

L'étude de l'influence du contexte sur la poursuite oculaire

Arthur Portron

▶ **To cite this version:**

Arthur Portron. L'étude de l'influence du contexte sur la poursuite oculaire. Sciences cognitives. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2017. Français. NNT : 2017PA066123 . tel-01671165

HAL Id: tel-01671165
https://theses.hal.science/tel-01671165

Submitted on 22 Dec 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE
(Ecole Doctorale Cerveau, Comportement, et Cognition - ED3C)

Spécialité
Sciences Cognitives

Présentée et soutenue par

Arthur PORTRON

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

L'étude de l'influence du contexte sur la poursuite oculaire

Préparée à l'Ecole Normale Supérieure – Laboratoire des Systèmes Perceptifs UMR CNRS 8248

soutenue le 20 Juin 2017 devant le jury composé de :

M. Jean LORENCEAU	Directeur de thèse
Mme. Françoise VITU-THIBAULD	Rapporteur
M. Laurent MADELAIN	Rapporteur
Mme. Anna MONTAGNINI	Examinateur
M. Pierre POUGET	Examinateur
M. Ryad BENOSMAN	Examinateur

A ma grand-mère Juliette,

Résumé

Au sein du répertoire oculomoteur, la poursuite constitue un mouvement lent et continu des yeux permettant de positionner l'image d'un objet mobile au centre de l'œil. Des décennies de recherche ont permis d'affiner la compréhension des mécanismes et structures cérébrales impliqués dans la génération de ce mouvement spécifique. Le mouvement de poursuite résulte de la contribution de signaux rétiniens, extra-rétiniens et de mécanismes d'inhibition et de suppression d'informations relatives au contexte visuel. Depuis les années 1970, l'idée que la présence d'un signal visuel de mouvement dans l'environnement est un prérequis indispensable à la génération du mouvement de poursuite a été étoffée par un certain nombre d'études questionnant la nature du signal nécessaire à la poursuite et l'influence des contextes visuels. Ces études reportent notre capacité à poursuivre le signal apparent plutôt que le mouvement physique mais également que le support de la poursuite peut être fournit par des signaux extra-visuels, provenant de modalités différentes (tactile, auditive). Ces résultats ont été complétés récemment par l'observation chez l'humain de la capacité à générer des mouvements lents et lisses en absence de signal de mouvement, sur un fond visuel statique dont la polarité de contraste des éléments le composant change au cours du temps, induisant une réponse reverse-phi en fonction du mouvement des yeux. Afin d'approfondir la compréhension de la contribution des signaux rétiniens issus du contexte visuel en absence de signal de mouvement explicite, les travaux réalisés au cours de cette thèse portent sur l'étude de l'effet du contexte et de la nature du signal nécessaire à la poursuite.

Dans un premier projet nous avons étudié le contexte visuel spécifique (texture « Flicker ») évoqué à l'instant lorsqu'il constitue le fond visuel sur lequel est réalisée la poursuite oculaire. A l'aide d'une procédure combinant à la fois ce fond et une tâche de maintenance de la poursuite après disparition de la cible, nous avons montré qu'alors que cette texture est statique, elle favorise la poursuite et la maintenance de celle-ci lorsque la cible disparait. Nous établissons également qu'une combinaison appropriée entre le contraste, la fréquence de changement des polarités de contraste et la vitesse des yeux favorise le maintien de la poursuite. L'hypothèse que nous avançons est que les changements de polarité de contraste au cours du temps permettent en fonction du mouvement des yeux d'induire une réponse reverse-phi des neurones de l'aire médio-temporale et possiblement médio-temporale supérieure sensible à l'énergie de mouvement produit par un tel profil spatio-temporel de luminance sur la rétine, fournissant un feedback positif au système de poursuite. Dans une deuxième étude nous avons mesuré l'effet d'un entrainement sur la génération de poursuite

endogène (sans signal de mouvement explicite) à l'aide de ce fond visuel spécifique. Nous avons montré que la procédure conduisait à une amélioration de certaines mesures liées à la poursuite oculaire confirmant le caractère plastique du système de poursuite. Néanmoins, l'absence de convergence des effets de l'apprentissage dans notre procédure suggèrent que cette plasticité est guidée par des déterminants spécifiques à chacun des sujets.

Dans un second projet nous avons étudié l'influence d'un retour auditif couplé à la vitesse de la poursuite oculaire appelé « sonification ». La première étude impliquait un protocole d'apprentissage au cours duquel les sujets réalisaient une tâche de poursuite de cible puis de génération endogène. Si l'effet de l'apprentissage n'a pas été particulièrement caractérisé au cours de cette expérience, nous avons identifié trois types d'effets liés à l'utilisation du son. En présence du retour auditif certains sujets ont montré une amélioration de leur capacité de poursuite, d'autres une dégradation de la poursuite oculaire, et d'autres une absence d'effet. Ce pattern a été retrouvé pour la génération de poursuite en absence de cible, bien qu'il ne soit pas consistant entre les conditions pour les sujets. Ces résultats montrent que la sonification pourrait avoir un effet prometteur sur l'amélioration de l'estimation sensorielle de la poursuite et donc de son amélioration. Dans une deuxième expérience, reprenant le protocole de la première du premier projet nous avons testé l'effet de la sonification sur la maintenance de la poursuite. Si nous avons confirmé l'effet des textures et notamment le caractère facilitateur de la texture « Flicker » sur la maintenance de la poursuite, nous n'avons pas constaté d'influence du son sur la maintenance au cours de cette procédure.

L'ensemble de ces travaux permettent de caractériser de manière plus approfondie l'effet du glissement rétinien et les déterminants conduisant à la génération de poursuite. De manière générale nous avons établi que la génération de poursuite en absence de cible en mouvement était possible lorsqu'elle était effectuée dans des contextes améliorant l'estimation sensorielle de la poursuite. Néanmoins l'absence d'homogénéité dans les résultats liés aux deux procédures d'apprentissage, laisse le champ ouvert aux questions concernant l'origine de ces différences et des déterminants pouvant guider la plasticité du système de poursuite chez les individus.

Abstract

With regard to other eye movements, smooth pursuit is a slow and smooth movement of the eyes which allow an individual to put the retinal image of a moving object in the center of the eyes. From decades of research, we know that smooth pursuit eye movements are generated by the dynamic contribution of retinal, extra-retinal signals and some inhibition and suppression processes linked to the visual context. Since 70's, the general idea, that smooth pursuit can be triggered only if a motion signal pre-exists in the visual environment, has been updated by several studies. These ones focusing on the nature of the signal to generate a smooth pursuit eye movement, and how the visual context can influence this specific eye movement. These studies report our ability to track the apparent motion and extra-visual signals coming from other sensory modalities, rather the retinal stimulus. Furthermore, a small number of studies, reported our ability to generate smooth eye movements in absence of motion signal on a specific textured background whose elements change their contrast polarity over time. These changes induce a reverse-phi response as a function of the eye movements.

In order to better understand the role of retinal signal from this visual background on the smooth pursuit, we conducted various projects aiming to study the influence of the context (visual or auditory) and the nature of the signal for the smooth pursuit.

In the first project, we studied an influence of a specific "Flicker" background with a procedure involving a target disappearance task. We showed this type of visual background enhances the maintenance of the smooth pursuit eye movement when the target disappears. Further, we found this enhancement is influenced by appropriate combinations between frequencies of change of the contrast polarity and the eye's speed. We suggest that the luminance profile elicited on the retina by the changes and eye movements induce a response of MT (and possibly MST) neurons that are sensitive to the reverse-phi motion. These responses provide a positive feedback to the smooth pursuit system and allow us to maintain the smooth pursuit in absence of visual target. In a second part of the project, we further studied the effect of training on our ability to generalize the generation of smooth pursuit on homogeneous backgrounds in a complete absence of any motion signals. We reported that our training procedure lead to an improvement of smooth pursuit ability, underlying a plasticity of the smooth pursuit system. Nevertheless, the amount of training required as well as the effect of training across subjects varied suggesting that this plasticity is driven by individual specificities.

In the second project, we studied the effect of a procedure called "Sonification", consisting of an auditory biofeedback paired with the eye velocity, on the smooth pursuit generation. The first experiment involved learning procedure, characterized by several repetitions over days of a classic tracking task (to track a moving target), and a production task (endogeneous

generation of smooth pursuit – no motion signal). We did not find any specific effect of training, but we found three different effects linked to the sonification. When the biofeedback was displayed, some subjects showed an improvement of their performances, while the others showed a decrease or no change on their performances. This pattern of creating three different groups as an effect of training has also been observed for the production task.The results showed how the improvement of the sensory estimation yielded by this kind of coupling could ameliorate our ability to generate smooth pursuit eye movement. As the second experiment, we worked on studying the influence of sonification on the maintenance of smooth pursuit eye movement by adapting the same procedure used in the first experiment from the first project. We did not find any effect of the sonification, on the pursuit maintenance.

Altogether, all these works allow us to better characterize the role of the retinal slip and the signals which lead to the generation of smooth pursuit. As a global view we showed that the smooth pursuit eye movement can be maintained and generated in context with no motion signal. Nevertheless, the absence of convergent results, with regards of the two learning procedures, suggest that further investigations would be required in the understanding of these differences and the features involved in the plasticity of the smooth pursuit system.

Remerciements

Comme il est difficile de résumer trois ans de travail dans un manuscrit d'une centaine de pages, il est difficile de résumer en quelques lignes les personnes qui ont compté dans cette forme d'aboutissement, car elles ne se résument pas aux trois dernières années de ma vie.

Je voudrais remercier mes parents, pour leur amour, leur confiance sans faille là où moi je doute encore et toujours et qui ont supporté tous mes états d'âmes, sans indulgence particulière. Je voudrais remercier mes petites sœurs pour leur amour, pour leur exigence, pour ce qu'elles m'apprennent à chaque instant, et parce qu'elles me guident. Je voudrais remercier Mélodie, qui est sans aucun doute une des plus belles rencontres que j'ai pu faire en venant à Paris, pour son affection, son honnêteté, pour ce qu'elle est. Je voudrais remercier Jennifer, pour le partage, pour tous ces moments, pour sa confiance absolue et sa pudeur dans l'amitié, là ou moi je n'en ai parfois aucune, tu comptes tellement pour moi.

Je voudrais remercier ceux qui me ramènent à ce que j'étais et que je suis encore, qui me ramène à cette chose impalpable mais tellement forte qui nous relie, parce que j'ai découvert que la vie pouvait nous emmener parfois très loin de ceux qui comptent, alors Delphine, Agathe, Choupette, Nono, Toto, Flo, Simon, Couz, Marion, Liam, Damien, Simon, Félix, Laulo, Alex, Gabrielle et Geoffrey avec qui j'ai formé un binôme de travail et d'amitié d'une rare qualité, merci.

Je voudrais remercier toutes les personnes que j'ai rencontrées à l'ENS, avec une pensée particulière pour Henry, Thibaud, Tristan, Lou, Gabriel, Naima, Marie-Claude, Jean-Louis, Nathalie qui ont fait de cet endroit, un endroit de partage et de vie.

Je voudrais remercier Pascal, pour son exigence, sa bienveillance et son rire, so famous, Daniel et Christian pour leur bienveillance, et leurs conseils.

Je voudrais remercier Denis, mon « Tonton » d'adoption, pour le partage, pour les discussions, pour les encouragements, pour les conseils, pour son amitié tout simplement.

Je voudrais remercier, Sabrina, Hi-Jee, et Ljubica qui ne savent pas forcément à quel point leur présence et leur amitié comptent pour moi. Et qui ne savent pas non plus à quel point je les prends en exemple dans leur abnégation, et dans leur volonté.

Je voudrais remercier Nihaad, pour son amitié, son indulgence, son intransigeance et son regard.

Je voudrais remercier Yves, Célian, Dorothée, Baptiste, Nicolas, Aurélia, Léo, Hadrien, Daniel, Andy, Nikos, Samuel, Alan, Claire, Laure, et Suzon pour avoir fait du LSP un endroit que l'on a pas envie de quitter. (Je m'excuse auprès de Nikos, Andy et Baptiste, pour avoir

été le plus mauvais sujet de l'espèce humaine dans quelques expériences). Merci à Éric et Frédéric pour leurs conseils, leur curiosité, leur motivation et sans qui une partie de de ce travail n'aurait pas pu être réalisée.

Enfin j'ai une pensée plus générale vers les gens que j'ai rencontré tout au long de mon cursus, et qui ont pris le temps, de discuter, de me conseiller, de m'enseigner, de partager. Merci aux membres de mon jury qui ont accepté de partager leur vision et d''évaluer mon travail. Avec une pensée particulière pour Laurent Madelain, qui fut le premier professeur que j'ai eu en Sciences Cognitives, qui m'a ouvert les yeux à travers des lectures et son approche, à une certaine conception de la science et de la « vérité », et qui comme un clin d'œil, clôt cette étape aujourd'hui.

Puis je voudrais remercier tout simplement Jean, pour la confiance que tu m'as accordé, pour ton exigence, pour ta vision de la recherche et du savoir, pour les réunions en plein air, pour ton entièreté, pour ton enthousiasme dans le partage, pour ton énergie, pour ta bienveillance, pour ton indulgence et tes conseils dans les moments où j'en avais besoin, pour tout cela Jean, je te remercie profondément.

Je conclurais sur ces mots, qui sembleront épiques pour certains, mais qui trouvent un écho profond en moi :

> « *Qu'importe où nous allons, honnêtement. Je ne le cache pas. De moins en moins. Qu'importe ce qu'il y a au bout. Ce qui vaut, ce qui restera n'est pas le nombre de cols de haute altitude que nous passerons vivants. N'est pas l'emplacement où nous finirons par planter notre oriflamme, au milieu d'un champ de neige ou au sommet d'un dernier pic dont on ne pourra plus jamais redescendre. N'est plus de savoir combien de kilomètres en amont du drapeau de nos parents nous nous écroulerons ! Je m'en fiche ! Ce qui restera est une certaine qualité d'amitié, architecturée par l'estime. Et brodée des quelques rires, des quelques éclats de courage ou de génie qu'on aura su s'offrir les uns aux autres. Pour tout ça, les filles et les gars, je vous dis merci. Merci.* »
>
> La Horde du Contrevent, Alain Damasio.

Table des matières

CHAPITRE 1 16
Introduction générale 16
1.1 L'œil 16
1.1.1 Organe moteur 16
1.1.2 Organe sensoriel 17
1.2 La rétine 18
1.3 Voies cérébrales responsables du traitement du signal visuel 19
1.4 Le répertoire oculomoteur 21
1.5 Problématiques et structure du document 23
CHAPITRE 2 25
Les caractéristiques générales de la poursuite oculaire 25
2.1 Caractéristiques dynamiques du mouvement de poursuite oculaire 25
2.2 Un système à deux composantes : 27
2.2.1 La phase d'initiation 27
2.2.2 La phase de maintenance 28
2.3 Une combinaison de signaux 29
2.3.1 Diversité des influences des signaux visuels et extra-visuels sur la poursuite oculaire 29
2.3.2 Influences des signaux extra-rétiniens sur la poursuite oculaire 34
2.4 Structures cérébrales de la poursuite oculaire 37
2.4.1 Rôle de l'aire médio-temporale dans la poursuite oculaire 38
2.4.2 Rôle de l'aire médio-temporale supérieure dans la poursuite oculaire 39
2.4.3 Rôle du champ oculomoteur frontal 40
2.4.4 Rôle du cervelet 40
2.4.5 Substrat cérébral de la copie d'efférence 40
2.5 Le contrôle volontaire des mouvements de poursuites 41
2.5.1 Un niveau cognitif ? 41
2.5.2 Couplage sensorimoteur de la poursuite 41
2.5.3 Contextes poursuite-dépendants 42
CHAPITRE 3 43
Effet d'une illusion de mouvement reverse-phi induite sur la poursuite oculaire 43
3. Introduction 43
3.1 Le reverse-phi 44

Etude 1 : Etude de la maintenance de la poursuite oculaire grâce à l'illusion de mouvement reverse-phi induite. 48
A. Expérience n° 1 : Influence des masques sur la poursuite lisse après la disparition de la cible. 48
A.1. Méthode et stimuli 48
A.2. Résultats 51
B. Expérience n°2 : Effet de la fréquence temporelle d'alternance et de la vitesse de la cible sur la maintenance de la poursuite 55
B.1. Méthode et stimuli 56
B.2 Résultats 56
C. Expérience n°3 : Effet de la taille et de la densité des disques 61
C.1 Méthode et stimuli 61
C.2 Résultats 61
D. Expérience n°4 : Effet du contraste de luminance sur la maintenance de la poursuite .63
D.1 Méthode et Stimuli 64
D.2 Résultats 65
E. Discussion 66
E.1 Liens avec les études précédentes 67
E.2 Mécanismes neuronaux hypothétiques 68
E.3 Autres problématiques 71
Etude 2 : Etude de l'influence de l'apprentissage sur le mouvement de poursuite oculaire 76
1. Introduction 76
2. Méthode et stimuli 77
3. Résultats 85
4. Discussion 92
CHAPITRE 4 96
La sonification de la poursuite oculaire 96
4. Introduction 96
Etude 1 : Feedback auditif continu des mouvements oculaires : une étude exploratoire pour l'amélioration du contrôle oculomoteur. 98
1. Introduction 98
2. Méthode et stimuli 101
3. Analyse des données 107
4. Résultats 109
5. Discussion 118
Etude 2 : Etude de l'influence de la sonification de la poursuite sur la maintenance de la poursuite oculaire. 121

1. Introduction 121
2. Méthode et Stimuli 121
3. Résultats 123
4. Discussion 128
CHAPITRE 5 130
Discussion générale 130
5.1 Synthèse des résultats 130
5.2 Observations générales 132
5.2.1 Propriétés émergentes et différences interindividuelles. 132
5.3 Limites 134
5.4 Perspectives 135
ANNEXES 137
Etude 2 : Etude de l'influence de l'apprentissage sur le mouvement de poursuite oculaire 137
Financement et support technique 141
Publications et communications scientifiques liées au travail de thèse 141
BIBLIOGRAPHIE 143

CHAPITRE 1

Introduction générale

1.1 L'œil

L'œil est un organe extraordinaire. A la fois organe récepteur du signal lumineux, et organe moteur, il possède un champ visuel binoculaire large et une haute résolution spatiale qui est limitée à une zone spécifique du champ visuel central, la fovéa. Parce que cette vision à haute résolution est limitée à cet endroit particulier de la rétine, l'œil doit pouvoir se mouvoir pour optimiser les traitements du signal visuel dans cette zone (Ilg & Thier, 2008), en particulier ceux liés aux détails et aux couleurs, et aussi pour stabiliser la projection de l'image sur la rétine pendant les mouvements incessants du corps et de la tête.

1.1.1 Organe moteur

Pour ce faire, chaque œil possède 3 paires de muscles, qui entourent respectivement chacun des deux globes oculaires (voir Figure 1.1, A : Galen's eye, Wade, 2010) et qui en assurent la motilité.

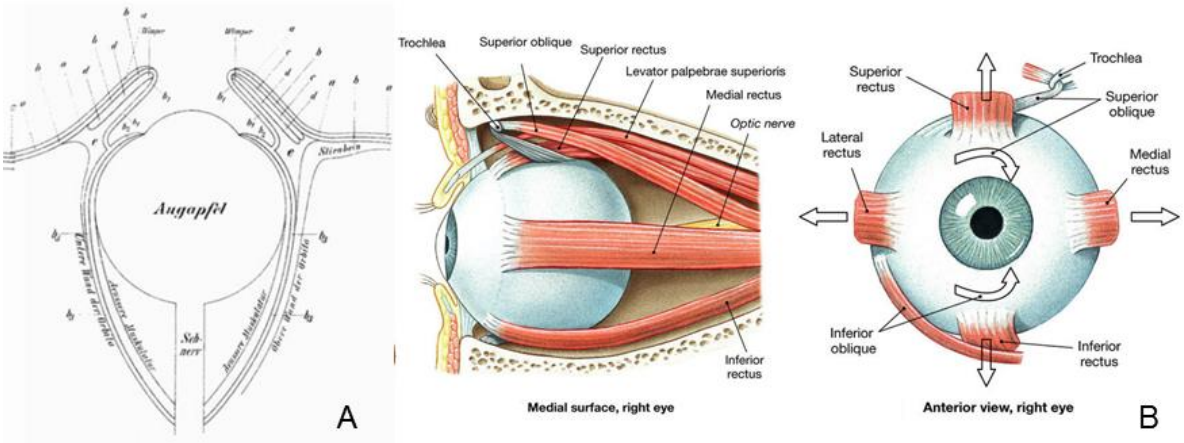


Figure 1.1. (A) Représentation schématique d'un œil par Magnus (1901), basée sur la description donnée par Galen, sur les 6 muscles extra oculaires et leurs fonctions. Issue de Wade (2010). (B) Nomenclature des muscles oculomoteurs d'un globe oculaire droit.

Le panel (B) de la Figure 1.1 offre une description complète des muscles entourant un globe oculaire. Ces muscles organisés en paires antagonistes permettent les mouvements dans toutes les directions de l'espace. La première paire assurant les mouvements horizontaux regroupe les rectus médial et latéral. L'adjectif médial

désignant le muscle situé sur le côté intérieur du visage. La paire assurant les mouvements oculaires sur la dimension verticale regroupe les rectus supérieur et inférieur, enfin les mouvements de rotation du globe oculaire sur lui-même reposent sur 2 muscles : l'oblique supérieur et l'oblique inférieur.

Ces trois paires de muscles sont responsables de la motricité du globe oculaire et permettent de diriger l'œil vers des endroits précis de notre environnement pour traiter le signal visuel en vision centrale.

1.1.2 Organe sensoriel

La lumière est transmise et captée par différentes structures internes du globe oculaire que l'on peut voir dans la figure 1.2. Nous ne détaillerons pas ici toutes les structures impliquées et proposons simplement ci-dessous un bref rappel des structures principales réceptrices et conductrices du signal lumineux.

