M.J.II, Brivanlou I.H., Jordan T.A., Meister M. (1999) Anticipating of moving stimuli by the retina. *Nature* 398, 334-338.
- Berthoz A. (2010) Les caractéristiques temporelles et l'invariance du mouvement résultent de plusieurs géométries ». *La lettre du Collège de France*, 27.
- Berthoz A. (1997) *Le Sens du mouvement*. Paris, Odile Jacob.
- Blohm, G., Missal, M., Lefevre, P. (2005) Direct evidence for a position input to the smooth pursuit system. *Journal of Neurophysiology*, 94, 712–721
- Bonaiuto J., Rosta E., Arbib M.A. (2007) Extending the mirror neuron system model, I. Audible actions and invisible grasps. *Biol Cybern* 96 (1):9–38
- Brenner, E., Smeets, J. B. J. (2000) Motion extrapolation is not responsible for the Flashlag effect. *Vision Research*, 40, 1645–1648.
- Cao D., Zele A.J., Pokorny J. (2006) Linking impulse response functions to reaction time: Rod and cone reaction time data and a computational model. *Vision Research* 47 (2007) 1060–1074
- Cao D., Pokorny J., Smith V.C., Zele A.J. (2007) Rod contributions to color perception: Linear with rod contrast. *Vision Research*. Vol 48, Issue 26, pp. 2586–2592
- Carello, C. D., Krauzlis, R. J. (2004) Manipulating intent: evidence for a causal role of the superior colliculus in target selection. *Neuron*, 43(4), 575-583.
- Carlini A., Pozzo T., Stucchi N., Actis-Grosso R. (2009). A computational model for starting and vanishing point misperception of a moving target. Annual Meeting 2009 of the Society for Neuroscience, Chicago, IL, USA.
- Carlini A., Actis-Grosso R., Stucchi N., Pozzo T. (2012) Forward to the Past. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6: 174.
- Chaminade T., Meary D., Orliaguet J.P., Decety J. (2001) Is perceptual anticipation a motor simulation? A PET study. *Neuroreport* 12:3669–3674
- Chappell M., Mullen K.T. (2010) The Magnocellular visual pathway and the flash-lag illusion. *Journal of Vision* 10(11):24, 1–10
- Cideciyan A.V., Jacobson S.G., Gupta N., Osawa S., Locke K.G., Weiss E.R., Wright A.F., Birch D.G., Milam A.H. (2003) Cone Deactivation Kinetics and

GRK1/GRK7 Expression in Enhanced S Cone Syndrome Caused by Mutations in NR2E3. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* March 2003 vol. 44 no. 3 1268-1274

- Collet C., Paillard J. (2001) *Mouvements & cerveau: neurophysiologie des activités physiques et sportives.* De Boeck Supérieur.
- Cowey A., Stoerig P. (1991) The neurobiology of blindsight. *Trends in Neurosciences*, Vol 14, Issue 4, pp 140–145
- Csibra G. (2004) Mirror neurons and action observation. Is simulation involved? In: *What do mirror neurons mean? Interdisciplines Web Forum*, available at: <http://www.interdisciplines.org/mirror/papers/4>
- De'Sperati C., Viviani P. (1997) The Relationship between Curvature and Velocity in Two-Dimensional Smooth Pursuit Eye Movements. *The Journal of Neuroscience*, 17(10): 3932–3945
- Dunker, K. (1929) Über induzierte Bewegung, *Psychologische Forschung* 12, 180– 259
- Eagleman, D. M., Sejnowski, T. J. (2000) Motion integration and postdiction in visual Awareness. *Science*, 287, 2036–2038.
- Erlhagen W. (2003) Internal models for visual perception. *Biol Cyber* 88:409–417
- Fabbri-Destro M., Rizzolatti G. (2008) Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans. *Physiology* 23: 171–179
- Famiglietti E.V. Jr, Kolb H. (1976) Structural basis for ON-and OFF-center responses in retinal ganglion cells. *Science*; 194(4261): 193-5.
- Fendrich R., Wessinger C.M., Gazzanica M.S. (1992) Residual Vision in a Scotoma: Implication for Blindsight. *Science*, vol. 258, pp1489-1491
- Field G.D., Chichilnisky E.J. (2007) Information Processing in the Primate Retina: Circuitry and Coding. *Annu. Rev. Neurosci.* 2007. 30:1–30
- Finke, R. A., Freyd, J. J., Shyi, G. C. W. (1986) Implied velocity and acceleration induce transformations of visual memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 115 (2), 175-188
- Freyd, J. J., Finke, R. A. (1984) Representational momentum. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 10, 126–132.
- Frohlich, F. W. (1923) Über die Messung der Empfindungszeit [Measuring the time of sensation]. *Z Sinnesphysiol*, 54, 58-78.
- Fröhlich, F. W. (1929) *Die empfindungszeit.* G. Fischer.