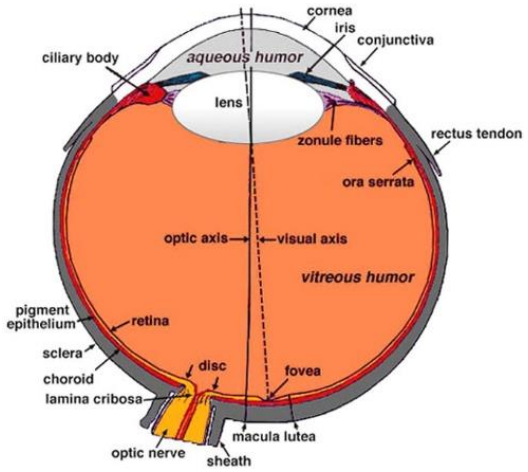


Figure 1.2 Coupe sagittale d'une œil adulte humain. Issue de Kolb, 2007.

Un œil est composé de trois couches, la couche externe formée par la sclère et la cornée, une couche intermédiaire divisée en deux parties : une partie antérieure composée de l'iris et du corps cilié, et une partie postérieure formée par la choroïde. La coupe sagittale révèle une structure appelée la lentille, corps transparent localisé derrière l'iris. La contraction des muscles ciliés (corps ciliés) permet une modification de la forme de la lentille, cette capacité appelée accommodation nous permet de former une image nette sur la rétine. La troisième et dernière couche, qui est la couche sensorielle et nerveuse de l'œil, est composée de la rétine. La rétine reçoit les rayons

lumineux sur toute sa surface, et sa composition spécifique initie la manière dont les voies cérébrales visuelles vont traiter le signal lumineux.

1.2 La rétine

Elle fait partie du système nerveux central, et comporte des circuits nerveux complexes. Ces circuits convertissent la lumière, via les photorécepteurs jusqu'aux cellules ganglionnaires qu'elle contient, en potentiels d'action qui gagnent le cerveau par l'intermédiaire du nerf optique (Kolb et al., 1995). Les photorécepteurs sont de deux types, les cônes et les bâtonnets. Les cônes sont répartis sur toute la surface de la rétine, mais leur concentration est maximale au centre de celle-ci, dans une structure appelée la fovéa. Ils possèdent une faible résolution spatiale et sont réparties en trois types, qui révèlent une sensibilité différentes aux longueurs d'ondes contenues dans le signal lumineux. Les bâtonnets sont répartis autour de la fovéa. Ces photorécepteurs ont une plus grande sensibilité à la lumière et possèdent une résolution spatiale faible. Les cellules ganglionnaires de la rétine possèdent un champs récepteurs structurés en zones antagonistes centre/pourtour correspondant à la surface de la rétine dont la stimulation module leur activité (Levine & Shefner, 1991 ; Figure 1.3). La structure antagoniste de ces champs récepteurs caractérise ces cellules en deux types, les cellules ganglionnaires centre-ON et centre-OFF. Cette distinction signifie que les cellules centre-ON dont la zone centrale du champ récepteur est stimulée par un faisceau lumineux, va répondre tandis que le même stimulus appliqué au centre du champ récepteur d'une cellule centre-OFF ne va entrainer aucune réponse (Figure 1.3, A).

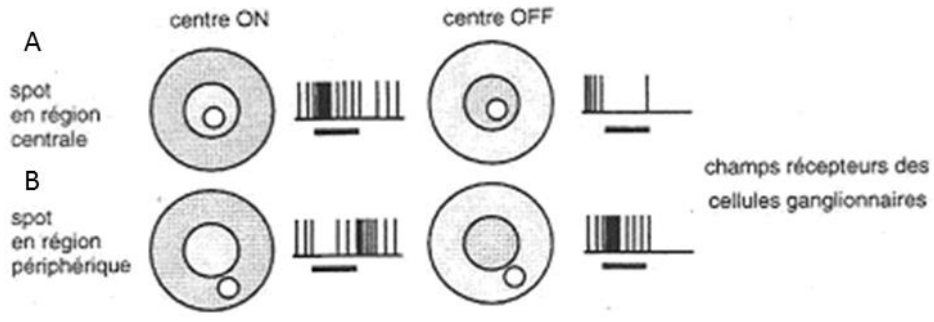


Figure 1.3 Réponses des cellules ganglionnaires centre-ON et centre-OFF, à différentes stimulations des zones de leur champ récepteur (voir texte pour les détails).

De plus, l'activité de chacun de ces types de cellules est influencée par la structure antagoniste de leur champ récepteur. Dans le cas d'une cellule centre-ON, si le

faisceau lumineux projette sur le pourtour du champ récepteur, l'activité de la cellule sera plus faible qu'à son activité de repos, lorsqu'aucune stimulation n'est produite. Le mécanisme est le même pour les cellules centre-OFF si le centre de leur champ récepteur est stimulé (Figure 1.3,B ; Kuffler, 1953). La répartition de ces cellules sur la rétine fait que leur champ récepteur se recouvrent de telle manière que n'importe quel endroit de la rétine conduit à la stimulation de plusieurs cellules centre-ON et centre-OFF à la fois. Les réponses des cellules sont envoyées via le nerf optique vers le corps genouillé latéral du thalamus (LGN), structure cérébrale qui fait le lien entre les afférences de la rétine et le cortex visuel primaire (V1).

1.3 Voies cérébrales responsables du traitement du signal visuel

Le LGN est une structure divisée en 6 couches différentes, dont deux possèdent des neurones de grandes tailles qui sont les couches magnocellulaires et 4 possèdent des neurones de petites tailles, qui sont appelées les couches parvocellulaires. Ces deux types de couches reçoivent les signaux de cellules ganglionnaires partageant la même propriété de taille que leurs neurones. Les cellules ganglionnaires de type M qui projettent dans les couches magnocellulaires du LGN et les cellules ganglionnaires de type P qui projettent dans les couches parvocellullaires du LGN (Shapley & Perry, 1986). La projection des réponses des cellules ganglionnaires via le nerf optique, dans ces différentes couches du LGN amorce le séparation en deux de la voie visuelle primaire (Figure 1.4, issue de Livingstone & Hubel, 1988).

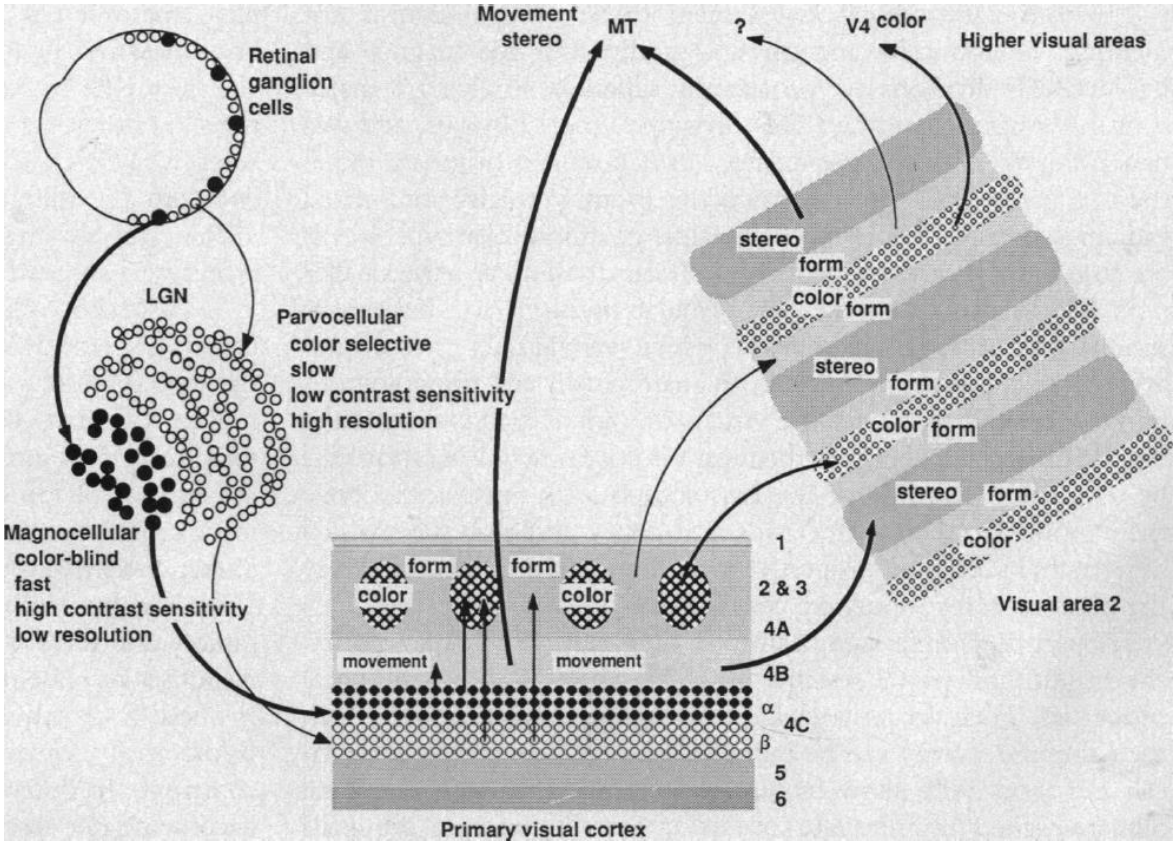


Figure 1.4 Illustration de la ségrégation fonctionnelle de l'aire visuelle primaire (issue de Livingstone & Hubel, 1988).

Notons qu'il existe une troisième voie au sein du LGN, identifiée par la présence de neurones particuliers dans les intervalles séparant les 6 couches. Cette voie, appelée voie koniocellulaire, est formée par une catégorie de cellules ganglionnaires rétiniennes photo-sensibles (IRGC) qui contiennent un photo-pigment, la mélanopsine. Elle encode le niveau général de luminosité de l'environnement et est impliquée entre autre dans la régulation du cycle circadien, et du diamètre pupillaire (Hattar et al., 2002).

Les cellules de type P contenues dans la couche parvocellulaire sont sensibles aux différences de longueurs d'ondes du signal lumineux parce qu'elles reçoivent des signaux des trois types de cônes différents, et sont à l'origine de la voie visuelle responsable du traitement des couleurs. Les cellules de type M, achromatiques sont plus sensibles aux modulations temporelles d'un stimulus visuel et présentent une meilleure sensibilité au contraste (Shapley et al., 1981). Cette séparation en parallèle continue dans le cortex visuel primaire (V1). Les cellules de la couche parvocellulaire du LGN, projettent sur la couche 4β de V1 puis vers les couches 1, 2 et 3 responsables du traitement des informations de couleurs. Les projections de V1 se font alors vers

l’aire V2 responsable du traitement des formes et de la vision stéréo, pour aboutir dans le lobe temporal. Les cellules magnocellulaire du CGL projettent dans la couche 4Cα qui à son tour, projette sur la couche 4B puis vers l’aire médio-temporale (aire MT). Cette voie magnocellulaire (ou voie dorsale) aboutit dans le lobe pariétal et est impliquée dans la vision spatiale et la perception des mouvements (Livingstone & Hubel, 1988). Ces deux voies, dont l’une est particulièrement impliquée dans la génération de poursuite oculaire, interagissent entre elles et permettent la perception visuelle de notre monde environnant.

1.4 Le répertoire oculomoteur

Une partie des mouvements oculaires que nous pouvons effectuer, converge vers le même objectif, qui est de favoriser la vision centrale d’une zone d’intérêt de la scène visuelle, et/ou de corriger l’écart qui existe entre la position de l’œil et la zone sur laquelle l’attention était déjà déplacée. L’étude du répertoire oculomoteur, et notamment de son utilité a été en partie formalisée par les études réalisées par Yarbus (1967). Il a montré pendant la perception d’une scène visuelle, que l’enregistrement des mouvements oculaires permettait de révéler les stratégies mises en place pour inspecter cette scène.

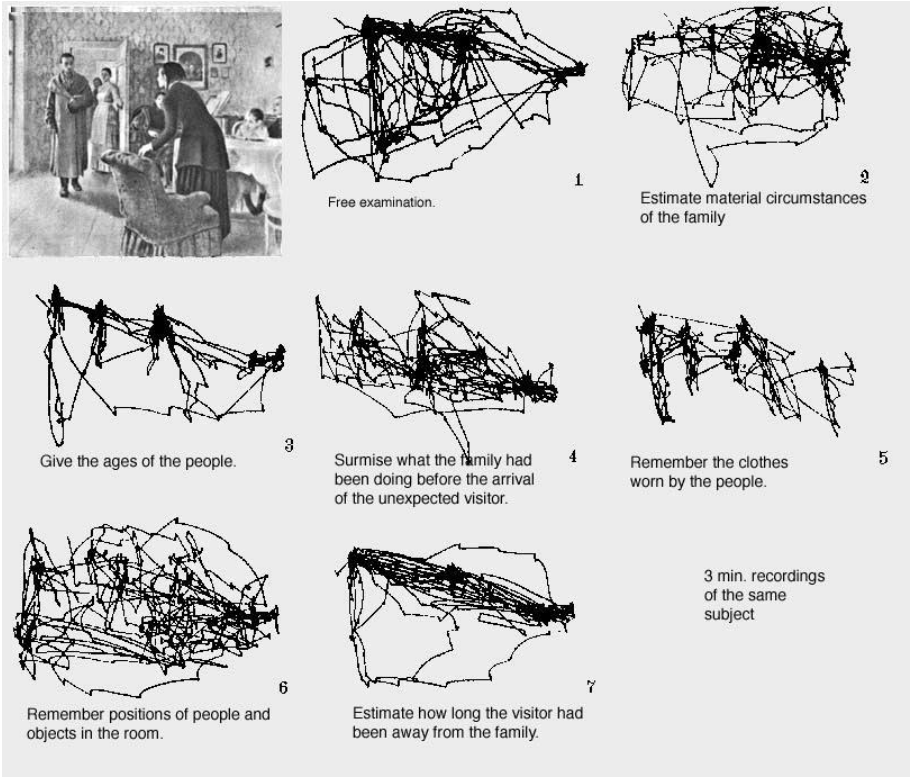


Figure 1.5 Enregistrement de l'activité oculaire d'une peinture (Le Visiteur), en fonction de différentes consignes. (Issue de Yarbus, 1967).

Sur la figure 1.5, on peut voir un ensemble d'enregistrements de l'activité oculaire d'un sujet en train de regarder un tableau. En fonction de la consigne que Yarbus a donnée au sujet (visible sous chaque pattern illustrant l'activité oculaire du sujet), différents patterns émergent, impliquant l'exploration de zones visuelles diverses traduit par dynamique différente dans la production des mouvements oculaires. Les lignes droites représentent les mouvements de saccades, qui consistent en des mouvements balistiques très rapides, tandis que les amas de points permettent d'identifier les fixations, qui permettent d'évaluer les zones de la peinture où le sujet a posé son regard pendant un certain temps. La description précise de ces mouvements permettant l'exploration d'une scène visuelle est une problématique majeure qui a commencé il y a un centaine d'année, notamment par Dodge (1903) qui fut l'un des premiers à tenter de décrire objectivement les 5 types de mouvements oculaires qu'il avait identifiés. Contingent à l'évolution des outils d'enregistrement oculométriques (voir revue Wade & Tatler, 2005), nous sommes aujourd'hui capables de distinguer précisément un répertoire plus large. Le répertoire oculomoteur regroupe des mouvements de saccade, de poursuite oculaire, de fixation, de microsaccade (glissement ou drift, tremblement ou tremor), ainsi que les mouvements de vergence

et les réflexes optocinétiques et nystagmus (Lamarre, 1892, Dodge, 1901, 1903 ; Rashbass, 1961 ; Robinson, 1965 ; Yarbus, 1967 ; Barr et al., 1976) sans oublier la motilité de la pupille (Lowenfeld & Lowenstein, 1999).

Bien que cette classification soit arbitraire et puisse faire débat, ces mouvements sont étudiés généralement par les mêmes métriques comprenant leur vitesse, leur durée et leur amplitude. Ainsi, les trois types de mouvements effectués volontairement sont identifiés par des caractéristiques dynamiques différentes. Le mouvement de saccade, qui permet de sauter d'un point de la scène visuelle à un autre très rapidement, est décrit par une durée qui varie entre 30 et 80 ms, une vitesse entre 30 et 500°/s, et des amplitudes qui varient de 4 à 20°. La fixation, qui permet de stabiliser le regard à un endroit précis d'une scène visuelle se décrit en fonction de sa durée, qui varie entre 200 à 300 ms. La poursuite oculaire permet de suivre un objet qui décrit un mouvement lent et régulier dans l'espace, dont la vitesse varie entre 10 et 30°/s (Holmqvist et al., 2010).

1.5 Problématiques et structure du document

Ce document est constitué de cinq chapitres dont cette dernière sous partie clôt le premier chapitre. Les 4 chapitres suivants concernent les connaissances actuelles établies sur les mouvements de poursuite oculaire, et les travaux réalisés au cours de ce travail de thèse.

Dans le second chapitre de ce manuscrit, je décrirai les notions nécessaires à la compréhension du système de poursuite. A partir des résultats comportementaux connus, au travers des approches comportementales psychophysiques et neurophysiologiques, nous décrirons les connaissances des mécanismes sous-jacents au système de la poursuite oculaire. Plus spécifiquement, nous axerons ce chapitre sur le domaine dans lequel mon travail de recherche s'inscrit, à savoir l'étude psychophysique de l'influence du contexte sur la poursuite oculaire.

Les chapitres suivants présentent quatre travaux expérimentaux soient soumis ou exploratoires, amenés à être complétés dans une futur proche. Dans ces études l'influence du contexte, visuel ou auditif sur le comportement de poursuite oculaire a été le cœur de nos problématiques. Le chapitre 3 présente les résultats de deux études introduisant un contexte visuel spécifique, lequel fournit un percept de mouvement corrélé aux mouvements des yeux, basé sur une illusion de mouvement reverse-phi

(Anstis, 1970). Nous avons étudié l'influence de ce contexte à la fois lorsque la cible était visible et en absence d'un signal de mouvement explicite, afin de dissocier l'influence de ce contexte par rapport à d'autres informations contributrices au mouvement de poursuite oculaire. Dans la seconde étude de ce projet, nous avons étudié les effets d'un apprentissage à la génération de poursuite oculaire en absence de cible, à l'aide de cette texture spécifique, et étudier la généralisation de cet apprentissage à d'autres textures visuelles.

Le chapitre 4 présente deux études portant sur l'influence d'une information auditive corrélée à la vitesse des mouvements de poursuite produits par les sujets. Cette méthode a été étudiée dans le cadre d'un contrôle moteur plus général, visant à la fois à questionner les mécanismes d'intégration sensorimotrice, à améliorer les performances sportives, la rééducation motrice après des accidents, ou tout simplement à établir de nouveau type d'interaction (Bevilacqua et al., 2016). Nous avons testé l'influence de cette information conjointement à la texture utilisée dans le premier projet, afin d'étudier l'apport d'une information sensorielle provenant d'une autre modalité, sur le comportement oculomoteur.

Le chapitre 5 nous permettra de résumer et de critiquer l'ensemble des observations réalisées au cours de ces travaux. Nous aborderons également certaines problématiques périphériques qui ont émergé au cours de ces trois ans telles que les différences interindivuelles et le rôle d'un couplage sensorimoteur sur la poursuite.

CHAPITRE 2

Les caractéristiques générales de la poursuite oculaire

La poursuite oculaire est utilisée par les humains et les primates non-humains pour suivre un objet en mouvement. Le but de la poursuite oculaire est de stabiliser l'image de cet objet sur la fovéa, afin de favoriser la vision en haute définition de l'objet mobile sélectionné. Le système doit évaluer la vitesse de cet objet puis programmer une commande motrice. L'exécution de cette commande tend à annuler la vitesse rétinienne de l'objet, qui dès lors n'est plus mesurable. Cette séquence met en jeu deux phases distinctes, les questions sont alors de comprendre quels signaux permettent le maintien d'un mouvement de poursuite oculaire et quelles sont les informations utilisées pour commander l'activité musculaire ?

2.1 Caractéristiques dynamiques du mouvement de poursuite oculaire

Pour répondre à ces questions, la description de la dynamique du comportement de poursuite se fait grâce à plusieurs mesures, en fonction des méthodologies utilisées et des périodes du mouvement. La mesure principale consiste à calculer la vitesse de l'œil, et à établir un gain de vitesse, qui est égal au ratio de la vitesse oculaire par rapport à celle de la cible. Une calcul du gain proche ou égale à 1 constitue une validation de la poursuite en cours. Les autres mesures s'étendent du calcul de l'erreur de position de l'œil par rapport à la cible, de l'accélération de l'œil, de la durée du mouvement, du nombre de saccades intrusives, et de la latence de la poursuite. Lorsque l'on demande à un sujet de suivre une cible à vitesse constante décrivant un mouvement horizontal de la gauche vers la droite, l'enregistrement du mouvement de l'œil permet d'obtenir le profil de vitesse que l'on peut voir en Figure 2.1.