- Galletti C, Gamberini M, Kutz D.F, Fattori P, Luppino G, Matelli M. (2001) The cortical connections of area V6A: an occipito-parietal network processing visual information. *Eur J Neurosci* 13:1572–1588
- Gandolfo F., Mussa-Ivaldi F. A., Bizzi E. (1996) Motor learning by field approximation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93(9):3843–3846
- Gentili, R., Papaxanthis, C., Pozzo, T. (2006) Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience*, 137(3), 761-772.
- Goldeberg M.E., Wurtz R.H. (1972) Activity of Superior Colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive field of single neuron. *Journal of Neurophysiology*, 35:542-559.
- Hafed Z.M., Krauzlis R.J. (2008) Goal Representations Dominate Superior Colliculus Activity during Extrafoveal Tracking. *The Journal of Neuroscience*, 28(38): 9426–9439
- Hateren van J.H., Lamb T.D. (2006) The photocurrent response of human cones is fast and monophasic. *BioMed Central Neuroscience*, 7:34 doi:10.1186/1471-2202-7-34
- Hazelhoff, F., Wiersma, H. (1924) Die Wahrnehmungszeit. *Zeitschrift fur Psychologie*, 96, 171–188.
- Hiris, E. (2007) Detection of biological and nonbiological motion. *Journal of Vision*, 7(12), 4 1-16.
- Horwitz G.D., Newsome W.T. (1999) Separate Signals for Target Selection and Movement Specification in the Superior Colliculus. *Science*, Vol.284 : 1158-1161
- Hubbard, T. L. (1990) Cognitive representation of linear motion: Possible direction and gravity effects in judged displacement. *Memory & Cognition*, 18(3), 299-309.
- Hubbard, T. L. (1995a) Cognitive representation of motion: Evidence for friction, and gravity analogues. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 21, 241–254.
- Hubbard, T. L. (1995b) Displacement in depth: Representational momentum and boundary extension. *Psychological Research*, 59, 33–47.
- Hubbard T.L., Bharucha J.J. (1988) Judged displacement in apparent vertical and horizontal motion. *Attention, Perception, & Psychophysics*. Vol 44, n.3, 211-221
- Iacoboni M., Koski L.M., Brass M., Bekkering H., Woods R.P., Dubeau M.C., Mazziotta J.C., Rizzolatti G. (2001) Reafferent copies of imitated actions in

the right superior temporal cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 98 (24): 13995–13999

- Jeannerod M. (2001) Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage* 14: 103-109
- Johansson G. (1973) Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception Psychophys.* 14(2), 201–211
- Johansson, G. (1976) Spatio-temporal differentiation and integration in visual motion perception. An experimental and theoretical analysis of calculus-like functions in visual data processing. *Psychological Research*, 38(4), 379-393
- Jordan M.I. (1996) Computational aspects of motor control and learning. In H. Heuer and S. Keele (Eds), *Handbook of perception and action: Motor skills* (71-120). New York: Academic press
- Kandel S., Orliaguet J.P., Boë L.J. (2000a) Detecting anticipatory events in handwriting movements. *Perception* 29 (8): 953–964
- Kandel S., Orliaguet J.P., Viviani P. (2000b) Perceptual anticipation in handwriting: the role of implicit motor competence. *Percept Psychophys* 62 (4):706–716
- Kandel E.R., Schwartz J.H., Jessell T.M. (1991) *Principles of Neural Science*. Appleton & Lange (ISBN: 9780444015624)
- Kaplan E. and Shapley R. M. (1980) X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of the macaque monkey. *Invest. Ophthalm. visual Sci.* (Suppl.) 19. 41.
- Katte, O., Hoffmann, K.P. (1980) Direction Specific Neurons in the Pretectum of the Frog (*Rana esculenta*). *J. Comp. Physiol.* 140, 53-57
- Kawato M. (1999) Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol* 9: 718-727
- Kelso J.A. (1977) Motor control mechanisms underlying human movement reproduction. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3 (4):529-543
- Kerzel D. (2000) Eye movements and visible persistence explain the mislocalization of the final position of a moving target. *Vision Research* 40, 3703–3715
- Kerzel, D. (2002) Different localization of motion onset with pointing and relative judgments. *Experimental Brain Research*, 145, 340-350
- Kerzel, D., & Gegenfurtner, K. R. (2003) Neuronal processing delays are compensated in the sensorimotor branch of the visual system. *Current Biology*, 13, 1975-1978.