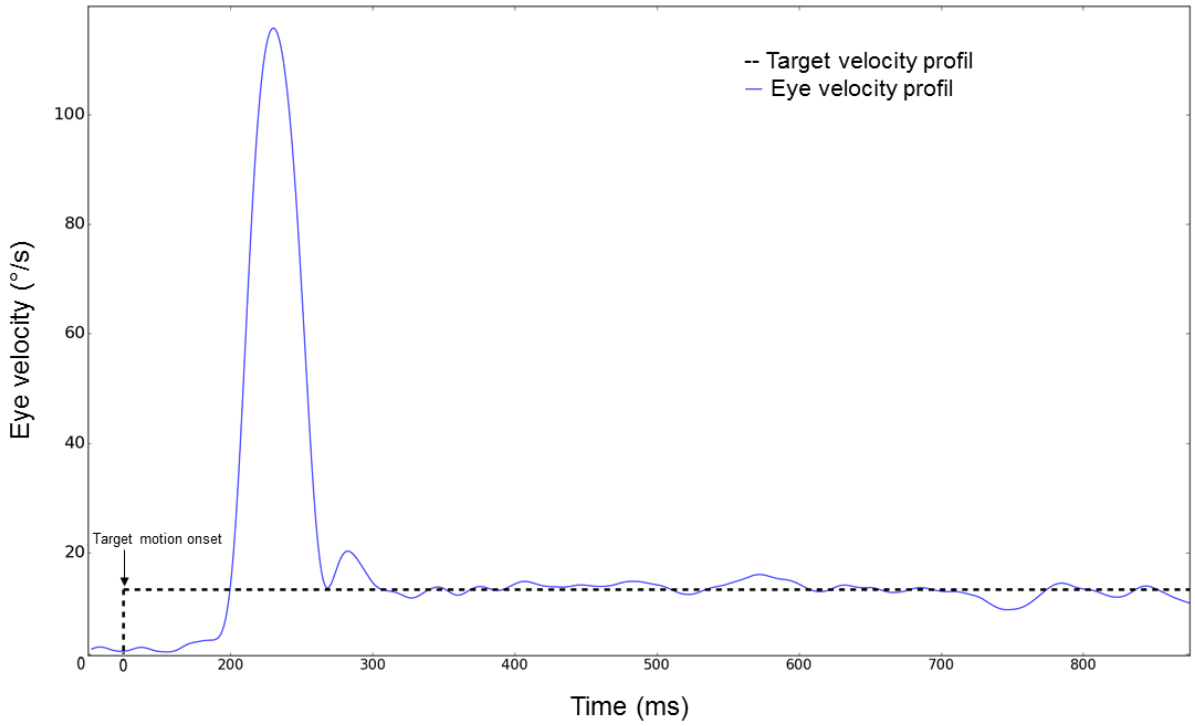


Figure 2.1 Illustre le profil de vitesse d'un oeil gauche, enregistré lors d'une tâche de poursuite de cible dans une procédure ramp ; la vitesse de la cible passe de 0 à une vitesse instantanée.

On voit sur ce profil que l'œil ne commence pas son mouvement de manière synchrone avec l'objet, mais commence après une période de latence. Cette phase de latence est de l'ordre de 80-120 ms chez l'humain (Carl & Gellman, 1987 ; Krauzlis, 2004). Elle est suivie par une phase durant laquelle l'œil accélère (~100 ms). Selon les protocoles utilisés, cette phase d'accélération est composée d'une saccade de rattrapage, présente ici, ou non (i.e : Rashbass, 1960). Après la phase pré-saccadique et la saccade de rattrapage, la vitesse de l'œil se stabilise à la même vitesse que celle de la cible après ~300 ms, et ce jusqu'à la fin du mouvement de la cible. Dans une certaine mesure nous sommes capable de poursuivre des cibles mobiles atteignant une vitesse de 100 °/s (Meyer et al., 1985), dont le mouvement est contaminé par un nombre de saccades croissant, lorsque la vitesse de la cible dépasse 30 °/s. Nous l'évoquerons brièvement mais les réseaux cérébraux impliqués dans la génération de poursuite oculaire et la génération des saccades présentent des similitudes (Krauzlis, 2004, 2005). La poursuite est séparée en deux phases (Tychsen & Lisberger, 1986), la phase d'initiation et la phase de maintenance. Ces deux phases distinctes sont régies par des signaux différents, et peuvent être modulées par de nombreux facteurs.

2.2 Un système à deux composantes :

2.2.1 La phase d'initiation

La phase d'initiation est considérée comme une réponse en boucle ouverte (open loop), ce qui signifie que le système ne bénéficie pas d'information rétroactive provenant du mouvement de l'oeil lui-même (Figure 2.2). Durant cette phase, la poursuite est gouvernée seulement par le signal visuel, et les propriétés de l'image rétinienne. Cette phase d'initiation est régie par des signaux différents.

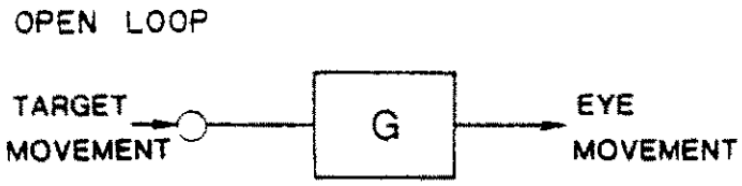


Figure 2.2 Principe de la réponse en boucle ouverte (Issue de Wyatt & Pola, 1978)

Lisberger & Westbrook (1985) ont démontré la période d'initiation était découpée en plusieurs périodes modulées par des informations différentes. Lors des 20 premières millisecondes de la poursuite ils ont observé que l'accélération de l'œil était dans la même direction que l'objet en mouvement. Après cette période, le mouvement de l'œil devient dépendant d'informations telles que la position initiale de l'objet, la vitesse de l'œil, ou la luminance du fond visuel. Ces résultats suggèrent l'idée que l'initiation est exclusivement contrôlée par le mouvement du stimulus visuel et qu'elle peut être modulée par des propriétés visuelles différentes du stimulus. Ces 2 phases comprennent deux étapes de calculs (Lisberger, 2015) : i. estimer la direction et la vitesse de l'image rétinienne de la cible (Osborne et al, 2005) ; programmer un changement de la vitesse de l'œil et un changement de sa direction afin de supprimer le mouvement de l'image rétinienne de la cible (Lisberger et al, 1981). En plus de l'évaluation de la vitesse rétinienne de l'objet, on sait également que l'accélération de l'image rétinienne (Lisberger et al., 1987) et l'erreur de position de l'image par rapport à la fovéa sont aussi pris en compte (Blohm et al., 2005) au cours de la poursuite oculaire.

2.2.2 La phase de maintenance

Pendant la phase de maintenance, le système de poursuite doit minimiser l'erreur de vitesse, qui correspond à l'écart entre la vitesse de la cible et celle de l'œil, afin de stabiliser l'image de la cible sur la rétine. Cette minimisation n'est possible qu'en comparant le glissement rétinien et la copie d'efférence. Cette comparaison fait que cette phase est définie comme une réponse en boucle fermée (« closed loop »). Le principe de la copie d'efférence (Von Holst & Mittelstaedt, 1950) propose que nos actions motrices ne sont pas uniquement la conséquence d'une perception sensorielle, mais qu'elles mettent en jeu des informations provenant des mouvements eux-mêmes. Dans le cadre de la poursuite, la copie d'efférence correspond à l'envoi d'un signal rétroactif issu de la programmation de la commande motrice sur les parties antérieures du circuit afin d'ajuster le mouvement imminent des yeux en temps réel (Lisberger, 2015). Ce signal a pour rôle de compenser le glissement rétinien induit par les yeux et les mouvements de la tête. On peut voir sur la Figure 2.3, B (issue de Pola & Wyatt, 1978), une proposition schématique basique du système de réponse en boucle fermée permettant la maintenance de la poursuite. Le mouvement de l'œil est dépendant à la fois de signaux rétiniens et d'un signal généré par le système, avant l'exécution du mouvement lui-même.



Figure 2.3 A. Illustration fonctionnelle de la copie d'efférence. B. Illustration computationnelle du principe de réponse en boucle fermée, par l'ajout d'une copie d'efférence issue des muscles oculaires. (Issu de Wyatt & Pola, 1978)

La participation de cette copie d'efférence au système de poursuite, implique que la poursuite n'est pas uniquement modulée par des signaux de natures visuelles. Un nombre important de recherches ont apporté un éclairage sur la nature des signaux extra-rétiniens et rétiniens et de leur influence sur le mouvement de poursuite oculaire.

2.3 Une combinaison de signaux

2.3.1 Diversité des influences des signaux visuels et extra-visuels sur la poursuite oculaire

Un mouvement volontaire de poursuite oculaire résulte d'une intégration sensorimotrice réalisée au travers d'un certain nombre d'étapes. Il faut détecter le mouvement d'une cible et focaliser son attention sur cette cible, la ségréger du fond statique sur lequel la cible bouge, évaluer sa direction et sa vitesse afin de programmer une commande motrice. L'ensemble de ces mécanismes résultent d'une contribution dynamique de signaux rétiniens et extra-rétiniens. Selon les propriétés visuelles du stimulus, et des propriétés spatio-temporelles du contexte visuel, le poids de ces informations est variable et influence les différentes étapes conduisant à la génération de poursuite oculaire.

i. Mécanismes de sélection

Le mécanisme de sélection d'une cible en mouvement, est un élément déterminant du système de poursuite. On sait que l'attention permet de poursuivre perceptivement plusieurs objets en mouvement dont les directions diffèrent, résultant d'une capacité de sélection de plusieurs informations de mouvements en même temps (Cavanagh & Alvarez, 2005). Dans le cas de la poursuite oculaire, un seul signal de mouvement peut être sélectionné, la problématique est de comprendre quels sont les signaux qui vont conduire à la sélection d'un signal de mouvement, plutôt qu'un autre dans ce type de contexte ? Lisberger & Ferrera (1997) ont utilisé un protocole mettant en compétition deux cibles se déplaçant à des vitesses et des directions différentes, sans que le sujet ne bénéficie d'une quelconque information visant à diriger son attention sur l'une des cibles. Ils ont observé que la réponse de poursuite à ces stimuli montrait l'intégration d'un vecteur reflétant la contribution moyenne de ces deux signaux de mouvement. La question de l'intégration spatiale de l'information de mouvement a également été étudiée à l'aide d'un stimulus impliquant plusieurs cibles (« random-dot kinematogram », RDK) dont la taille, la densité et la cohérence du mouvement de ces éléments peuvent être variées. Pour un RDK dont les éléments possèdent le même signal de mouvement, les résultats montrent que plus la surface du RDK est grande, plus la réponse de poursuite, au vecteur moyen des signaux de mouvements est forte (Heinen & Watamaniuk, 1998). En dérivant différent types de RDK, impliquant des variations de vitesses et de directions, Schütz et al., (2010), ont montré que le système

de poursuite était capable de répondre dans toutes les directions de mouvements, mais pas pour certaines vitesses.

De plus, des recherches ont démontré que le processus de sélection peut être modulé par des propriétés spécifiques du stimulus comme la couleur et le contraste (Spering et al., 2008) et par des caractéristiques attentionnelles, guidées par l'utilisation d'indices visant à informer la cible à poursuivre en fonction de sa couleur ou de sa trajectoire (Garbutt & Lisberger, 2006).

ii. Un processus de suppression

Dans le cas où la tête et le regard sont fixes, la perception d'un contexte visuel se déplaçant rapidement dans une direction provoque un réflexe opto-cinétique dans la même direction, qui survient pour compenser le mouvement global de l'image (Cohen et al., 1977). Ce contexte survient également lorsque les yeux poursuivent une cible sur un fond visuel statique texturé. Afin de réaliser une poursuite précise le système doit faire en sorte d'abolir la génération de ce réflexe. Il a été démontré que le mouvement soudain d'un fond texturé dans n'importe quelle autre direction que celle du glissement rétinien de l'image du fond provoquait de large modulation de la vitesse de poursuite oculaire, suggérant une suppression du réflexe spécifique à la direction (Lindner et al., 2001 ; Schwarz & Ilg, 1999). Pour tester l'hypothèse que le seul signal rétinien ne suffisait pas à rendre compte ce mécanisme, Lindner & Ilg (2006) ont étudié l'influence de procédure mettant en jeu des informations extra-rétiniennes dans la suppression du réflexe opto-cinétique. Dans une première expérience, ils ont étudiés l'effet d'un mouvement opposé du fond visuel avant que la cible se mette à bouger et que le mouvement de poursuite oculaire soit initié, résultant d'une absence de mouvement rétinien induit. Dans une autre expérience ils ont étudié l'effet d'un mouvement opposé du contexte texturé simultanément à la disparition brève de la cible, ne créant aucun mouvement relatif entre la cible et le fond visuel. Dans les deux études, ils n'ont observé aucune modulation de vitesse liée à l'apparition d'un réflexe opto-cinétique, suggérant la contribution d'informations extra-rétinienne dans ce mécanisme de suppression.

iii. Un processus de ségrégation

De manière plus générale, la poursuite oculaire implique un deuxième mécanisme, qui consiste à ségréger le signal de mouvement de l'image rétinienne du contexte en faveur de celui du mouvement de la cible. Afin de réaliser cette ségrégation, le système doit inhiber la réponse au mouvement provoquée par le glissement rétinien. Lindner et Ilg (2001), ont démontré que la vitesse de poursuite était modulée uniquement par un mouvement du fond en phase avec celui de la poursuite, tandis que d'autres directions du fond (opposée, vers le haut, et vers le bas) n'impliquaient pas de modulation, suggérant une sensibilité au mouvement global différente pendant la poursuite. Schwartz et Lisberger (1994), ont montré l'effet d'un changement bref dans le mouvement de la cible à l'initiation de la poursuite en comparaison à un mouvement appliqué au fond visuel pendant une tâche de fixation. La perturbation appliquée pendant la tâche de poursuite provoquait une modulation forte de la réponse oculaire tandis que la perturbation appliquée au fond ne provoquait qu'une petite réponse oculaire pendant la tâche de fixation. Ces résultats suggèrent que la sensibilité au mouvement global et local du système de poursuite change pendant son exécution. Cette dynamique permet un mécanisme de ségrégation dynamique, et de suppression lorsque le mouvement global est opposé à celui de la poursuite en cours. Cependant, de nombreuses études ont démontré clairement que ce processus de ségrégation pouvait être mis à mal en fonction du contexte visuel (Spering & Gegenfurtner, 2007 ; Niemann & Hoffman, 1997 ; Masson et al., 1995 ; Kimmig et al., 1992, Figure 2.4). Dans le cas d'une poursuite sur un fond texturé statique, plusieurs auteurs ont observé que ce contexte dégrade les deux phases de la poursuite, initiation et maintenance.

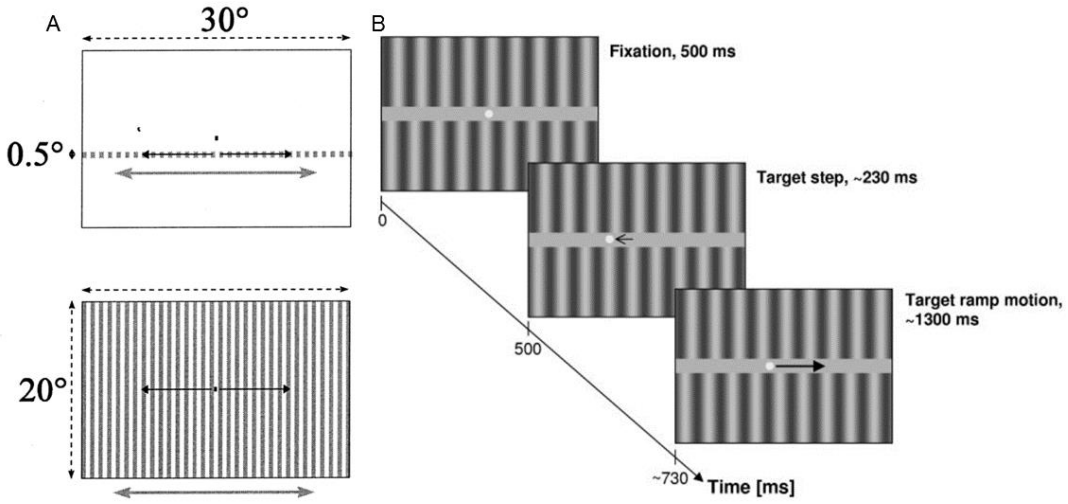


Figure 2.4 Deux exemples de stimuli et procédures. A. Stimuli utilisés par Niemann & Hoffman (1997). Deux fonds texturés dont l'amplitude spatiale a été variée (0.5°/20°).Flèches noires indiquent le mouvement de la cible, flèches grises les mouvements du fond. B.Stimuli et procédure « step-ramp » utilisée par Spering & Gegenfurtner (2007).

Lors de la phase d'initiation, les résultats établissent une réduction de l'accélération initiale et de la vitesse qui varie de 9% à 60% en comparaison à une poursuite faite sur un fond homogène (Keller & Kahn, 1986 ; Kimmig et al., 1992 ; Masson et al., 1995). Lors de la phase de maintenance, les résultats montrent une réduction de 5 à 20% de la vitesse de l'œil (Collewijn & Tamminga, 1984 ; Keller & Kahn, 1986 ; Kimmig et al., 1992 ; Niemann & Hofmman, 1997). Dans le cas où ce contexte visuel bouge dans la même direction que celle de l'objet suivi, les résultats montrent une influence positive de ce type de contexte, pour les deux phases. On constate une augmentation de la vitesse initiale de l'œil pouvant aller jusqu'à 38% (Masson et al., 1995) et une augmentation de 14 à 28% de la vitesse oculaire pendant la phase de maintenance (Spering & Gegenfurtner, 2007; Masson et al., 1995 ; Niemann & Hoffman, 1997).

Si la distinction des effets sur la poursuite est claire concernant l'effet d'un fond statique texturé et d'un fond en mouvement dans la même direction que celle de la poursuite, les résultats sont plus contradictoires pour d'autres configurations. Lorsque le fond visuel bouge dans une direction opposée à celle de la poursuite, les résultats montrent une augmentation de l'accélération (Niemann & Hoffman, 1997), mais aussi une diminution de la vitesse initiale (Masson et al., 1995). Pour la phase de maintenance une augmentation dans la vitesse de poursuite a été observée dans l'étude de Spering et Gegenfurtner (2007), alors que Masson et al., (1995) et Niemann et Hoffman (1997) ont observé une diminution de la vitesse oculaire d'environ 12% par rapport à la vitesse d'une poursuite sur fond homogène. Cette inconstance dans les résultats observés

peut être expliquée par des différences méthodologiques dans les procédures utilisées (Born et al., 2000), notamment chez Masson et al. (1995) qui ont utilisé une procédure « ramp », positionnant la cible dès le début au centre de l'œil, alors que Niemann et Hoffman (1997) ont utilisé une procédure « step-ramp », dans laquelle la cible apparait en périphérie. Ces influences méthodologiques semblent cohérentes au regard des observations de Lisberger & Westbrook (1985) qui indiquent que la poursuite à l'initiation est sensible à la position initiale de la cible.

iv. La nature du stimulus visuel de la poursuite oculaire

La majorité des tâches portant sur la poursuite oculaire utilise la poursuite d'une cible qui produit une information rétinienne lorsqu'elle se met à bouger. Cependant l'acception générale qui consiste à dire que nous poursuivons le stimulus rétinien, a été complétée par un certain nombres d'études, qui ont mis en évidence notre capacité à poursuivre un mouvement perçu plutôt que lié au mouvement rétinien (Steinbach, 1976 ; Wyatt & Pola, 1979 ; Behrens & Grisser, 1979 ; Wyatt et al.,1994; Madelain & Krauzlis, 2003b). Steinbach (1969) a montré la capacité des sujets à poursuivre le centre invisible d'une roue se déplaçant horizontalement, stimulus qui n'induit aucun stimulus rétinien, mais qui sous-tend le mécanisme de sélection par le vecteur moyen des signaux de mouvement présent dans l'environnement. Les résultats obtenus avec de tels stimuli, qui produisent un mouvement apparent, ont démontré que si les paramètres spatiaux et temporels utilisés pour générer ce mouvement étaient ajustés correctement, la réponse de poursuite était identique à celle générée en réponse à un mouvement réel (Krauzlis & Madelain, 2003b ; Lamontagne et al., 2002). Ce lien entre la perception du mouvement, et la poursuite oculaire a été confirmé en étudiant la réponse de poursuite à des modulations du signal de mouvement perçu, alors que le mouvement physique d'un objet était maintenu constant. Les résultats indiquent que la poursuite peut être modulée par les changements liés au mouvement perçu (Stone, Beutter & Lorenceau, 1996, 2000).

Si la poursuite est modulée par la perception du mouvement, l'inverse est également vrai Madelain & Krauzlis (2003b) ont montré que la perception d'un changement de direction était plus rapide lorsqu'elle engageait un mouvement de poursuite que lorsque le changement était déterminé visuellement. Schütz et al., (2008) ont constaté une amélioration généralisée des seuils de détections à des informations de couleurs, ou de luminance pendant la poursuite, en comparaison à une tâche de fixation.

Les signaux visuels pris en compte par le mouvement de poursuite conduisent à des modulations différentes, selon leurs propriétés visuelles et la phase à laquelle ils sont visibles. Néanmoins la contribution du signal visuel seul, n'est pas suffisante pour permettre au système de s'adapter de manière rapide et adéquate.

2.3.2 Influences des signaux extra-rétiniens sur la poursuite oculaire

La poursuite est guidée par l'intégration du signal visuel, mais se réalise également grâce à la contribution de signaux extra-rétiniens qui interviennent dans les mécanismes de ségrégation, de suppression du réflexe opto-cinétique, et par la mise en jeu de la copie d'efférence. D'autres signaux extra-visuels ont été mis en jeu dans la génération de poursuite oculaire. La nature de ces signaux a été caractérisée par des études montrant que la poursuite pouvait être modulée par des processus cognitifs de plus haut niveau, qui intervenaient au cours de la phase d'initiation et de la phase de maintenance de la poursuite (Kowler,1989 ; Becker & Fuchs, 1985 ; Barnes, 2008). Kowler & Steinman (1979), ont démontré notre capacité à générer des mouvements de poursuite anticipés, consistant à la génération d'un mouvement construit sur la prédiction de l'apparition d'une cible réelle en mouvement. Kowler (1989) a questionné si cette capacité à générer ces mouvements était le résultat d'un apprentissage oculomoteur lié à la répétition des essais, ou si cela impliquait un processus cognitif tel que la prédiction. Dans son étude, l'auteure a demandé à des sujets de poursuivre une cible dont la trajectoire pouvait prendre deux directions. Dans la première condition le sujet n'était pas informé de la direction que la cible allait prendre. Dans la seconde condition, un indice visuel ou sonore présent en début d'essai informait le sujet sur la direction que la cible allait adopter. Lorsque le sujet ignorait la direction à venir de la cible, elle a démontré que le sujet produisait un mouvement de poursuite anticipé dont la latence était influencée par les essais précédents. Lorsque le sujet était informé par l'indice visuel ou sonore, l'influence des répétitions précédentes diminuait au profit de la prédiction produite par l'information donnée en début d'essai. En plus de l'intégration d'une information donnée par un indice visuel ou auditif visant à anticiper la trajectoire de la cible, les signaux extra-rétiniens peuvent conduire à la génération de mouvements de poursuite anticipés vers de nouvelles trajectoires, soulignant une généralisation de cette contribution à d'autres contextes (Jarret et Barnes, 2001).