- Kerzel, D., & Gegenfurtner, K. R. (2004) Spatial distortions and processing latencies in the onset repulsion and Fröhlich effects. *Vision Research*, 44, 577-590
- Khurana, B., & Nijhawan, R. (1995) Extrapolation or attention shift? *Nature*, 378, 566.
- Kolb H. (2003) How the Retina Works. *American Scientist*, Volume 91:28–35.
- Krauzlis, R.J., (2004) Recasting the smooth pursuit eye movement system, *J. Neurophysiol.*, 91: 591-603,
- Krauzlis R.J. (2000) Population coding of movement dynamics by cerebellar Purkinje cells. *Neuroreport* 11: 1045–1050.
- Krauzlis, R.J. Lisberger, S.G. (1994) Temporal properties of visual motion signals for the initiation of smooth pursuit eye movements in monkeys. *J. Neurophysiol.* 72:150–162
- Krauzlis, R.J., Basso, M.A., Wurtz, R.H., (2000) Discharge properties of neurons in the rostral superior colliculus of the monkey during smooth-pursuit eye movements. *J. Neurophysiol.*, 84: 876-891
- Krauzlis R., Dill N. (2002) Neural correlates of target choice for pursuit and saccades in the primate superior colliculus. *Neuron* 35: 355–363, 2002.
- Krauzlis, R.J. (2004) Recasting the Smooth Pursuit Eye Movement System. *J Neurophysiol* 91: 591–603.
- Kuffler, S.W. (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Physiol.* 16, pp 37-68
- Kustov, A. A., & Robinson, D. L. (1996) Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature* 384, 74 - 77
- Lacquaniti F., Terzuolo, Viviani P. (1983) The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychologica*, vol. 54, no1-3, pp. 115-130
- Marois R, Ivanoff J. (2005) Capacity limits of information processing in the brain. *Trends Cogn Sci.* 9(6): 296-305
- Lacquaniti F., Maioli C. (1989) The role of preparation in tuning anticipatory and reflex responses during catching. *J Neurosci* 9 (1):134–148
- Lamme VA, Roelfsema PR. (2000) The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. [Review]. *Trends Neurosci*; 23: 571–9.
- Lappin J.S., Tadin D., Nyquist J. B., Corn A. (2009) Spatial and temporal limits of motion perception across variations in speed, eccentricity, and low vision. *Journal of Vision* (2009) 9(1):30, 1–14

- Logothetis, N. K., Sheinberg, D. L. (1996) Visual object recognition. *Annu. Rev. Neurosci.* 19, 577:621.
- Lund, R.D. (2004) Synaptic patterns of the superficial layers of the superior colliculus of the rat. *The Journal of Comparative Neurology* Vol.135, n.2, 179–207
- MacKay, D. M. (1958) Perceptual stability of a stroboscopically lit visual field containing sulfluminous object. *Nature*, 181, 507-508.
- Masland R.H. (2001) The fundamental plan of the retina. *Nature Neuroscience*. Vol 4, n. 9, pp 877-886.
- Mateeff, S., Hohnsbein, J. (1988). Perceptual latencies are shorter for motion towards the fovea than for motion away. *Vision Research*, 28, 711- 719.
- Mateeff S., Dimitrov G., Hohnsbein J. (2005) Temporal Thresholds and Reaction Time to Changes in Velocity of Visual Motion. *Vision Res.* Vol. 35, No. 3, pp. 355-363
- McKee S.P., Silverman G. H., Nakayama K. (1986) Precise velocity discrimination despite random variation in temporal frequency and contrast. *Vision Research*, 26, 609–619
- Meister M., Berry M.J.II (1999) The Neural Code of the Retina. *Neuron*, Vol. 22, 435–450
- Miall R.C. (2003) Connecting mirror neurons and forward models. *Neuroreport* 14:2135–2137
- Milner AD, Goodale MA (1995) *Visual brain in action*. Oxford University Press
- Mishkin M., Ungerleider L.G. (1982) Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res.* 6 (1): 57–77.
- Munoz, D. P., Dorris, M. C., Pare, M., Everling, S. (2000) On your mark, get set: brainstem circuitry underlying saccadic initiation. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 78, 934–944.
- Müsseler, J., & Aschersleben, G. (1998). Localizing the first position of a moving stimulus: The Fröhlich effect and an attention-shifting explanation. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 60(4), 683-695.
- Müsseler J., Stork S., Kerzel D. (2002) Comparing mislocalizations with moving stimuli: The Fröhlich effect, the flash-lag, and representational momentum. *Visual Cognition*, Vol. 9, n. 1/2, pp. 120 – 138
- Nieuwenhuys R, Voogd J, van Huijzen C. (1988) *The Human Central Nervous System* Springer, New York.