Dans une procédure, impliquant une disparition temporaire ou complète de la cible, Becker & Fuchs, (1985) ont montré que bien que la vitesse de l'œil chutait rapidement après la disparition de la cible, elle se maintenait à un niveau résiduel autour de 60 % de la vitesse de la cible lorsque les essais étaient répétés, et 40 % lorsque les essais étaient randomisés. De plus, Bennet & Barnes (2003) ont fourni une description précise des patterns de vitesses que l'on pouvait observer lorsque la cible disparaissait puis réapparaissait.

La figure 2.5 nous permet d'observer trois profils de vitesse de l'œil lors de trois

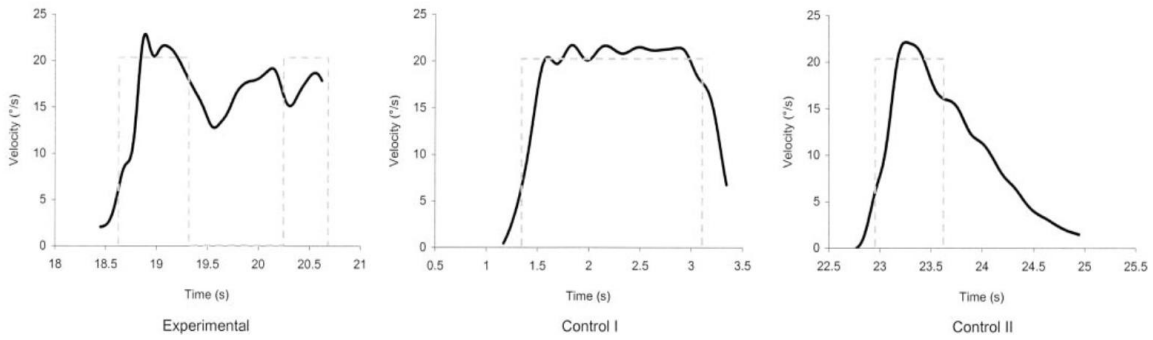


Figure 2.5 Illustration des profils de vitesse observés dans différentes conditions de poursuite de cible. Le profil de gauche illustre la vitesse de l'œil dans le cas où la cible disparait pendant 900 ms avant de réapparaitre. Le profil du milieu illustre la vitesse de l'œil dans le cas où la cible est visible tout au long de l'essai. Le profil de droite illustre le cas où la cible disparait au cours de l'essai sans réapparaitre. La courbe noire sur chaque panel représente la vitesse de l'œil, les lignes pointillées grises illustrent le profil de vitesse de la cible. (Graphiques issus de Bennet & Barnes, 2003).

conditions de visibilité de la cible. Selon le comportement de la cible, le mouvement de poursuite va être altéré, du maintien précis (Control I, Figure 6, b) lorsque la cible en mouvement est visible, jusqu'à l'extinction du mouvement (Control II, Figure 6,c) lorsque la cible disparaît complètement. Lorsque le sujet après répétitions a pu intégrer des informations relatives au comportement de la cible, dans le cas où celle-ci disparait puis réapparait (Experimental, Figure 6, a), la vitesse de l'œil chute rapidement, puis une phase d'accélération est constatée quelques millisecondes avant la réapparition de la cible.

Dans une procédure similaire impliquant la disparition puis la réapparition d'une cible, Madelain et Krauzlis (2003a) ont mis en évidence la capacité d'adaptation du système de poursuite, dans une procédure d'apprentissage à long terme (plusieurs sessions réparties sur plusieurs jours), au terme de laquelle, les sujets ont été capables de maintenir leur mouvement de poursuite au même niveau de performance que dans la

condition où la cible était visible en permanence. Afin de savoir si l'apprentissage était spécifique à la tâche, ils ont testé la généralisation de cet apprentissage à d'autres contextes visuels connus pour dégrader le mouvement de poursuite, comme la poursuite sur un fond texturé. Ils ont observé que l'effet dégradant de ce fond disparaissait après apprentissage, soulignant un renforcement de la contribution des signaux extra-rétiniens au maintien de la poursuite oculaire.

Les mécanismes liés au processus de prédiction sont de deux ordres (Barnes, 2008) ; (i) ils permettent de s'adapter à des changements rapides de la dynamique de la cible sélectionnée, que ce soit dans des changements de vitesse ou de trajectoire, impliquant un mécanisme de prédiction à court termes (Deno et al., 1995), (ii) ils peuvent conduire dans une procédure adéquate, à générer un mouvement préprogrammé, moins sensible aux informations sensorielles et donc de le généraliser à d'autres contextes (Madelain & Krauzlis, 2003a), impliquant ce que Barnes définit comme une mémoire à long-terme.

Cet ensemble d'observations comportementales et d'interprétations, permet d'établir (i) que la poursuite est le résultat d'un processus d'intégration complexe, impliquant la combinaison d'un signal de mouvement rétinien ou perçu, d'un signal issu de la génération de la commande motrice (copie d'efférence), et de signaux extra-rétiniens reflétant la participation de processus cognitifs ; (ii) que la contribution de ces signaux est dynamique, et peut être influencée par un nombre important de contextes. La compréhension de ce processus d'intégration a été étoffée en parallèle par de nombreuses études neurophysiologiques visant à établir les structures cérébrales impliquées dans le mouvement de poursuite oculaire.

2.4 Structures cérébrales de la poursuite oculaire

Le traitement du signal visuel de mouvement, est géré au sein du cerveau par la voie dorsale, en opposition à la voie ventrale responsable du traitement des informations de formes/objets (Livingstone & Hubel, 1988 ; Ungerleider & Haxby, 1994)..

La figure 2.6 est une représentation simplifiée des structures impliquées dans la génération de poursuite oculaire, et ne reflète pas l'ensemble des interactions connues

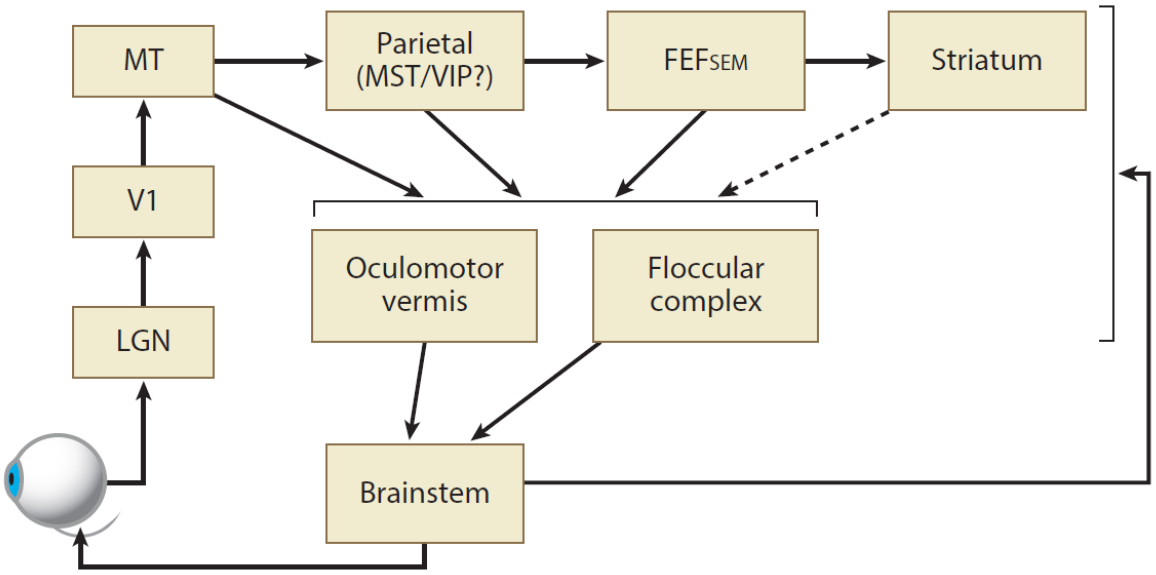


Figure 2.6 Schéma des principales structures et voies cérébrales impliquées dans la poursuite oculaire. Abbréviations : LGN, corps genouillé latéral ; V1, cortex visuel primaire ; MT, aire médio-temporale ; MST, aire médio-temporale supérieure ; FEF_{SEM}, région du champ oculomoteur frontal impliquée dans la poursuite oculaire. (issue de Lisberger, 2015.)

et potentiellement existantes entre ces structures. La poursuite oculaire étant déclenchée par la détection d'un signal de mouvement, la voie visuelle responsable du traitement de ce signal est particulièrement importante dans le processus de génération du mouvement oculaire. Comme évoqué dans l'introduction, le signal lumineux projeté sur la rétine, va provoquer une réponse des cellules ganglionnaires rétiniennes qui est transmise au corps géniculé latéral (LGN), qui amorcent la séparation entre la voie parvocellulaire et la voie magnocellulaire responsable de la perception du mouvement. L'aire V1 est responsable du traitement précoce de l'information visuelle, notamment d'un encodage locale de la direction (Hawken et al., 1988) et dont les réponses projettent directement sur l'aire medio-temporale (MT).

2.4.1 Rôle de l'aire médio-temporale dans la poursuite oculaire

L'aire MT est une structure corticale majeure impliquée dans le système de poursuite, elle est constituée de neurones sensibles à la direction (Ilg, 2008), à la vitesse du mouvement (Newsome et al, 1988), notamment à des vitesses comprises dans un intervalle pertinent pour la poursuite oculaire (Maunsell & Van Essen, 1983 ; Albright, 1984) et à l'accélération (Lisberger et Westbrook, 1985). Les observations faites sur l'influence du contexte visuel abordées précédemment, sont cohérentes avec l'idée que le mouvement relatif d'une scène visuelle est une caractéristique importante dans le contrôle de la poursuite, caractéristique sous tendue par les mécanismes de sensibilité centre-contour des neurones de l'aire MT. Ces neurones possèdent des champs récepteurs, sensibles à la lumière, qui possèdent une structure centre-contour, qui vient faire intervenir des mécanismes et sensibilités spatiales au mouvement différentes (Born et al., 2000). Cette structure centre-contour est une composante du mécanisme de ségrégation entre le mouvement poursuivi et le mouvement global induit par le déplacement des yeux. Certains neurones ont une sensibilité en contour qui va être la même que celle de la réponse centrale, cette interaction va permettre d'intégrer (et à termes de poursuivre) des signaux de mouvement provenant d'une surface visuelle plus importante. D'autres neurones possèdent des champs récepteurs dont la sensibilité à la direction en contour, est antagoniste à celle du centre. Cette structure antagoniste sensible aux informations de mouvement local, interagit de deux manière différentes ; la réponse du contour inhibe la réponse du centre, ou renforce la réponse du centre (Tanaka et al., 1986 ; Born & Tootell, 1992).

Cette structure particulière permet d'avoir plusieurs types de cellules sensibles à des caractéristiques du mouvement. Le signal visuel va activer un ensemble de neurones sensibles à la direction et à la vitesse du mouvement perçu, et c'est la réponse moyenne d'un pouls de neurone, illustrée dans des interprétations computationnelles par le vecteur moyen, qui va permettre une réponse adéquate de poursuite oculaire (Lisberger, 2015). Cette modélisation du comportement des neurones visuels a été confirmée par deux observations : (i) La réponse de poursuite à deux cibles identiques en vitesse et direction, bougeant simultanément, correspond bien au vecteur moyen des réponses de poursuite observées pour chacune des cibles séparément (Ferrera & Lisberger, 1997), (ii) L'interaction entre le mouvement d'une cible et les

microstimulations effectuées dans MT produit une réponse de poursuite qui est le mieux définie par le vecteur moyen des effets attendus de la stimulation et du stimulus visuel (Groh et al. 1997, Born et al. 2000). Néanmoins, cette modélisation de l'estimation moyenne de la vitesse, ne permet pas de rendre compte de toutes les réponses observées dans MT, pour certaines formes et contrastes de cible (Lisberger, 2010). Les réponses des neurones de l'aire MT, sont liées aux signaux visuels et ne permettent pas de justifier l'intégration de signaux extra-rétiniens (Newsome et al., 1988, Ilg & Thier, 2003).

2.4.2 Rôle de l'aire médio-temporale supérieure dans la poursuite oculaire

L'aire visuelle à laquelle on attribue, entre autre, l'intégration de ces signaux extra-rétiniens est l'aire médio-temporale supérieure. Ilg & Thier (2003) ont étudié les réponses de neurones des aires MT et MST chez le singe, dans un cas impliquant la poursuite d'un signal de mouvement réel, ou impliquant la poursuite d'un signal de mouvement imaginaire, similaire aux stimuli utilisés chez Steinbach (1969) ou Wyatt et al. (1983). Ils ont observé que lors de la tâche de poursuite du mouvement imaginaire, l'activité des neurones de l'aire MT était significativement différente en comparaison de leur activité durant la tâche de poursuite du mouvement réel, confirmant la sensibilité exclusive de ces neurones au signal visuel. Dans leur étude, parmi 356 neurones sélectionnés de l'aire MST, 178 neurones n'ont pas montré de différence significative de leur activité entre les deux tâches de poursuite. De par leur structure, l'absence de différence dans leur réponse entre les deux tâches, pourrait être expliquée par le fait que de grands champs récepteurs auraient permis d'intégrer l'information de mouvement visuel périphérique. Afin de vérifier cette hypothèse, ils ont testé la réponse de ces neurones lors d'une stimulation visuelle passive, dans laquelle ils ont déplacé la cible imaginaire pendant que les singes réalisaient une tâche de fixation. Ils ont identifié parmi les 178 neurones, 85 neurones qui n'ont émis aucune activité pendant cette tâche, confirmant la contribution d'un signal extra-rétinien pendant la poursuite oculaire. Les 93 neurones restant ont été identifiés comme partageant la même propriété que les neurones de l'aire MT établissant une sensibilité spécifique au signal visuel. Ces résultats viennent confirmer les observations réalisées précédemment (Newsome et al, 1988 ; Fukushima et al, 2002), dans lesquelles l'activité de certains neurones MST avaient été démontrées pendant la phase de maintenance de la poursuite, et ce, alors que l'image rétinienne de l'objet est stable.

Une partie des réponses neuronales de l'aire MST, est projetée vers une aire du cortex frontal moteur impliquée dans la poursuite, le champ oculomoteur frontal (FEF).

2.4.3 Rôle du champ oculomoteur frontal

Gottlieb et al, (1984) ont identifié l'activation d'une petite zone spécifique du FEF, pendant une tâche de poursuite, tandis que le reste du FEF semble participer au réseau responsable de la génération des saccades. Le FEF_{SEM} est constitué de neurones dont l'activité dépend de la nature de l'information, rétinienne, ou extra-rétinienne tout comme l'aire MST dont elle reçoit des projections (MacAvoy et al., 1991 ; Gottlieb et al., 1994 ;Tanaka & Lisberger, 2002, Lisberger,2010). En provoquant une lésion du FEF_{SEM} chez des singes, MacAvoy et al., (1991) ont observé que la poursuite de cible basée sur les signaux visuels, liée à la contribution de neurones sensibles à la direction dans cette région, pouvait être dégradée fortement, avec un récupération partielle de cette capacité au cours du temps. Après la lésion, les mouvements impliquant la participation des seuls signaux extra-rétiniens comme les mouvements anticipés de poursuites étaient complètement abolis, sans constater de récupération de cette capacité longtemps après la lésion. Ces observations suggèrent le rôle particulièrement important du FEF_{SEM} dans la contribution des mouvements de poursuite sous-tendus par des aspects cognitifs plutôt que visuels.

2.4.4 Rôle du cervelet

Les aires MT, MST et FEF, projettent sur le cervelet et les régions oculomotrices du tronc cérébral qui sont responsables de la génération de la commande motrice et de l'exécution de celle-ci (Lynch & Tian, 2006; Ono & Mustari, 2009). Le cervelet comporte deux sous-régions particulièrement importantes pour la génération de la commande motrice de la poursuite oculaire, une aire complexe formée par le flocculus et le paraflocculus ventral (VPF), et le vermis oculomoteur. Des lésions effectuées dans le VPF et le flocculus, provoquent une réduction importante du gain de la poursuite pendant celle-ci mais moins que lorsque le cervelet entier était retiré (Zee et al., 1981), témoignant d'une contribution globale de cette structure dans la génération de poursuite oculaire.

2.4.5 Substrat cérébral de la copie d'efférence

Les informations projetées par le tronc cérébral au structure MST, FEF et au cervelet, illustrées par la flèche de rétroaction sur la Figure 2.6, représente l'hypothèse

neurophysiologique de la copie d'efférence. D'un point de vue générale, la présence dans chacune de ces structures de cellules activent pendant des phases de la poursuite impliquant uniquement la participation de signaux extra-rétiniens suggèrent le réseau dans laquelle cette copie est représentée. Le substrat neurophysiologique de ces interactions est encore à décrire de manière plus précise (Lisberger, 2015).

2.5 Le contrôle volontaire des mouvements de poursuites

2.5.1 Un niveau cognitif ?

La poursuite oculaire est généralement considérée comme un mouvement volontaire. Pourtant cet aspect de la poursuite ne semble se résumer qu'à la décision de sélectionner une cible à poursuivre et d'arrêter le mouvement en cours. L'entre-deux, définit par l'implication d'un mécanisme de contrôle en boucle fermée reflète l'échelle temporelle très courte sur lequel le système de poursuite intègre les informations, qui lui permet une grande capacité d'adaptation aux modulations liées au contextes.

En revanche, ce système de contrôle ne permet pas de générer des mouvements contrôlés en vitesses et en trajectoires, de manière consciente par l'agent qui produit le mouvement. Cette réalité est généralement soulignée par notre incapacité à produire une poursuite en absence d'un signal de mouvement. D'une certaine manière cette boucle de contrôle sensorimotrice, ne possède pas de niveau cognitif conscient (Paillard, 1985). Une des raisons consiste dans le fait que comparer à d'autres systèmes moteurs chez l'humain, notamment lors d'une interaction avec un objet, le système de poursuite ne bénéficie pas d'une intégration de la conséquence sensorielle du mouvement, qui peut être traduite par l'estimation de la conséquence que le mouvement va produire sur le contexte. Le système de poursuite ne bénéficie pas d'informations extrinsèques, telle que celle qui peut être impliquée par le grattement d'un doigt sur une feuille de papier, qui résulte d'entendre la conséquence de notre action motrice ou de voir son doigt bouger.

2.5.2 Couplage sensorimoteur de la poursuite

Parce qu'interagir sur notre environnement avec le regard est particulièrement compliqué (dans le sens modifier l'environnement), la poursuite oculaire a néanmoins été étudiée au travers d'interactions faisant intervenir un autre système moteur impliquant une action volontaire. Une des tâches utilisées consiste à étudier la poursuite d'un objet déplacé par le sujet lui-même, le mouvement d'un bras dans le

noir, ou le déplacement d'une cible visuelle. Les résultats ont montré que ce couplage était particulièrement bénéfique pour la poursuite oculaire, par l'observation de gains plus élevés, d'un nombre réduit de saccades et d'un délai temporel réduit entre la cible et la position de l'œil, que lorsque le mouvement de la cible à poursuivre était indépendant du sujet (Angel & Garland, 1972 ; Gauthier & Hofferer, 1976 ; Gauthier et al., 1988, Landelle et al., 2016). Le système de poursuite semble bénéficier dans ce cas précis des informations de planification et d'anticipation générées par la boucle sensorimotrice impliquée par la tâche motrice.

2.5.3 Contextes poursuite-dépendants

Les contextes principaux étudiés dans les chapitres à venir, revêtent un aspect intéressant au regard de la conséquence sensorielle de la poursuite sur son environnement et du couplage sensorimoteur. Nous avons étudié l'influence de contextes visuels et auditifs qui émergent en fonction du mouvement des yeux. Une illusion de mouvement reverse-phi qui est induite par le mouvement de poursuite oculaire, et la production d'un signal auditif corrélé à la vitesse des mouvements oculaires. Ce type de signal, théoriquement perceptible par le sujet, est défini dans la littérature sur le contrôle moteur comme une information portant sur la connaissance de la performance (« Knowledge of Performance » ; Hartveld & Hegarty, 1996). Ce procédé a montré qu'il pouvait moduler l'apprentissage moteur et constituer un signal fiable pour le sujet, lui permettant de créer un signal d'erreur en fonction de la tâche demandée et du mouvement exécuté, aboutissant à la génération d'une connaissance consciente et actualisée du mouvement qu'il est train de produire (Cirstea et al., 2006). Nous discuterons dans le chapitre 5 de l'éventuel rôle qu'ont pu jouer les contextes étudiés dans l'apprentissage, et de leur influence sur la génération de mouvements de poursuite volontaire.

CHAPITRE 3

Effet d'une illusion de mouvement reverse-phi induite sur la poursuite oculaire

3. Introduction

La réalisation de mouvements de poursuite se base sur une combinaison d'informations rétiniennes et extra-rétiniennes. Nous savons que selon les protocoles ou les tâches demandées, la pondération de ces informations influence la manière dont est générée la poursuite. Les effets de contexte décrits dans le chapitre précédent indiquent que le glissement rétinien d'un fond statique structuré, créé par la poursuite oculaire d'une cible mobile, n'est pas totalement supprimé ou ignoré, mais entraine une diminution, anisotrope, du gain de la poursuite (Lindner et al., 2001 ; Niemann & Hoffman, 1997).

Ces effets sont le plus souvent attribués au fait que la sélection attentionnelle de la cible mobile, et sa ségrégation d'avec le fond, est imparfaite et que le calcul de la commande oculomotrice s'appuie sur une vitesse moyenne de la cible incluant des mesures de la vitesse du fond, qui, étant nulle, tend à diminuer l'estimation de la vitesse locale de la cible. Néanmoins lorsque le fond visuel bouge dans le même sens que celui de la cible, et donc des yeux, pendant la poursuite, les effets montrent une amélioration du gain, et des vitesses supérieures à une condition de poursuite sur fond homogène. Plus encore, nous savons que nous sommes capables de poursuivre le signal de mouvement perçu plutôt que le stimulus rétinien, généré par deux cibles extra-fovéales ou une illusion de mouvement (Steinbach, 1969 ; Behrens & Grïsser, 1979). Ceci suggère que les neurones des voies visuelles impliquées dans l'analyse du mouvement continuent de générer des signaux qui sont utilisés pour le calcul de la commande oculomotrice, et ceux même en absence de signal rétinien. D'autre part, les résultats observés dans le cas où le stimulus rétinien disparait temporairement font état d'une dégradation de la poursuite, qui se maintient néanmoins à une vitesse

résiduelle, et peut être modulée en fonction de l'expérience des sujets et de la réapparition de la cible.

Ces résultats sont sous-tendus par les observations de plusieurs études d'électrophysiologie enregistrant les activités neuronales pendant la poursuite oculaires dans les aires MT et MST (Komatsu & Wurtz, 1988a,b ; Newsome et al 1988). Dans l'aire MT, les neurones répondent uniquement au signal rétinien mis en jeu au cours de la poursuite oculaire, impliqués dans le mécanisme de ségrégation. Des neurones présents dans MST, le FEF et le cervelet sont actifs même lorsque le signal rétinien est nul ou supprimé (Ilg & Thier, 2003 ; Fukushima et al, 2002), et sont responsables des mécanismes mis en jeu lors du maintien de la poursuite oculaire lorsque le signal rétinien est absent ou supprimé. Enfin, des études montrent néanmoins que certaines structures statiques dont les propriétés de contrastes et de luminances varient au cours du temps seraient susceptibles de fournir un signal de mouvement pertinent au système de poursuite oculaire (Spillman et al, 1997 ; Lorenceau, 2012). Cependant ces études n'ont pas complétement caractérisé les paramètres de ce type de contexte qui pourraient être important dans la génération et/ou le maintien de la poursuite.

Pour approfondir ces remarques et processus évoqués, nous avons enregistré les mouvements des yeux pendant que les sujets avaient pour tâche de suivre une cible, laquelle disparaissait après un délai fixe, derrière des masques dont les textures prenaient différentes caractéristiques : une texture uniforme visible ou invisible (même couleur que le fond), une texture de disques statiques, ou une texture de disques dont la polarité de contraste était changée au cours du temps. L'hypothèse neurale que nous posons sur l'effet de cette texture est qu'elle est susceptible d'évoquer une réponse reverse-phi dans les aires du mouvement (MT, MST, V1), qui d'un point de vue comportemental se traduirait par un meilleur maintien de la poursuite en absence de signal de mouvement explicite.

3.1 Le reverse-phi

Le stimulus, dit « reverse-phi », est constitué de disques statiques répartis aléatoirement sur un écran, dont la polarité de contraste change rapidement au cours du temps. Quand les yeux sont statiques, le stimulus parait avoir un très faible

contraste du fait de l'intégration temporelle de contrastes de polarités opposées. Une perception illusoire de mouvement survient pendant la poursuite car les changements de polarité ponctuels se produisent dans le voisinage proche les uns des autres sur la rétine. Ainsi, la combinaison du glissement rétinien et des changements de la polarité du contraste crée un profil de spatio-temporel de luminance équivalent à un stimulus en mouvement appelé le mouvement « reverse-phi » (Anstis, 1970; Anstis & Rogers, 1975; Sato, 1989). Cette illusion de mouvement « reverse-phi », que nous appellerons

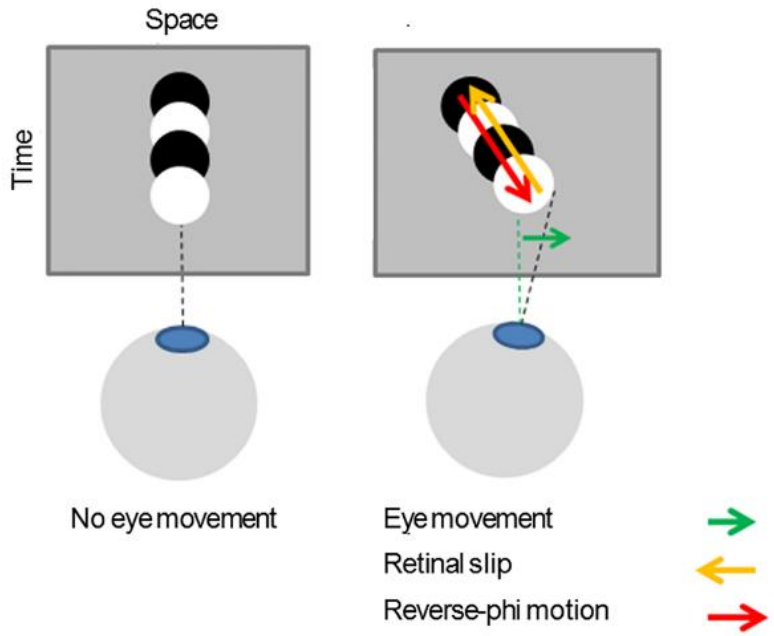


Figure 3.1 Illustration de l'IMRP, la direction de mouvement induit est la même que les yeux : le profil spatio-temporel de luminance provoqué quand un disque change de contraste est déplacé sur la rétine par le mouvement de poursuite correspond au stimulus de « reverse-phi motion ».

IMRP, a pour particularité de provoquer une perception de mouvement dans la même direction que celle des yeux (voir Figure 3.1).

On sait qu'un changement de sensibilité de direction est identifié dans les neurones de l'aire MT lorsqu'ils sont stimulés avec un stimulus « reverse-phi» (Livingstone & Conway, 2003 ; Krekelberg & Albright, 2005). Dans leur étude menée sur trois macaques, Krekelberg et Albright observent les réponses de neurones de l'aire MT sensibles à la direction, à deux stimulus. Un stimulus induisant un mouvement phi,

l'autre induisant un mouvement reverse-phi (Figure 3.2, A). Les macaques avaient pour tâche de reporter la direction perçue à l'aide d'une saccade.

Les auteurs ont enregistré l'activité de neurones MT, sensibles à un mouvement phi à 315° (Figure 3.2, B). L'équivalent reverse-phi de ce stimulus génère un mouvement perçu dans la direction opposée au déplacement physique, soit 135°. On peut voir sur les différents histogrammes illustrant la fréquence de réponses d'un neurone (Figure 3.2, C), que le neurone répond à un stimulus phi dont la direction est 315°, mais ne répond pas à un stimulus phi de 135°. En revanche, pour un stimulus reverse-phi dont le déplacement spatial est à 135° et donc induit une perception du reverse-phi à 315° on constate une fréquence importante du taux de réponses du neurone. Ce résultat vient mettre en lumière qu'il existe au sein de l'aire MT, des neurones sensibles au mouvement reverse-phi induit.

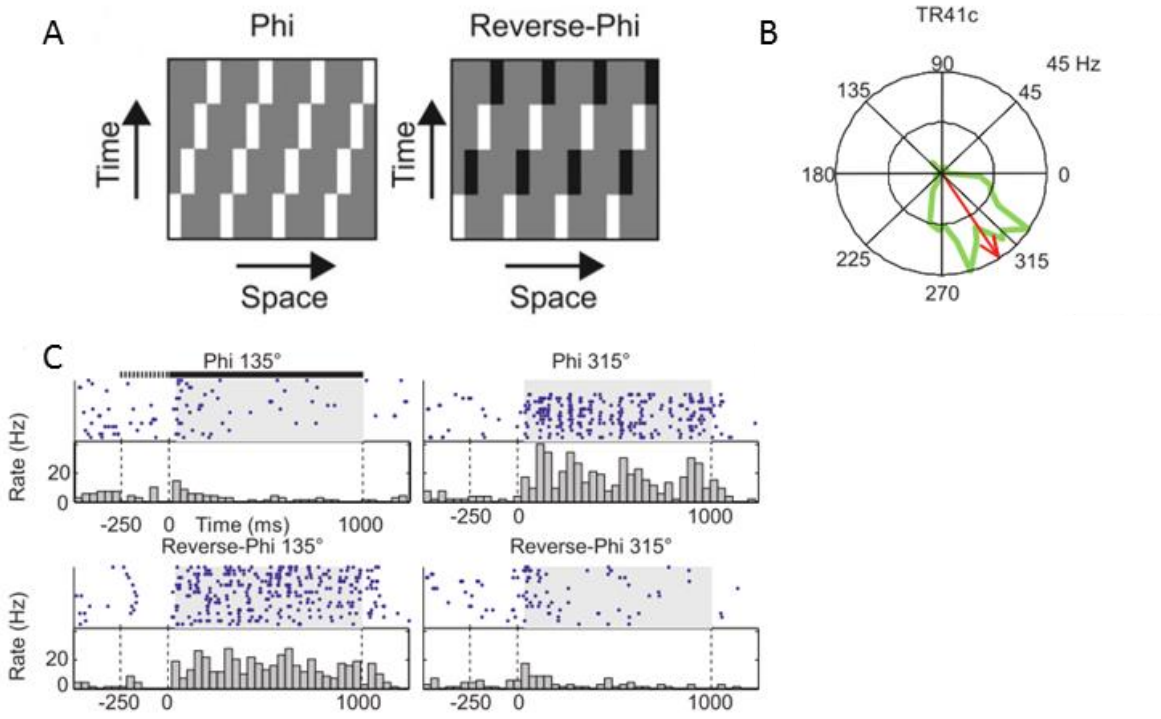


Figure 3.2 Issue de Krekelberg & Albright, 2005. A : Schéma des deux stimuli utilisés par les auteurs. B. Courbe de sensibilité à la direction d'une cellule enregistrée. La courbe verte illustre l'ensemble des directions pour lesquelles la cellule a déchargé. La flèche rouge illustre le vecteur moyen définissant la direction à laquelle la cellule est sensible (~315°). C. Représente la fréquence de réponses des neurones sélectifs à un déplacement physique à 315° pour chaque stimulus.

Cette observation est en accord avec le modèle d'énergie de mouvement dans lequel les unités spécifiques de directions inversent leur réponse quand elles sont activées par des stimuli qui inversent leur contraste au cours du temps (Adelson & Bergen,

1985 ; Livingstone & Conway, 2003 ; Mo & Koch, 2003). Par conséquent, la réponse à un signal de mouvement induit par l'œil provoquée en MT (et probablement dans les aires V1 et MST) pendant la poursuite oculaire pourrait en principe contribuer à la génération d'une commande motrice comme celle de maintenir la poursuite pour une longue période (Lorenceau, 2012).

Cependant, nous avons observé dans la présente étude, que certains participants éprouvaient des difficultés à maintenir leur poursuite oculaire, en dépit de l'hypothèse que nous venons d'exposer. Ces difficultés nous permettent de suggérer que la capacité d'exploiter cette IMRP induite peut dépendre de plusieurs facteurs : la vitesse de l'œil en fonction du profil spatio-temporel de luminance, de la fonction de sensibilité des neurones réceptifs aux signaux de mouvements ; la proportion de suppression, si présente, exercée par le glissement rétinien induit par le mouvement de l'œil, probablement à cause des signaux efférents (Lindner et al, 2001 ; Lindner & Ilg, 2006) ; enfin l'inférence active pendant la disparition de la cible peut différer parmi les individus et selon les populations (e.g. patients schizophrènes et troubles associés, Adams et al., 2012 ; Spering et al., 2013 ; personnes âgées : Sharpe & Sylvester, 1978) ou corréler des sensibilités spécifiques à des vecteurs de mouvement différents (Wilmer & Nakayama, 2007).

La première étude que nous avons menée au cours de ce projet a pour but d'essayer de comprendre et de caractériser les paramètres pertinents de cette texture qui permet d'induire l'IMRP, comparativement aux trois autres textures testées. Les mesures que nous avons établies se basent sur l'étude du gain de vitesse et de la fréquence d'apparition des saccades, pendant la période durant laquelle la cible est visible, mais également, et c'est notre période d'intérêt premier, pendant la période durant laquelle la cible disparait. Puis, dans une seconde expérience, nous avons focalisé notre questionnement sur l'effet des fréquences de changement de polarité. Dans une troisième expérience, nous avons étudié l'effet sur la poursuite oculaire, de la densité et la taille des éléments composant la texture. Dans une dernière expérience nous avons testé différents profils de luminance, pour savoir si le changement de polarité pouvait être seul responsable ou pas de cette habilité à maintenir la poursuite.

Etude 1 : Etude de la maintenance de la poursuite oculaire grâce à l'illusion de mouvement reverse-phi induite.

A. Expérience n° 1 : Influence des masques sur la poursuite lisse après la disparition de la cible.

A.1. Méthode et stimuli

A.1.1 Participants

Un total de 10 sujets, recrutés dans le département des Sciences Cognitives, ont participé à l'étude (âge : de 22 à 33 ans, 3 hommes). Neuf d'entre eux ne connaissaient pas le but de l'étude et n'avaient aucune expérience en oculométrie. Tous les participants étaient en bonne santé et avaient une vision normale ou corrigée.

A.1.2 Setup et stimuli visuel

Les participants étaient assis dans un fauteuil matelassé, et leur tête était maintenue par une mentonnière pour minimiser les mouvements de tête parasites au cours de l'expérience. Il était demandé à chaque sujet de trouver une posture confortable en ajustant la mentonnière et la hauteur du fauteuil. Les positions verticale et horizontale de l'œil gauche ont été enregistrées via un système Remote Eyelink 1000 (Sr Research ldt) à un taux d'échantillonnage de 1 kHz. Un écran de diffusion des stimuli (écran BenQ 24 pouces, 1024x768 de résolution et un taux de rafraichissement de 120 Hz) était placé à 80 cm des yeux du sujet. Un logiciel développé au sein du laboratoire, JEDA (Lorenceau et Humbert, 1990) diffusait les stimuli sur l'écran, et enregistrait les informations temporelles liées à la présentation des stimuli (utilisé pour des analyses post hoc).

°). La cible était un « bull-eye ring » (anneau : diamètre = 0.74 °, luminance = 0.08802 cd/m² ; disque centrale : diamètre = 0.37°, luminance = 0.08802 cd/m²). Chaque masque était défini comme une surface rectangulaire (largeur : 9.3°, hauteur : 27.2°). Deux masques étaient de type homogène, soit visible (luminance : 12.6 cd/m²) ou invisible (même luminance que le fond, 14.6 cd/m² ; Figure 3.3,A et B). Les deux autres masques étaient remplis de disques (n = 300, diamètre d'un disque = 1.11°). Pour l'un des masques la polarité de contraste des disques alternait entre +6% ou -6% autour de la luminance du fond au cours du temps. Les disques dans chacune des conditions

texturées étaient répartis aléatoirement (provoquant parfois des superpositions) sur la surface rectangulaire. Pour la condition texturée statique, la moitié des disques présentés avait pour luminance +6% et l'autre moitié -6% au sein de la surface, dans le but de préserver, en moyenne, la même luminance que pour la condition de changement de polarité (Figure 3.3,C).

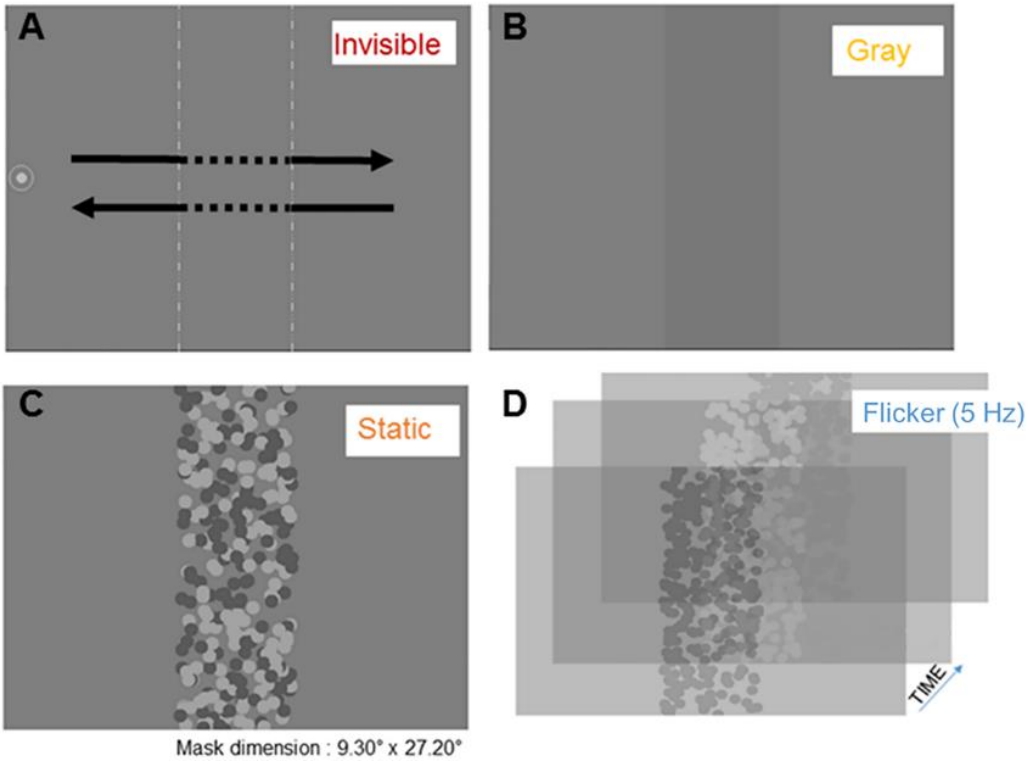


Figure 3.3 Masques et textures utilisés dans l'Expérience 1. Les masques sont soit uniformes et invisibles (A, même couleur que le fond ; les lignes blanches en pointillées délimitent les frontières du masque), ou uniforme et visible (B), ou texturé et statique (C) ou « Flicker » (5Hz, D). Dans toutes les conditions, les masques et les textures couvrent une surface de 9.30 x 27.20° d'angle visuel. La cible se déplaçant à une vitesse constante de 13.3°/s, la trajectoire est montrée par les flèches noires (pleines et pointillées) en A, était visible pour une période de 900 ms avant de disparaitre pendant 700 ms, avant de réapparaitre de nouveau.

Chaque sujet a effectué 20 essais (mouvement aller/retour de la cible) pour chaque condition de masques, soit un total de 80 essais. La présentation des essais était tirée aléatoirement, de telle sorte qu'une condition de masque ne pouvait être présentée deux fois d'affilée au sujet.

A.1.3 Acquisition des données et analyses

Les mouvements oculaires ont été analysés off-line utilisant des scripts d'analyse en Python (Figure 3.4). Les quatre premiers essais de chaque condition ont été déterminés comme phase de familiarisation et écartés des analyses. Les clignements ont été premièrement supprimés avant que les traces soient filtrées par un filtre

« butterworth » passe-bas (50 Hz). La vitesse et l'accélération de l'œil ont été calculées en deux fois, en utilisant un filtre à fenêtre glissante (fenêtre de 51 ms, Savitzky & Golay, 1964). Le début et la fin des saccades étaient repérés par un algorithme de détection basé sur une combinaison de seuils de vitesse (> 20°.s^{-1}) et d'accélération (±500°.s^{-2}). Pour affiner la détection des saccades, la fenêtre de détection était augmentée de 10 ms de chaque côté, et tous les points inclus dans une fenêtre définissant une saccade étaient remplacés par des NaN (not a number). Les analyses concernant la poursuite oculaire sont réalisées sur le signal décontaminé (Figure 3.4,D). Chaque trace était décomposée en : i. Une fixation initiale (supprimée des tracés de vitesse), ii. De la poursuite oculaire pendant la poursuite de cible (fenêtre de 700 ms commençant 200 ms après le début du mouvement de la cible), iii. De la poursuite oculaire après la disparition de la cible derrière le masque (fenêtre de 700 ms, commençant 900 ms après le début du mouvement de la cible). Dans les expériences qui vont suivre, nous avons analysé et comparé les gains de vitesse de l'œil, le taux de saccades observé pendant la poursuite, pour la période pré-occlusion (pendant la poursuite de cible) et occlusion (la cible disparait derrière le masque).

Les analyses statistiques ont été effectuées sur les gains de vitesse, calculés indépendamment pour chaque période décrite précédemment, pour toutes les conditions. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de tests bilatéraux. Les tailles d'effets sont reportées par η^2 (êta carré) pour les ANOVAs et comme d de Cohen pour les analyses post-hoc. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 3.2.1).