- Nijhawan, R. (1994) Motion extrapolation in catching. *Nature*, 370, 256–257
- Nijhawan, R. (1997) Visual decomposition of color through motion extrapolation. *Nature*, 386, 66–69.
- Nijhawan, R. (2002) Neural delays, visual motion and the flash-lag effect. *Trends in Cognitive Sciences* Vol.6 No.9
- Nijhawan R. (2008) Visual prediction: Psychophysics and neurophysiology of compensation for time delays. *Behavioral and Brain Sciences*, 31, 179–239
- Ögmen, H., Patel, S. S., Bedell, H. E., Camuz, K. (2004) Differential latencies and the dynamics of the position computation process for moving targets, assessed with the flash-lag effect. *Vision Research*, 44, 2109-2128.
- Oztop E., Arbib M.A. (2002) Schema design and implementation of the grasp-related mirror neuron system. *Biol Cybern* 87 (2):116–140
- Paizis, C., Papaxanthis, C., Berret, B., Pozzo, T. (2008) Reaching beyond arm length in normal aging: adaptation of hand trajectory and dynamic equilibrium. *Behavioral Neuroscience*, 122(6), 1361-1370.
- Papaxanthis C., Pozzo T., Stapley P. (1998) Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neuroscience Letters* 409, 253:103-106
- Papaxanthis C., Dubost V., Pozzo T. (2003a) Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane. *Neuroscience*; 117:779–83.
- Papaxanthis C., Pozzo T., Kasprinski R., Berthoz A. (2003b) Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neurosci Lett*; 339:41–4.
- Penkla K. (2005) Analysis of bioelectrical signals of the human retina (PERG) and visual cortex (PVEP) evoked by pattern stimuli. *Bulletin of the Polish Academy of Sciences - Technical Sciences*. Vol. 53, No. 3
- Pöppel, E., Held, R., Frost, D. (1973) Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature (London)* 243, 295-296
- Pozzo T., Papaxanthis C., Petit J.L., Schweighofer N., Stucchi N. (2006) Kinematic features of movement tunes perception and action coupling, *Behavioural Brain Research* 169: 75–82
- Ratliff, F., Hartline H.K. (1959) The response of Limulus optic nerve fibers to patterns of illumination on the receptor mosaic. *J. Gen. Physiol.* 42:1241-1255.

- Richard J., Krauzlis J. (2004) Recasting the Smooth Pursuit Eye Movement System". *Neurophysiol* 91: 591–603
- Richardson Flash (2002) Comparing smooth arm movements with the two-thirds power law and the related segmented-control hypothesis. *The Journal of Neuroscience*, 22(18): 8201-8211
- Riddoch, G. (1917) Dissociation of visual perceptions due to occipital injuries with especial reference to appreciations of movement. *Brain* 40, 15-57
- Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. (2001) Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat Rev Neurosci* 2 (9): 661–670
- Rizzolatti G, Matelli M (2003) Two different streams form the dorsal visual stream: anatomy and functions. *Exp Brain Res* 153:146–157
- Rizzolatti G., Craighero L. (2004) The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci* 27:169–192
- Rizzolatti G., Sinigaglia C. (2007) Mirror neurons and motor intentionality. *Funct Neurol* 22 (4):205–210
- Runeson S. (1974) Constant velocity – not perceived as such. *Psychol. Res.* 37, 3-23
- Saunier G. (2008) Rôle de la perception visuelle et du répertoire moteur dans l'inférence du mouvement. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne.
- Saunier, G., Papaxanthis, C., Vargas, C. D., Pozzo, T. (2008) Inference of complex human motion requires internal models of action: behavioral evidence. *Experimental Brain Research*, 185(3), 399-409
- Schlag J., Schlag-Rey M. (2002) Through the eye slowly: delays and localization errors in the visual system *Nat. Rev. Neurosci.*, 3, pp. 191–200
- Schmolesky M. T., Wang Y., Doug P. Hanes, Thompson K. G., Leutgeb S., Schall J.D., Leventhal A. G. (1998) Signal timing across the macaque visual system. *J. Neurophysiol.* 79: 3272–3278
- Scholz, W. (1924) Experimentelle Untersuchungen u̇ber die phȧnomenale Grȯsse von Raumstrecken, die Sukzessiv-Darbietung zweier Reize begrenz werden [Experimental researches on phenomenal size of spatial distances, which are delimited by the successive presentation of two stimuli]. *Psychologische Forschung*, 5, 219–272.
- Scott S. H. (2004) Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. *Nat Rev Neurosci*, 5(7):532–546