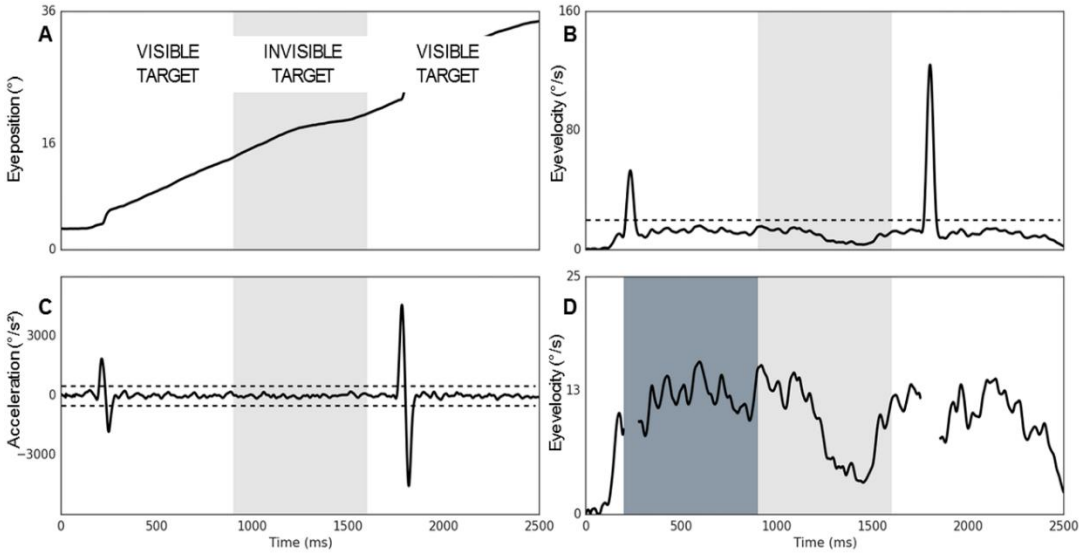


Figure 3.4 Procédure d'analyse des mouvements oculaires. (A) La position de l'œil pendant la moitié d'un essai (un essai consiste en 1 aller-retour de la cible sur l'écran, la moitié d'un essai est donc un aller ou un retour ; l'aire grise représente la période d'occlusion : 700 ms). (B). La vitesse de l'œil pendant la moitié d'un essai. La ligne noire pointillée illustre la valeur du seuil de vitesse utilisé pour la détection des saccades (>20°.s^{-1}). (C). L'accélération de l'œil pendant la moitié d'un essai. Les lignes noires pointillées illustrent la valeur du seuil d'accélération utilisé pour la détection des saccades (±500°.s^{-2}). (D). Signal de vitesse décontaminé des saccades pour la moitié d'un essai. L'aire grise foncée et grise claire (700 ms) illustrent les périodes pré-occlusion et occlusion utilisées pour calculer les gains de vitesses.

A.2. Résultats

La vitesse de la composante horizontale de l'œil est moyennée à travers tous les essais pour chaque condition (voire la Figure 3.5). Comme cela peut-être noté, pour tous les participants, la vitesse de l'œil pendant la période pré-occlusion est similaire dans les 4 conditions, bien que la moyenne des vitesses oculaires diffère entre les sujets. Immédiatement après la disparition de la cible, la vitesse de l'œil chute rapidement pour 3 des 4 conditions, observations cohérentes avec des résultats antérieurs (Becker & Fuchs, 1985 ; Pola & Wyatt, 1997 ; Bennet & Barnes, 2003 ; Madelain & Krauzlis, 2003). Cependant, pour 7 des 10 sujets, la vitesse résiduelle observée dans la condition « Flicker » est plus élevée que pour les autres conditions de masquages. Dans le même sens, mais dans une moindre mesure, la vitesse résiduelle observée reste plus élevée pour la condition « Invisible » en comparaison aux autres conditions statiques de masques. De plus, il peut être noté que la vitesse oculaire chute juste avant que la cible change de direction, résultat en accord avec des résultats précédents, montrant des comportements anticipatoires basés sur des indices prédictifs (Jarrett & Barnes, 2005 ; Barnes, 2008).

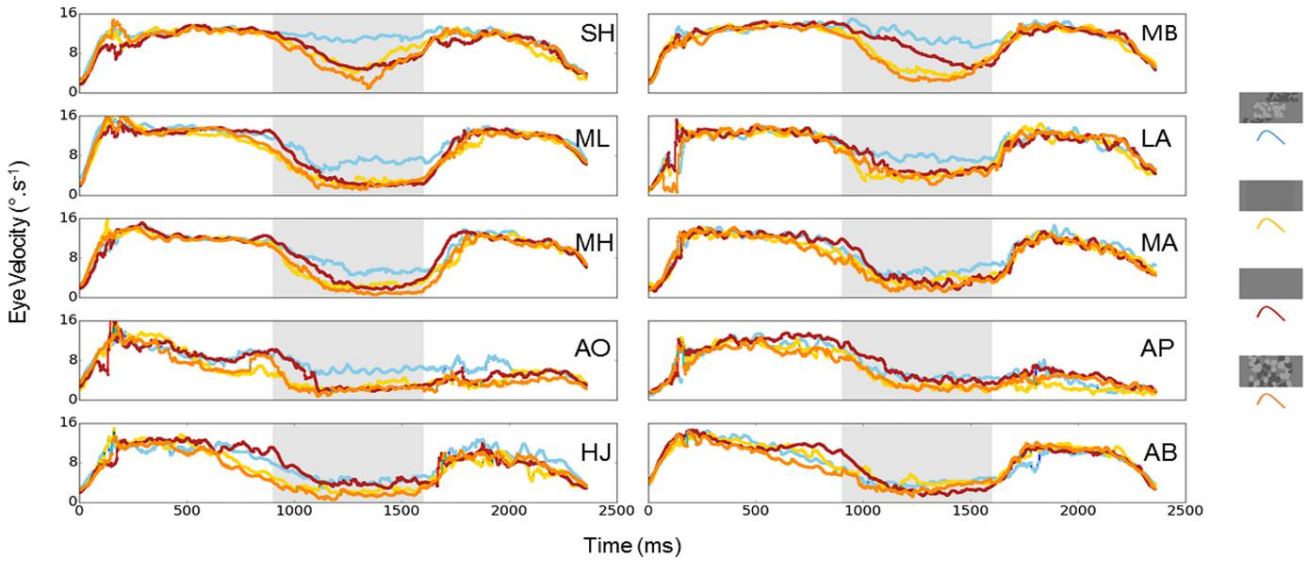


Figure 3.5 Vitesse oculaire moyenne pour chaque condition pour chaque participant. Ligne rouge : masque invisible. Ligne jaune : masque Gris. Ligne orange : masque Texture. Ligne bleue : masque « Flicker ». L'aire grise délimite la période d'occlusion (700ms). La cible est masquée 900 ms après le début de son mouvement et réapparait pour 900 ms après la période d'occlusion.

Pour approfondir ces résultats, nous avons calculé le taux de saccades et le gain moyen de vitesse (ratio entre la vitesse de l'œil et la vitesse de la cible), utilisant une vitesse oculaire moyenne calculée sur une fenêtre temporelle de 700 ms pendant la période pré-occlusion (200 ms à 900 ms après le début du mouvement de la cible) et une vitesse oculaire moyenne –relativement à la vitesse de la cible- pendant la période d'occlusion, sur une fenêtre temporelle de 700 ms (900-1600 ms après le début du mouvement de la cible, Figure 3.6, A,B).

A.2.1 Gain de vitesse pendant la période pré-occlusion

Pour déterminer si le gain de vitesse oculaire diffère avant la période d'occlusion pour les différents types de masques, nous avons réalisé une ANOVA sur le gain de vitesse moyen pour la période de pré-occlusion (fenêtre temporelle : 200-900 ms). Cette analyse a révélé un effet significatif du type de masque (Figure 5b ; $F_{(3,27)}=6.083$, $p<0.001$, $\eta^2=0.012$). Une procédure de comparaison multiple (utilisant un test de Tukey) a révélé des différences significatives entre les conditions de masque Invisible et « Flicker » par rapport aux deux autres conditions de masque, à savoir les conditions de masque Gris et Texture, avec cependant un petit effet de taille (d de Cohen, $d<0.2$). Le gain de vitesse moyen pour la condition « Flicker » est 0.89±0.10, 0.91±0.07 pour la condition Invisible, 0.87±0.10 pour la condition Gris, et 0.87±0.10 pour la condition Texture. Le gain de vitesse est significativement plus grand pour les conditions

« Flicker » et Invisible par rapport aux conditions Gris et Texture ($p>0.05$). Aucune différence n'est reportée entre les conditions « Flicker » et Invisible, puis entre les conditions Gris et Texture ($p>0.05$).

Ces différences suggèrent que la vision périphérique des différents masques a une petite mais néanmoins significative influence sur le gain de vitesse pendant la poursuite de cible.

A.2.2 Gain de vitesse pendant la période d'occlusion

Le gain de vitesse moyen, pendant la période d'occlusion, est présenté dans la Figure 3.6,A pour chaque participant, en fonction du gain de vitesse moyen pour la période pré-occlusion. Plusieurs observations sont à signaler ; i. il existe de grandes différences interindividuelles dans les mesures des gains de vitesse, aussi bien pour la période d'occlusion que pour la période pré-occlusion ; ii. Les gains de vitesse reportés pour la période pré-occlusion sont largement indépendants des conditions expérimentales pour les participants dont le niveau de performance est élevé (gain supérieur à 0.9, N = 6). Pour les participants qui performent moins bien pendant la période pré-occlusion (gain inférieur à 0.9, N = 3), ces gains sont plus variables et à un niveau de performance différent en fonction des conditions de masque. iii. Les gains de vitesse pendant la période d'occlusion sont plus petits que pendant la période de pré-occlusion, reproduisant des résultats précédents montrant que la vitesse de l'œil chute rapidement dès que le signal de mouvement (illustré par une cible mobile) est supprimé (Eckmiller & Mackeben, 1978 ; Becker & Fuchs, 1985) ; iv. La vitesse de l'œil tend à augmenter juste avant la réapparition de la cible, comme reporté par des études antérieures (Benett & Barnes, 2003) ; v. Les gains mesurés pendant la période d'occlusion sont plus grands pour la condition « Flicker », excepté pour 2 sujets, lesquels performent de manière similaire pour la condition « Flicker » et Invisible (lignes verte et bleue). La Figure 3.6,B montre les gains de vitesse moyens pour chaque condition. Une ANOVA à mesures répétées réalisée sur les gains de vitesse, nous a permis d'observer des différences significatives entre les conditions de masquage pendant la période d'occlusion : $F_{(3,27)} = 101.2$, $p<0.0001$, $\eta^2 = 0.17$. Une procédure de comparaisons multiples (test de Tukey) ont montré que les gains de vitesse étaient plus élevés pour la condition de masquage « Flicker » en comparaison à toutes les autres conditions (gains de vitesse : 0.58±0.16; 0.48±0.11; 0.39±0.11; et

0.36±0.09 pour les conditions « Flicker », Invisible, Gris et Texture respectivement, $p<0.05$, $d>0.8$).

A.2.3 Taux de saccade pendant la période d'occlusion

Nous avons calculé les taux de saccades (nombre de saccades par seconde) pendant la période d'occlusion (Figure 3.6,C), et comparé ces taux grâce à une ANOVA à mesures répétées. Cette analyse a révélé un effet global significatif des conditions de masquage ($F_{(3,27)}$ = 32.61, $p<0.0001$, η^2 = 0.06). La procédure de comparaisons multiples indique que le taux de saccades est significativement moins important pour la condition « Flicker » en comparaison des autres conditions (taux de saccades : 1.11±0.58 $sac.s^{-1}$; 2.13±0.45 $sac.s^{-1}$; 2.42±0.42 $sac.s^{-1}$; 2.61±0.54 $sac.s^{-1}$, respectivement pour les conditions « Flicker », Invisible, Gris, et Texture, $p < 0.01$, $d>0.5$).

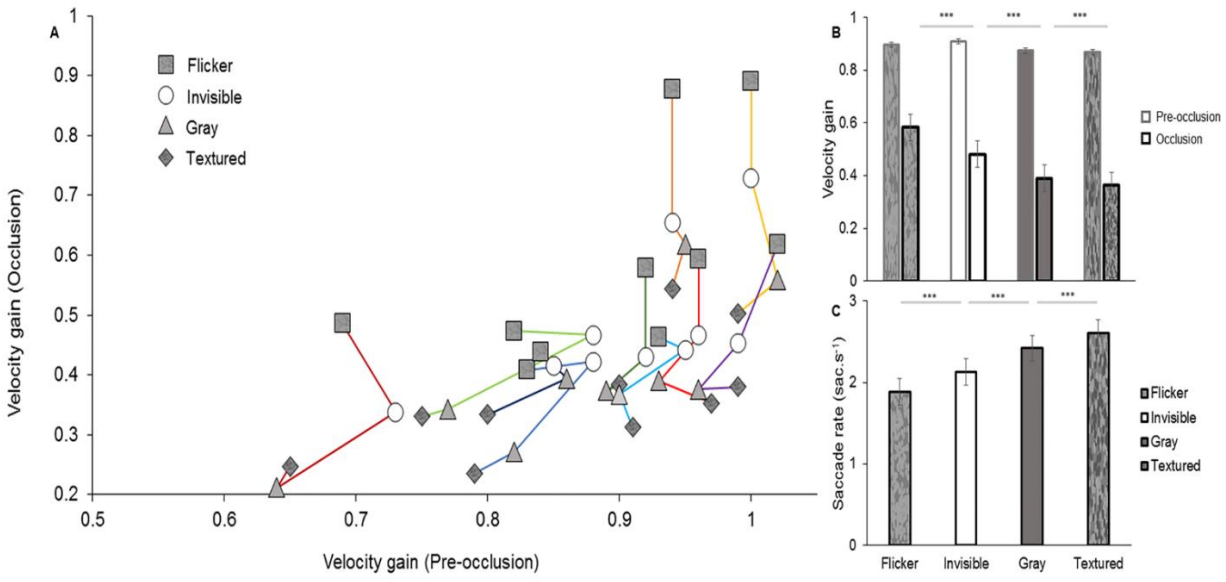


*Figure 3.6. Panel de gauche (A): Gain de vitesse moyen calculé pour la période d'occlusion en fonction du gain de vitesse moyen calculé pour la période pré-occlusion. Les symboles indiquent les différentes conditions de masquage (voire la légende) ; chaque ligne de couleur représente les gains de vitesse d'un sujet pour toutes les conditions. Panel de droite (B) : Le gain de vitesse moyen pour chaque condition, pour la période pré-occlusion (encadré gris) et la période d'occlusion (encadré noir). Les étoiles indiquent les effets significatifs des conditions sur les gains de vitesse pendant la période d'occlusion (*** : p<0.0001). (C) Taux de saccades moyen pour chaque conditions de masquage pendant la période d'occlusion. Les barres d'erreur représente 1 ES. Voir le texte pour les détails.*

Globalement, la première expérience montre que la maintenance de la poursuite oculaire après la disparition du signal de mouvement est influencée par la structure d'une surface occultante. Spécifiquement, l'habilité à maintenir la poursuite à une vitesse élevée, proche de celle de la cible, pour de longues durées sur un fond

composé de disques dont la polarité de contraste change au cours du temps, suggère que les sujets s'appuient sur la perception de l'IMRP.

B. Expérience n°2 : Effet de la fréquence temporelle d'alternance et de la vitesse de la cible sur la maintenance de la poursuite

Bien que l'expérience 1 a montré qu'un fond visuel texturé « Flicker » facilite la maintenance de la poursuite après la disparition de la cible, des observations antérieures (Spillman et al., 1997 ; Behrens & Grüsser, 1979) suggèrent que la fréquence de changement de polarité et/ou la vitesse oculaire modulent la maintenance après la disparition de la cible. Une des raisons avancées, pour un effet potentiel de variables comme la fréquence et la vitesse oculaire est que ceux-ci modifient le profil spatio-temporel induit sur la rétine quand les yeux poursuivent sans-à-coups une cible mobile et/ou pendant la maintenance de la poursuite sans cible mobile visible. Considérant à la fois les réponses intégratives spatiales et temporelles des neurones sélectifs à la direction, et leur limite fonctionnelle (Braddick et al., 1980; Watson & Ahumada, 1985; Mikami et al., 1986), il pourrait exister une distribution spatio-temporelle spécifique. Celle-ci pourrait provoquer de manière optimale une réponse IMRP induite (e.g. dans les neurones MT; Mikami et al., 1986; Krekelberg & Albright, 2005), et ce, bien que les populations de neurones directionnels avec différents profils spatio-temporels mouvement-énergie puissent répondre différemment à différentes conditions. Remarquons que de la même manière que générer de la poursuite avec des cibles trop lentes ou trop rapides est difficile voire impossible (e.g pour de très grandes vitesses, Meyer et al, 1985), la gamme des fréquences temporelles qui permet de provoquer une réponse reverse-phi est aussi limitée. De plus, les vitesses oculaires liées à la poursuite de cible ayant des vitesses différentes, elles contraignent le glissement rétinien qui survient lors de l'entrée dans la période d'occlusion, aussi du profil de luminance spatio-temporel de la texture « Flicker » sur la rétine. Ainsi, les réponses reverse-phi induites par l'œil pourraient dépendre de la conjonction de la vitesse oculaire et de la fréquence de changement de polarité de cette texture « Flicker ». Pour étudier cette hypothèse, nous avons mesuré le gain de vitesse avant et pendant la maintenance de la poursuite (période d'occlusion), en utilisant 2 vitesses de cible (13.3 et 26.6°/s), et différentes fréquences de « Flicker » (3, 5, 10, 20, 30 Hz).

B.1. Méthode et stimuli

Les sujets participant à l'Expérience 2 sont tous issus de l'Expérience 1 (6 sur 10). Globalement, les paramètres expérimentaux sont les mêmes que pour l'Expérience 1, à l'exception des paramètres suivants : 2 vitesses de cible différentes ont été utilisées (13.3 et 26.6°/s) ; seule la condition « Flicker » de l'Expérience 1 a été testée. Quatre fréquences différentes ont été utilisées pour la vitesse de cible 13.3°/s (la fréquence 5 Hz de l'Expérience 1, n'a pas été re-testée) ; Cinq fréquences ont été utilisées (3, 5, 10, 20, 30 Hz) pour la vitesse de cible 26.6°/s. Une session comprend 9 conditions expérimentales (20 essais par condition, 180 essais par session). La deuxième condition de vitesse (26.6°/s) représentant le double de la vitesse re-testée (Expérience 1 et 2), cela réduit par conséquent la période de poursuite (de visibilité de la cible) et d'occlusion par deux, la période d'occlusion dure donc seulement 350 ms (700 ms pour la vitesse 13.3°/s). Comme dans l'Expérience 1, il était demandé aux sujets de poursuivre une cible « bull-eye » pendant la période de pré-occlusion et de maintenir leur mouvement de poursuite pendant la période d'occlusion.

B.2 Résultats

Les données oculaires ont été analysées de la même manière que dans l'Expérience 1 (voire la partie Analyse des données). Les gains de vitesse moyennés au travers des essais sur le temps sont montrés sur la Figure 3.7 pour les 2 vitesses testées avec les fréquences du « Flicker » comme paramètre. Chaque valeur de gain et pour les deux vitesses testées, a été calculée sur une période entière d'occlusion (700 ms pour la vitesse de cible 13.3°/s, et 350 ms pour la vitesse 26.6°/s). En moyenne, la maintenance de la poursuite avec un gain élevé pendant la période d'occlusion, est plus longue que ce qui est généralement reporté, confirmant l'effet particulier de cette texture « Flicker » qui facilite le maintien de la poursuite à un gain et pour des durées plus importantes. Nous avons calculé, les gains de vitesse moyens et le taux de saccades pour chaque participant et chaque fréquence testée pour les deux vitesses de cibles. Pour une cible se déplaçant à une vitesse de 13.3°/s, le gain de vitesse le plus élevé (Figure 3.7,A) et le taux de saccades (Figure 3.7,B) le plus bas sont observés pour les conditions de vitesse 10 et 20 Hz), en comparaisons des fréquences extrêmes testées ici (3-30 Hz). De manière générale, le gain est légèrement plus grand pour la condition de fréquence 10 Hz. Ce pattern, bande-passe, est observé chez tous les participants. Pour la condition de vitesse rapide (26.6°/s), on observe un effet

passe-haut, dans la distribution des gains de vitesse en fonction des fréquences d'alternance (Figure 3.7,C). Les gains les plus élevés sont observés pour les deux fréquences les plus élevées (30 et 20 Hz), et par conséquent les plus petits gains de vitesse sont reportés pour les faibles fréquences (3, 5, 10 Hz). La distribution des taux de saccades (Figure 3.7,D) suit le pattern inverse. De plus, la comparaison des gains obtenus pour les périodes d'occlusion pour les deux conditions de vitesse nous permet de constater que les gains sont plus élevés pour des vitesses plus élevés pendant la maintenance. De plus, malgré que tous les participants aient obtenu des patterns de résultats similaires, on notera que le niveau de performance entre les sujets pouvait être variable.

Pour caractériser ces patterns que nous reportons ici, nous avons mené des analyses statistiques de la même manière que pour l'Expérience 1. Nous avons comparé les gains de vitesse obtenus pendant la période de pré-occlusion, puis nous avons analysé les gains obtenus pour la période d'occlusion.

B.2.1 Gain de vitesse pendant la période pré-occlusion

De la même manière que dans l'Expérience 1, nous avons calculé le gain de vitesse, pour la condition de vitesse 13.3°s^{-1} sur une période de 700 ms (200 → 900 ms, qui correspond à 200 ms après le début du mouvement de la cible jusqu'à la période d'occlusion). Pour la condition de vitesse 26.6°.s^{-1}, nous avons calculé le gain de vitesse sur une période de 250 ms, en retirant de la même manière la période d'initiation (200→450 ms). Les résultats de l'ANOVA réalisée sur les gains pré-occlusions de la condition de vitesse 13.3°.s^{-1} révèlent des différences significatives entre les conditions de fréquence ($F_{(3,15)}$ =8.723, p<0.0001, η^2=0.026). Les tests de comparaisons multiples (Tukey HSD) indiquent que les gains de vitesse sont plus élevés pour les conditions 10 Hz et 20 Hz (p<0.001) pour cette vitesse de cible, en comparaison des gains obtenus pour les conditions de fréquence 3 et 30 Hz (gains de vitesse: 0.91±0.07; 0.93±0.07; 0.92±0.08; 0.88±0.08 pour 30, 20, 10 and 3 Hz, respectivement). Les tailles d'effet reportées pour ces comparaisons sont petites (d de Cohen<0.5).

La même analyse a été menée pour la condition de vitesse 26.6°.s^{-1}, de la même manière cette analyse révèle des différences significatives entre les conditions de fréquence ($F_{(4,20)}$=129.3, p<0.0001, η^2=0.034). Les tests de comparaisons multiples

menés ultérieurement ont révélé que le gain de vitesse obtenu pour la fréquence 3 Hz est significativement plus faible que pour les autres fréquences testées (gains de vitesse : 0.77±0.11; 0.79±0.11; 0.77±0.13; 0.73±0.13; 0.67±0.12, pour 30, 20, 10, 5 et 3 Hz respectivement). Les tailles d'effet reportées dépendent des comparaisons, ainsi pour la comparaison entre 3 Hz et les fréquences 30, 20, ou 10 Hz, la taille d'effet est grande (d de Cohen > 0.8). La taille d'effet pour la comparaison entre 5 et 3 Hz, la taille d'effet reportée est moyenne (d de Cohen > 0.5). De plus, le gain de vitesse obtenu pour la fréquence 20 Hz est significativement plus grand que celui calculé pour la fréquence 5 Hz ($p<0.05$, d de Cohen >0.3).

B.2.2 Gain de vitesse pendant la période d'occlusion

Pour la condition de vitesse la plus lente (13.3°.s^{-1}), l'ANOVA à mesures répétées menée sur les gains de vitesse montrent des différences significatives entre les conditions de fréquence ($F_{(3,15)}$=104.99, $p<0.0001$, η^2=0.13). Les tests post-hoc (Tukey HSD) révèlent que toutes les comparaisons entre les conditions de fréquences sont significatives ($p<0.0001$), excepté pour la comparaison entre les fréquences 10 et 20 Hz (gains de vitesse: 0.65±0.14; 0.76±0.13; 0.77±0.14; 0.59±0.15 pour 30, 20, 10, et 3 Hz respectivement). Les tailles d'effet calculées pour ces comparaisons sont toutes larges (d de Cohen > 0.8).

Pour la condition de vitesse 26.6°.s^{-1}, les résultats de l'ANOVA conduite sur les gains de vitesse pendant la période d'occlusion (350 ms) permettent de reporter des effets significatifs des conditions de fréquence ($F_{(4,20)}$ = 39.75, $p<0.0001$, η^2 = 0.11). Les tests de Tukey ($p<0.001$) permettent de clarifier l'origine de ces effets, lesquels proviennent principalement d'une différence entre les conditions de fréquence les plus élevées (30 et 20 Hz) et les fréquences les plus basses (10, 5 et 3 Hz ; gains de vitesse : 0.80±0.14; 0.84±0.12; 0.76±0.14; 0.69±0.16; 0.64±0.16 pour 30, 20, 10, 5 et 3 Hz, respectivement). Les tailles d'effet dépendent des comparaisons effectuées : la taille d'effet est grande (d de Cohen > 0.8) pour les comparaisons entre la condition 3 Hz et 30, 20, ou 10 Hz. Pour les comparaisons entre 5 Hz et 30, 20, ou 10 Hz, les tailles d'effet sont respectivement larges pour les comparaisons entre 5 et 30 ou 20 Hz (d de Cohen > 0.8), et un effet moyen pour la comparaison entre 5 et 10 Hz, (0.5< d de Cohen<0.8). Aucune différence dans le gain de vitesse n'a été trouvée entre les conditions 30 et 20 Hz.

B.2.3 Taux de saccade pendant la période d'occlusion

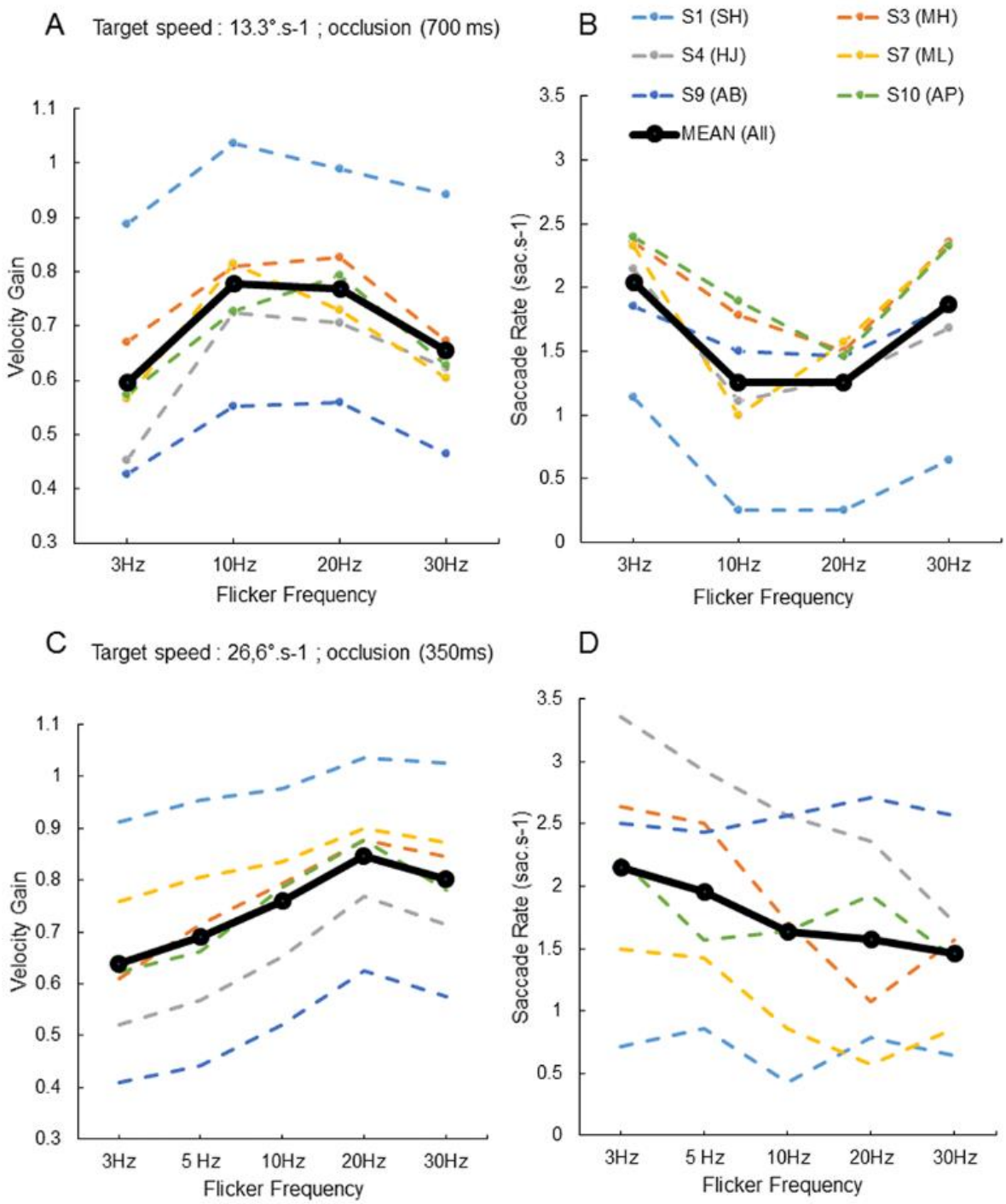


Figure 3.7 Gains de vitesse moyens (A,C) et les taux de saccade (B,D) de chaque participant (lignes pointillées) pour les conditions de vitesses 13.3°.s^{-1} (panel du haut) et 26.6°.s^{-1} (panel du bas), en fonction de la fréquence. Les gains de vitesse moyens pour chaque condition sont aussi illustrés (ligne noire). Voire le texte pour les détails.

Une ANOVA conduite sur le taux de saccades normalisé (Figure 3.7 B, D) pour la condition de vitesse 13.3°.s^{-1} révèle un effet significatif des conditions de fréquence ($F_{(3,15)}$ = 31.15, p<0.0001, ɲ² = 0.08), avec un taux de saccades qui tend à décroitre avec la fréquence (taux de saccade : 1.86±0.6 sac.s^{-1}; 1.25±0.45 sac.s^{-1}; 1.25±0.55 sac.s^{-1}; 2.03±0.43 sac.s^{-1}, pour 30, 20, 10 et 3 Hz respectivement). Les tests post-hoc (HSD Tukey) indiquent que les différences entre les taux sont significatives (p<0.0001, d de Cohen < 0.13), excepté pour la comparaison entre les conditions 10 et 20 Hz.

Pour la condition de vitesse de 26.6°.s^{-1}, l'ANOVA donne des résultats similaires ($F_{(4,20)}$=31.15, p<0.000, ɲ²=0.02). Les tests post-hoc ont révélé des différences significatives entre les fréquences les plus élevées (fréquences supérieures à 10 Hz) et les basses fréquences (5 et 3 Hz), (taux de saccade: 1.46±0.62; 1.57±0.80; 1.63±0.79; 1.95±0.71; 2.15±0.84, pour 30, 20, 10, 5 et 3 Hz, respectivement). Les tests post hoc (HSD Tukey) ont révélé que les différences sont significatives entre 30 et 5 ou 3 Hz (p<0.01), entre 20 et 3 Hz (p<0.01), et entre 10 et 3 Hz (p<0.05). Les tailles de l'effet pour chaque comparaison significative sont moyennes (0.5<d de Cohen<0.8), excepté pour la comparaison entre la condition 30 Hz et 3 Hz, pour laquelle la taille d'effet reportée est large (de de Cohen > 0.8).

B.2.4 Effet d'interaction entre la vitesse de la cible et la fréquence du « Flicker »

L'analyse statistique a révélé un effet d'interaction significatif entre les gains de vitesse calculés pour les deux conditions de vitesses (13.3 et 26.6°.s^{-1} ; $F_{(8,40)}$=46.38; p<0.0001), confirmant que la distribution des gains de vitesse est différente à cause des fréquences testées. Comme la période sur laquelle les gains de vitesse ont été calculé est différente selon la condition de vitesse (700 contre 350 ms), ce qui pourrait expliquer cette différence observée, nous avons calculé les gains de vitesse de pour la même fenêtre temporelle (350 ms) dans la condition de vitesse 13.3°.s^{-1} et ré-effectué l'analyse. Les résultats (données non-montrées) sont qualitativement similaires et l'analyse statistique des gains de vitesse montre encore une interaction significative entre fréquence et vitesse ($F_{(8,40)}$=6.706; p<0.0001), indiquant que les périodes sur lesquelles ont été calculé les gains ne rentrent pas en jeu dans les différences reportées.

B.2.5 Différences interindividuelles

Nous avons aussi analysé les différences interindividuelles. Une ANOVA à mesures répétées avec les sujets comme facteur principal pour les gains de vitesse montre de larges différences interindividuelles ($F_{(5,40)}$=201.1, p<0.0001, η^2=0.32).

C. Expérience n°3 : Effet de la taille et de la densité des disques

Les résultats de l'Expérience 2 suggèrent que la maintenance de la poursuite en l'absence de cible est facilitée quand il existe une « correspondance » entre la vitesse de l'œil juste avant la disparition de la cible et le profil spatio-temporel de luminance sur la rétine, induit par le mouvement des yeux. Parce que nous suggérons que ce profil spatio-temporel de luminance dépend à la fois des caractéristiques spatiales et temporelles de l'image du stimulus sur la rétine, la prochaine expérience cherche à étudier l'effet de différentes distributions spatiales et de tailles des disques composant la texture « Flicker ».

C.1 Méthode et stimuli

Le nombre de participants est de 5 (2 proviennent de l'Expérience 2. Un des participants a été supprimé de l'analyse due à un problème d'acquisition). Globalement, la procédure expérimentale est la même que pour les expériences 1 et 2, excepté pour les paramètres suivants : nous avons testé trois vitesses de cible différentes (6,13.3 et 26.6 °.s^{-1}) pour une seule fréquence temporelle, basée sur les résultats de l'Expérience 2. Le nombre de disques (paramètre « Densité »), composant la texture, a été testé pour 3 valeurs différentes (N=100, 200, 300) et trois tailles de disques ont été testées (d = 0.55, 1.11, 1.65°, Figure 7,A). Une session comprenait 9 conditions expérimentales (10 essais par conditions, 90 essais par session ; les paramètres « Densité » et « Taille » ont été testés indépendamment dans des blocs consécutifs, pour un total de 360 essais par sujet ; 180 essais pour chaque paramètre). La tâche était la même que dans les expériences précédentes. Les conditions pour lesquelles les paramètres de densité = 300 pour une taille de 1.11°, pour des vitesses de 13.3 et 26.6°.s^{-1} à la fréquence testée de 10 Hz, sont des conditions déjà testées dans l'Expérience 2.

C.2 Résultats

Comme précédemment, le gain de vitesse moyen a été calculé séparément pour les périodes pré- et d'occlusions. La panel droit de la figure 3.8 illustre les gains de vitesse moyen pendant la période d'occlusion en fonction des paramètres « Taille » (Figure

3.8,B) et « Densité » (Figure 3.8,C) pour les trois vitesses de cible testées. On remarquera que les gains de vitesse restent relativement élevés pour trois sujets tandis qu'un des participants performe faiblement (gains faibles, aussi observés pour la période pré-occlusion).

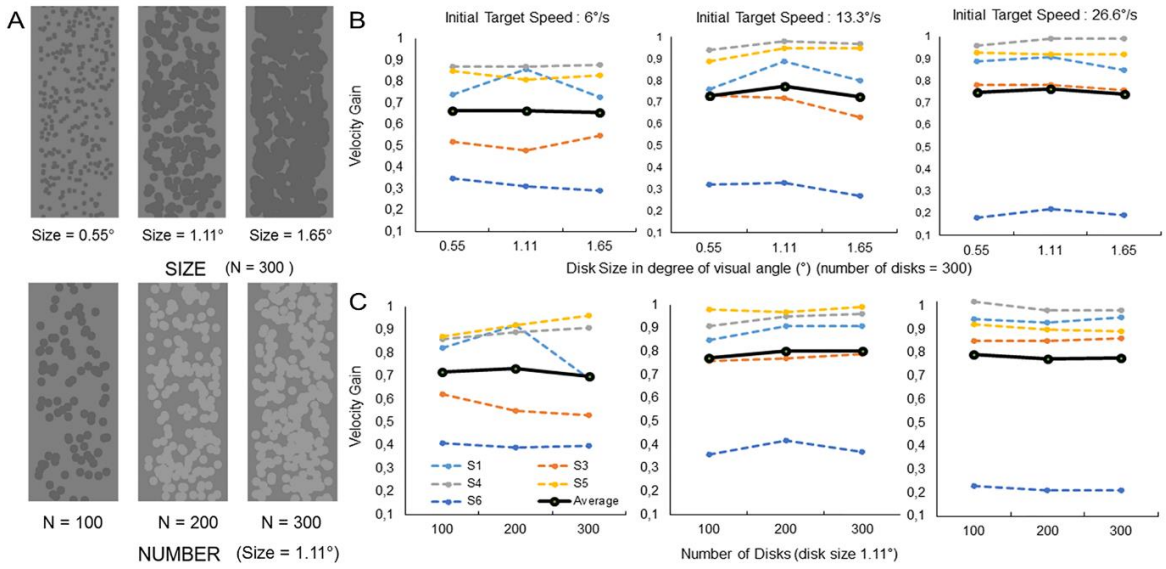


Figure 3.8 (A) Exemples des textures en fonction des variations des paramètres "Densité" et "Taille". Gains de vitesse pour chaque participant (lignes pointillées) pendant la période d'occlusion calculés pour différents paramètres de texture, en B : taille des disques, et C : densité des disques, pour 3 vitesses différentes. Les symboles noirs représentent les gains moyens pour chaque condition.

C.2.1 Effets des paramètres « Densité » et « Taille » des disques

Deux ANOVAs à mesures répétées ont été réalisées indépendamment pour chaque paramètre. Pour les deux paramètres aucun effet significatif n'a été reporté (« Densité » : $F_{(2,8)}$=0.173, p>0.05 ; « Taille » : $F_{(2,8)}$ = 0.726; p>0.05).

C.2.2 Effet des conditions de vitesse

A l'inverse, l'étude de l'influence des vitesses sur la qualité de la poursuite, a permis de reporter des effets significatifs, pour chaque condition « Densité » et « Taille ». Ainsi, les gains de vitesse étaient significativement plus importants à mesure que la vitesse de cible était importante pour la condition « Densité » ($F_{(2,8)}$=7.651, p<0.0001, η^2=0.016) et pour la condition « Taille » ($F_{(2,8)}$=9.207, p<0.0001, η^2=0.02), complétant les résultats observés dans l'Expérience 2. Les tests Tukey HSD, ont permis de caractériser la nature de ces différences pour la condition « Densité », ainsi nous n'avons reporté aucune différence entre les conditions de vitesse 13.3 et 26.6°/$s^{-1,}$ en

accord avec les résultats observés dans l'Expérience 2. La comparaison deux à deux de ces vitesses avec la vitesse la plus faible nous ont permis de reporter des différences significatives, entre 13.3 et 6 °.s^{-1} ($p<0.001$) et entre 26.6 et 6 °.s^{-1} ($p<0.01$; d de Cohen >0.5).

Pour la condition « Taille », les tests de comparaisons multiples, indiquent de la même manière une différence significative entre les conditions de vitesse 13.3 et 6 °.s^{-1} ($p<0.001$, d de Cohen >0.5) et entre les conditions de vitesse 26.6 et 6°.s^{-1} ($p<0.01$, d de Cohen <0.2). Comme pour la condition « Densité » aucune différence n'est reportée entre les conditions 13.3 et 26.6 °.s^{-1}.

En résumé, le résultat de cette expérience indique que le gain de vitesse pendant la maintenance de la poursuite après la disparition de la cible, n'est pas modulé de manière importante par les caractéristiques spatiales testées, ici « Taille » et « Densité » de la texture « Flicker ».

D. Expérience n°4 : Effet du contraste de luminance sur la maintenance de la poursuite

Dans les Expériences 1,2 et 3, l'alternance de luminance claire et sombre des disques correspondait à un changement de polarité équilibré par rapport au contraste du fond. Cependant, la nécessité d'un équilibre parfait des contrastes pour déclencher un percept reverse-phi et/ou des réponses neurales est inconnue. Des études antérieures ont utilisé, soit une procédure « dissolue » pour alterner le contraste (Anstis et Rogers, 1975), soit un stimulus stroboscopique (Behrens et Grüsser, 1979) ou une alternance rapide d'éléments blanc et noir (Spillman et al., 1997 . Sato, 1989). On ne peut pas exclure qu'un changement dynamique de contraste est auto-suffisant pour faciliter la maintenance de la poursuite après la disparition de la cible, sans aucune contribution spécifique, à la fois du changement de polarité et contraste équilibré par rapport au fond. Pour questionner cette hypothèse, nous avons répliqué l'Expérience 1 avec une texture « Flicker » pour laquelle nous avons testé 5 combinaisons de contraste différentes (Figure 3.9). Les différentes combinaisons luminance/contraste ont été choisies de manière à pouvoir comparer à la fois les effets de la polarité de contraste et de l'amplitude de ce contraste sur la maintenance de la poursuite.

D.1 Méthode et Stimuli

Les paramètres étaient les mêmes que dans l'Expérience 2, sauf pour les paramètres suivants : la fréquence d'alternance de la texture « Flicker » pouvait être 3, 5 ou 10 Hz. Cinq combinaisons de luminance/contraste ont été utilisées, avec une luminance constante du background (31.5 cd.m^{-2}, voir la Figure 3.9). Chaque disque alternait entre deux niveaux de luminances : 33.6/29.4 cd/m² (light/dark); B: 33.6/22.4 cd/m², (light/DARK); C: 41.5/ 29.4 cd/m² (LIGHT/dark); D: 41.5/33.6 cd/m² (LIGHT/light); E: 29.4/22.4 cd/m² (dark/DARK). Dans les premières combinaisons (A, B, et C), la polarité de contraste change au cours du temps, avec pour la condition A, une combinaison équilibrée par rapport au fond. Pour les deux dernières combinaisons (D, et E), la polarité de contraste reste constante au cours du temps, par rapport au fond. Chaque participant (N=4) a effectué 20 essais pour chaque conditions de luminance et de fréquence (300 essais au total par sujet). Le mouvement décrit par la cible était uniquement de la gauche vers la droite (vitesse : 13.3°.s^{-1}). Par rapport à l'Expérience 1, la taille du masque a été doublée, ce qui double également la durée de la période d'occlusion, soit 1400 ms, afin de tester si la poursuite peut être maintenue pendant une durée plus importante.

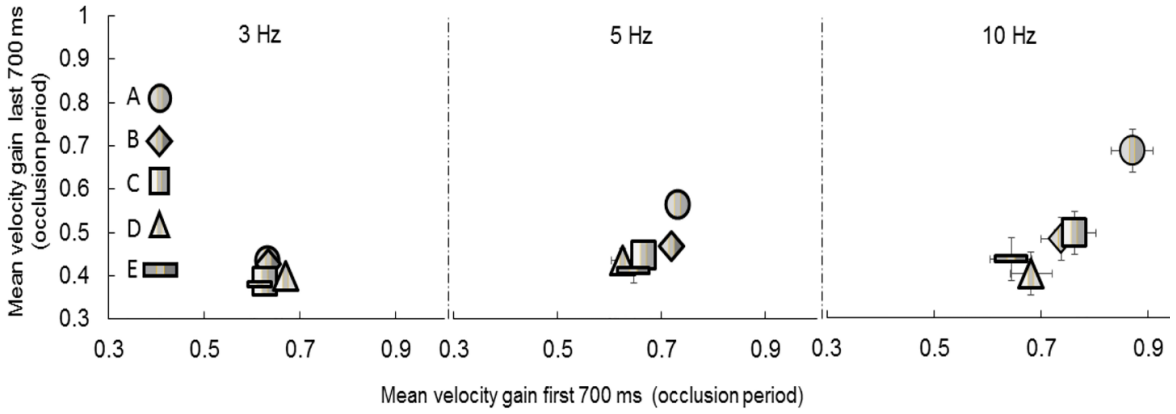


Figure 3.9 Les gains de vitesse calculés pour les 700 premières millisecondes de la période d'occlusion en fonction des gains de vitesse calculés pour les 700 dernières millisecondes de la même période d'occlusion, pour les 3 fréquences testées. Chaque symbole (A-E) représente une condition de contraste différente. Le contraste a été calculé selon la formule suivante (L1t1-L2t2/Lb) avec L1t1 correspondant à la luminance du disque L1 au temps t1, L2t2 correspondant à la luminance du disque L2 au temps t2, et Lb à la luminance constante du fond. Condition équilibrée : +6/-6% ; conditions déséquilibrées : B : +6/-28% ; C : +31/-6% ; D : +31/+6% ; E : -6/28%. Les gains de vitesse sont plus élevés pendant les 700 premières millisecondes par rapport aux 700 dernières. Les gains de vitesse sont plus grand pour les fréquences les plus grandes et plus particulièrement la condition (A) qui correspond à un contraste équilibré. Les barres d'erreur représentent une erreur standard.