- Shadmehr R., Mussa-Ivaldi F. A. (1994) Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *J Neurosci*, 14(5 Pt 2): 3208–3224
- Sharpe LT, Stockman A, MacLeod DI. (1989) Rod flicker perception: scotopic duality, phase lags and destructive interference. *Vision Res.*;29:1539–1559.
- Shepard R. N. (1984). Ecological constraints on internal representation: resonant kinematics of perceiving, imagining, thinking, and dreaming. *Psychological review*, 91 (4) : 417-447
- Sparks D.L. (1999) Conceptual issues related to the role of the superior colliculus in the control of gaze. *Curr Opin Neurobiol* 9: 698–707,
- Sun, Pokorny, Smith (2001) Rod-cone interactions assessed in inferred magnocellular and parvocellular postreceptoral pathways. *Journal of Vision* 1, 42-54
- Thompson P. (1984) The coding of velocity of movement in the human visual system. *Vision Research*, vol. 24, n.1, pp 41-45
- Tia B. (2011a) Couplage perception-action et équilibre postural : approche fondamentale. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 2011.
- Tia, B., Saimpont, A., Paizis, C., Mourey, F., Fadiga, L., Pozzo, T. (2011b) Does observation of postural imbalance induce a postural reaction? *PLoS One*, 2011, 6(3), e17799
- Thornton, I. M. (2002). The onset repulsion effect. *Spatial vision*, 15(2), 219-243.
- Treisman, A., and Kanwisher, N.K. (1998). Perceiving visually-presented objects: recognition, awareness, and modularity. *Curr. Opin. Neurobiol.* 8, 218–226
- Trevelyan, C. T., Sahraie, A., & Weiskrantz, L. (2007) Form discrimination in a case of blindsight. *Neuropsychologia*, 45, 2092-103.
- Troje, N. F. (2002) Decomposing biological motion: A framework for analysis and synthesis of human gait patterns. *Journal of Vision*, 2, 371-387
- Troje, N. F., Westhoff, C. (2006) The inversion effect in biological motion perception: evidence for a "life detector"? *Current Biology*, 16(8), 821-824
- Ungerleider LG, Mishkin M (1982) Two cortical visual systems. In D.J. Ingle and M.A. Goodale (Eds), *Analysis of visual behavior* (549-586). Cambridge (MA), MIT press
- Viviani, P., Terzuolo C. (1982) Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience* 7. 431-437
- Viviani, P., Stucchi, N. (1989) The effect of movement velocity on form perception: geometric illusions in dynamic displays. *Percept Psychophys* 46 (3): 266-74

- Viviani, P., Stucchi, N. (1992) Biological movements look uniform: evidence of motor-perceptual interactions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, Vol 18(3), 603-623
- Viviani P., Flash T. (1995) Minimum-Jerk, Two-Thirds Power Law, and Isochrony : Converging Approaches to movement planning. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, vol. 21, n°1, pp. 32-53
- Viviani P., Baud-Bovy G., Redolfi M., (1997) Perceiving and tracking kinesthetic stimuli: further evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 23(4): 1232-52
- Waleszczyk W.J., Wang C., Benedek G., Burke W., Dreher B. (2004) Motion sensitivity in cat's superior colliculus: contribution of different visual processing channels to response properties of collicular neurons. *Acta Neurobiol Exp* 64:209–228
- Whitney, D., Murakami, I. (1998) Latency difference not spatial extrapolation. *Nature, Neuroscience*, 1, 656-657
- Wilson H.R., Cowan J.D. (1973) A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Kybernetik* 13: 55–80
- Wolfe J. M., Kluender K. R., Levi D. M., Bartoshuk L. M., Herz R. S., Klatzky R. L., Lederman J., Merfeld D. M. (2005) *Sensation and Perception*. Sinauer Associates Incorporated. 440p
- Wolpert D.M., Miall R.C., Kawato M. (1998) Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences* 2 (9): 338-347
- Wolpert D. M., Ghahramani Z. (2000) Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci*, 3 Suppl: 1212–1217
- Zago M., Bosco G., Maffei V., Iosa M., Ivanenko Y.P., Lacquaniti F. (2004) Internal models of target motion: expected dynamics overrides measured kinematics in timing manual interceptions. *Journal of Neurophysiology*, 91(4): 1620-1634