D.2 Résultats

Comme précédemment, le gain de vitesse moyen a été calculé séparément pour la période pré- (données non montrées) et la période d'occlusion. Comme la période d'occlusion a été étendue à une durée de 1400 ms pour une vitesse de cible constante de 13.3°.s^{-1}, nous avons analysé deux périodes successives de 700 ms dans le but de comparer les résultats précédents (obtenus sur une période d'occlusion de 700 ms), et établir si le gain décline pour une durée plus importante.

La Figure 3.9 illustre le gain de vitesse moyen calculé pour les 700 premières millisecondes en fonction du gain calculé sur les 700 dernières millisecondes pour les différentes conditions de contrastes et de fréquences. Comme cela peut être noté, les gains de vitesse moyens pour les premières 700 millisecondes sont compris dans un intervalle allant de 0.6 à 0.9, et dans un intervalle allant de 0.3 à 0.6 pour les gains calculés pour les 700 dernières millisecondes, selon les conditions. Plusieurs aspects de la figure 3.9 méritent d'être commentés : premièrement, le gain de vitesse dépend clairement de la combinaison de la fréquence avec les combinaisons de contraste/luminance. Les gains les plus élevés sont obtenus pour une fréquence temporelle de 10 Hz et un contraste équilibré impliquant des changements de polarité au cours du temps (Figure 3.9, symbole A). Pour cette condition, le gain est très élevé (0.85) pour les 700 premières millisecondes, et diminue légèrement (0.65) pour les 700 dernières millisecondes. Deuxièmement, tous les gains de vitesse reportés pour la condition de fréquence 3 Hz sont faibles (Figure 3.9, Panel de gauche), avec une très légère influence des conditions de contrastes. Troisièmement, le gain de vitesse varie selon le contraste et la fréquence pour la condition 5 Hz (Figure 3.9, panel du milieu) et la condition 10 Hz (Figure 3.9, panel de droite), avec des gains de vitesse les plus élevés pour la combinaison de fréquence 10 Hz et la condition de contraste équilibré, impliquant des changements de polarité au cours du temps (Condition A).

Une analyse de variance à trois facteurs sur les gains de vitesse moyens est réalisée avec la distribution des contrastes, la fréquence temporelle de changement de luminance, et la période de calcul du gain pendant l'occlusion, comme facteurs principaux. L'analyse permet d'établir des effets significatifs du facteur contraste ($F_{(4,12)}$=12.70, p<0.0001, η^2=0.03), de la fréquence temporelle ($F_{(2,8)}$=24.06, p<0.05, η^2=0.03), et de la période ($F_{(1,4)}$=336,65, p<0.0001, η^2=0.22). L'étude de l'interaction

entre fréquence temporelle et la distribution du contraste révèle un effet significatif de cette interaction ($F_{(14,42)}$=3.251, p<0.01, η^2=0.017).

D.2.1 Effet du contraste

Les tests de comparaisons multiples confirment l'effet du contraste de luminance sur le gain de vitesse, en particulier pour la condition A (faible contraste équilibré) et les autres conditions (0.65±0.09; 0.57±0.12; 0.56±0.12; 0.53±0.12; 0.52±0.11 sont les gains de vitesse moyens respectivement pour les conditions A, B, C, D, et E ; p<0.05 entre les conditions A et B ; p<0.0001 entre les conditions A et C, D, E). La comparaison entre les conditions B et E est aussi significative (p<0.05). Toutes les tailles d'effet pour ces comparaisons significatives sont larges (d de Cohen > 0.8).

D.2.2 Effet de la fréquence de changement de luminance

La fréquence de changement de la texture module aussi le gain de vitesse. Les effets significatifs sont trouvés entre les conditions 10 et 5 Hz (p<0.01 ; gains de vitesse : 0.61±0.09, and 0.57±0.05) et entre 5 et 3 Hz (p<0.001 ; gains de vitesse : 0.57±0.05 and 0.52±0.02) ont des effets de taille moyens (0.5< d de Cohen < 0.8), tandis que la comparaison significative entre 10 et 3 Hz (p<0.0001 ; gains de vitesse : 0.57±0.09; 0.47±0.01) a une large taille d'effet (d de Cohen >0.8).

D.2.3 Effet d'interaction entre les conditions de contrastes et de fréquences

Les comparaisons des effets du contraste et des fréquences temporelles, confirment que le gain est significativement plus grand pour la condition A (contraste équilibré) à 10 Hz par rapport aux autres combinaisons de contrastes/fréquences (p<0.05). Les tailles d'effet sont grandes pour toutes les comparaisons testées (d de Cohen > 0.8).

Pour résumer, les résultats indiquent que la distribution de contraste de luminance de la texture dynamique à un effet significatif sur la maintenance de la poursuite. En particulier, un contraste faible mais équilibré (+6/-6%) de la texture facilite la maintenance de la poursuite à un niveau élevé et pour des durées plus longues (condition A10, symbole Cercle, panel de droite sur la Figure 3.9).

E. Discussion

Cette étude cherche à savoir les conditions pour lesquelles la poursuite oculaire peut être maintenue après que la cible poursuivie ait disparu derrière un masque visuel. L'Expérience 1 compare plusieurs types de masques, dotés de différentes textures, et montrent que la maintenance de la poursuite oculaire dépend des caractéristiques

spatio-temporelles du masque. Le gain de vitesse est plus faible pour la texture statique et un masque visible que pour une texture invisible ou dynamique, cette dernière permettant de maintenir la poursuite pour des durées plus longues. Les expériences 2,3, et 4 tentent de caractériser quels paramètres de la texture dynamique sont pertinents pour optimiser le maintien de la poursuite. L'Expérience 2 teste différentes combinaisons de fréquences temporelles et de vitesses de cible, et montrent que la maintenance de la poursuite (gains de vitesse) est facilitée pour des fréquences moyennes et élevées, mais que cette facilitation est également pondérée par la vitesse initiale de la cible associée à cette fréquence temporelle. L'Expérience 3 montre que la maintenance de la poursuite n'est pas significativement affectée par la densité des disques dans la texture ainsi que par leurs tailles. Finalement, l'Expérience 4 teste différentes combinaisons de distributions de contraste et montre que la poursuite oculaire est facilitée pour un faible contraste déterminé par un changement de polarité équilibré dans la luminance à travers le temps.

E.1 Liens avec les études précédentes

Ces résultats sont dans la continuité de résultats antérieurs montrant l'effet des contextes visuels sur la génération et la maintenance de la poursuite, avec ou sans cible mobile. Par exemple, un contexte statique avec un contraste fort réduit le gain de la vitesse pendant l'initiation et la maintenance d'une poursuite de cible (Collewijn & Tamminga, 1984; Spering & Gegenfurtner, 2007; Keller & Kahn, 1986; Kimmig et al., 1992; Masson et al., 1995; Niemann & Hoffman, 1997). Ici les résultats, répliquent ces résultats antérieurs quand les masques sont statiques (masques homogènes invisible ou visible, et masque texturé mais statique), bien que nous reportions aussi des différences entre ces masques (Expérience1, Figure 3.6).

Certaines études font état que des contextes visuels dynamiques permettent de générer de manière endogène de la poursuite oculaire (ou le reflexe nystagmus). Ces études ont utilisé soit des grilles dynamiques (Pomerantz, 1970), des patterns de bruits dynamiques aléatoires (Mc Kay, 1961; Ward and Morgan, 1978; Spillman et al., 1997), des points aléatoirement distribués dans l'espace et illuminés de manière stroboscopique (Behrens and Grüsser, 1979; Adler & Grüsser, 1979; review in Grüsser, 1986) ou un fond similaire à ce que nous avons utilisé dans la présente étude (Lorenceau, 2012). Les résultats sont ici en accords avec ces études, en particulier

avec l'idée que la fréquence temporelle est déterminante pour optimiser la maintenance de la poursuite.

Pour rendre compte de leur observation que la poursuite oculaire peut être générée et maintenue grâce à un pattern de points illuminés de manière stroboscopique, Behrens et Grüsser (1979) écrivent : « It appears to be essentially the efference copy of the motor command signals controlling the eyes or the gaze which lead to the apparent movement perception and not the spatio-temporal correlation of the afferent visual signals elicited by each flash ». Les auteurs discutent l'apparence de leurs stimuli et ils remarquent que « the perceived structural reorganization of the moving random dot pattern and the appearance of the apparent stripes are not caused by any efference copy mechanisms and that they are related to the changes in the retinal stimulus position ». De plus les auteurs suggèrent que la poursuite réalisée sur un RDK statique illuminé avec un stroboscope conduit à une réorganisation neuronale des signaux causée par le bruit visuel et parlent d'un processus de mémoire entre l'organe récepteur et les structures cérébrales responsables du mouvement.

E.2 Mécanismes neuronaux hypothétiques

Les preuves neurophysiologiques indiquent que générer et maintenir la poursuite oculaire, implique des circuits corticaux, sous-corticaux et cérébelleux (voir revues dans Krauzlis, 2004; Krauzlis, 2005; Thier & Ilg, 2005; Lisberger, 2010, 2015), et plusieurs modèles fonctionnels et computationnels ont été proposés pour illustrer à la fois les données expérimentales et les circuits sous-jacents (Robinson et al, 1986; Lisberger et al., 1987; Barnes & Asselman, 1991; Keller & Heinen, 1991; Pack et al., 2001; Krauzlis, 2004). Ces études supportent le rôle de l'aire MT et MST dans la ségrégation d'une cible mobile et du fond visuel statique entourant cette cible, ségrégation nécessaire pour le calcul de la vitesse de la cible (Newsome et al., 1988; Xiao et al., 2007; Ilg & Thier, 2003; Fukushima et al. 2013). Les neurones de MT et de MST projettent directement vers le cortex frontal visuel (FEF), lequel joue un rôle majeur dans la génération des mouvements oculaires de poursuite (e.g. MacAvoy et al., 1991; Fukushima et al. 2013; Krauzlis, 2005; Ilg & Thier, 2008). A la lumière de résultats présentés, qui montrent un effet évident des propriétés de bas niveau des caractéristiques des masques, nous suggérons alors que le glissement rétinien provoqué par la poursuite, sur la texture dynamique testée induit des réponses reverse-phi dans les aires corticales du mouvement (e.g. V1, MT, MST) correspondant

à la direction du mouvement des yeux. Que la poursuite oculaire soit facilitée pour un intervalle de fréquence, allant d'une fréquence moyenne à une fréquence élevée, pour une texture dynamique de faible contraste dont la polarité de luminance change à travers le temps, supporte l'idée que le profil spatio-temporel de luminance induit par le glissement rétinien est traité par des neurones de la voie magnocellulaire sélectifs à la direction du mouvement répondant au mouvement reverse-phi (Krekelberg & Albright, 2005). Ce traitement permettrait alors de maintenir la poursuite oculaire par l'établissement d'une boucle de contrôle sensori-motrice positive. Bien que ce soit relativement surprenant qu'un faible contraste facilite la maintenance de la poursuite, cette observation reste néanmoins compatible avec le recrutement des neurones de MT dans la voie dorsale, qui reçoivent la plupart de leurs informations des neurones magnocellulaires qui ont une sensibilité au fort contraste (e.g. Merigan & Maunsell, 1990). De plus, on notera que pour une telle combinaison de faible contraste avec une fréquence élevée, les réponses des neurones parvocellulaires, lesquelles pourraient fournir des informations de positions liées au caractère statique des disques composants la texture, devraient être minimale. Ainsi, la saillance des informations de position glissant dans la direction opposée à celle yeux, et qui pourraient agir contre la facilitation de la poursuite oculaire, s'en trouve réduite.

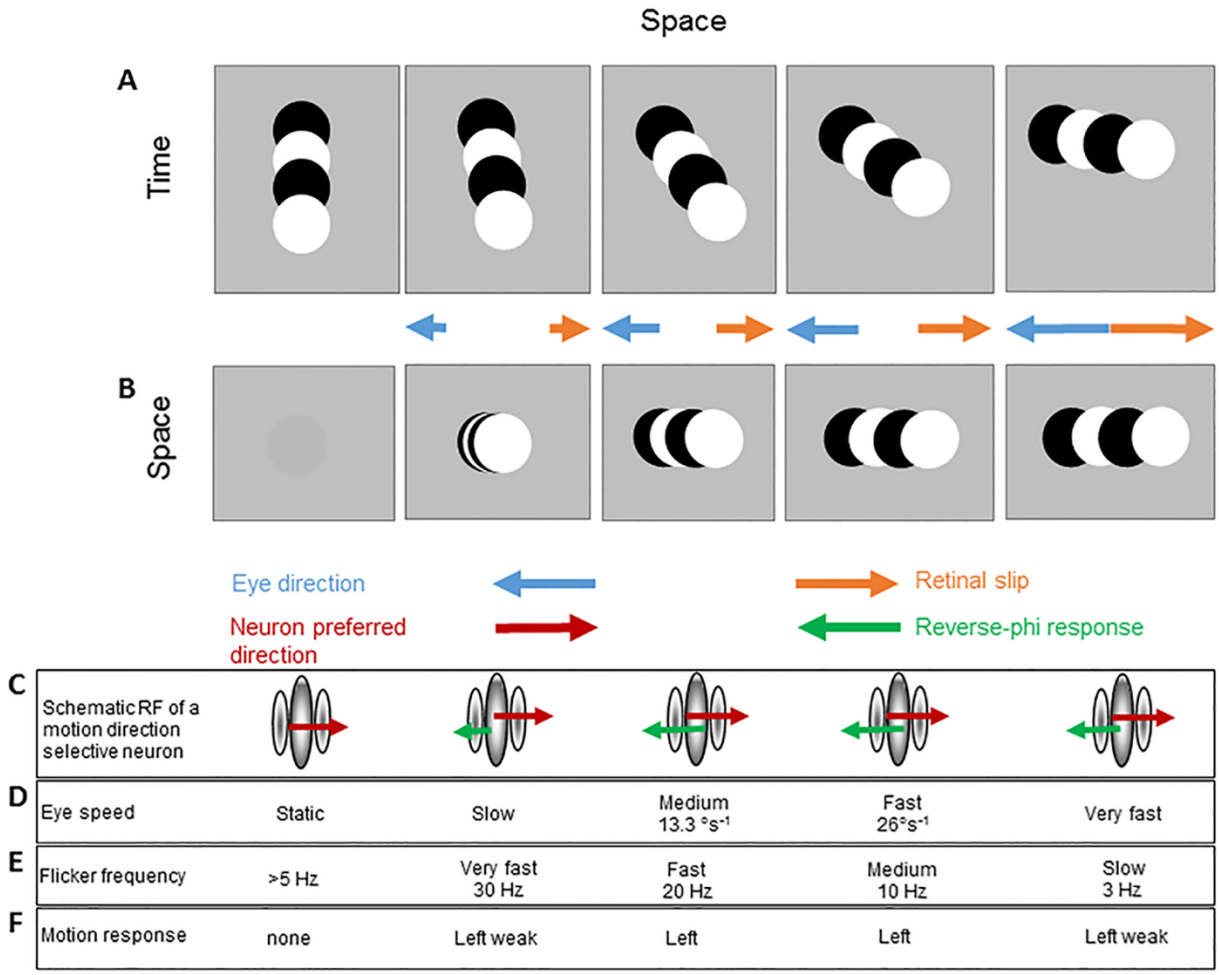


Figure 3.10 Illustration des effets de la fréquence du "Flicker" et de la vitesse de l'oeil sur le glissement rétinien (schématisation à partir d'un seul disque pour la lisibilité). A : représentation spatio-temporelle de la position sur la rétine d'un disque statique pendant la poursuite. B: disposition spatiale d'un disque dont la luminance change pour deux cycles temporels pendant la poursuite. C : champs récepteur schématique d'un neurone répondant à l'information de direction. Les neurones avec des caractéristiques d'intégration spatio-temporelle différentes répondront différemment. D/E: Les relations entre la vitesse de l'œil et la fréquence temporelle : pour une fréquence fixée, l'augmentation de la vitesse de l'œil augmente la distance spatiale du disque sur la rétine. Pour une vitesse fixée, l'augmentation de la fréquence diminue la distance temporelle des changements de contraste. F : Réponse reverse-phi supposée en fonction de la vitesse de l'œil et/ou de la fréquence temporelle.

Dans la Figure 3.10, nous illustrons de façon schématique les conséquences que pourraient avoir des combinaisons différentes de vitesses de l'œil et de fréquences temporelles, représentant une seule population de neurones sensible à la direction de mouvement avec ses champs récepteurs et ses préférences temporelles. Dans cette figure, les représentations spatiales et spatio-temporelles du stimulus rétinien (flèches du haut) dépendent à la fois de la vitesse de l'œil et de la fréquence de changement de luminance (flèches du bas), de telles sortes que l'amplitude de la réponse reverse-phi dans la direction opposée à celle préférée soit modulée par ces facteurs. Dans cette représentation les caractéristiques spatio-temporelles d'intégration de ces

neurones (e.g. Braddick et al., 1980; Mikami et al., 1986; Kumbhani et al., 2015) contraignent les réponses reverse-phi à la direction non-préférée, et donc la capacité à maintenir la poursuite oculaire pour des durées plus longues.

Le fait que des patterns illuminés de manière stroboscopique (Behrens et Grüsser, 1979) ou que des patterns illuminés de types différents (Adler et Grüsser, 1979), manquant de changement de contrastes explicites, peuvent servir comme un substrat à la maintenance de la poursuite n'est pas nécessairement en contradiction avec l'interprétation que nous faisons ici, puisque des suites de flashes rapides de stimuli de fort contraste contiennent des composants de Fourier dans toutes les directions permettant d'induire des réponses au mouvement (Derrington et Goddard, 1989). Nous notons aussi, que la durée de la poursuite oculaire est plus longue, et les gains de vitesse plus élevés, en comparaisons des résultats antérieurs, probablement parce que nos stimuli optimisent, en partie, les réponses reverse-phi dans les aires du mouvement.

E.3 Autres problématiques

Néanmoins, plusieurs questions restent en suspens, et nous tentons d'y répondre dans les pages qui suivent.

Pourquoi le gain de vitesse diminue au cours du temps, si la poursuite oculaire provoque (elle-même) un mouvement perçu dans la même direction que les yeux ?

Dans toutes les expériences, la vitesse de l'œil diminue après la disparition de la cible, y compris pour la texture « Flicker », condition dans laquelle des signaux de contrôle positifs peuvent aider au maintien de la poursuite. Plusieurs raisons peuvent expliquer cette observation. Premièrement, on remarque que malgré le fait que cette texture soit le substrat physique d'un mouvement reverse-phi induit, les disques composant cette texture sont statiques, et lors du déplacement de l'œil, bougent dans la direction opposée sur la rétine (seul le mouvement illusoire est perçu bougeant dans la même direction que les yeux). Le glissement rétinien pourrait donc jouer un rôle dans la diminution de la vitesse oculaire, comme cela a été observé et expliqué concernant l'effet du texture statique pendant la poursuite oculaire (Kimmig et al., 1992; Heinen & Watamaniuk, 1998; Spering & Gegenfurtner, 2007). Cette diminution pourrait aussi être le résultat d'une correspondance inappropriée entre la vitesse de l'œil induite par la vitesse initiale de la cible et la fréquence temporelle de la texture « Flicker », de telle sorte que cette mauvaise combinaison ne permet pas des réponses neuronales au

reverse-phi pertinentes avec la vitesse perçue induite (Expérience 2). Cette correspondance inappropriée, pourrait en principe, produire une diminution, aussi bien qu'une augmentation de la vitesse oculaire, la valence de la modulation dépendant de la sensibilité à la vitesse des neurones répondant au reverse-phi et à la vitesse de l'œil. De la même manière nous notons également que poursuivre des cibles de faible contraste résulte en de faibles gains de vitesse (Spering et al., 2005), lesquels, dans la présente étude peuvent avoir des effets opposés : une texture de faible contraste (utilisé dans les expériences 1, 2, 3 et dans la condition A de l'Expérience 4) devrait entrainer une diminution du gain, mais aussi diminuer la saillance des disques statiques, probable responsable de la diminution. Pour finir, nous remarquons que la population de neurones dans les aires du mouvement a des préférences spatio-temporelles et de vitesses différentes, ces préférences ne correspondant pas de manière optimale au profil spatio-temporel de luminance rétinien induit par l'œil. Les réponses de ces neurones, peuvent aussi jouer un rôle dans la diminution du gain de vitesse observée dans notre étude.

Pourquoi la maintenance de la poursuite n'est pas modulée par les paramètres « Taille » et « Densité » des disques dans notre étude (Expérience 3) ?

L'absence d'effet de la taille des disques est assez surprenant, à la lumière des résultats d'autres études montrant que la poursuite oculaire peut dépendre de la taille (ou de la fréquence spatiale, ou cycle) des éléments composant les stimuli (Behrens & Grüsser, 1979; Sato, 1989; Spillman et al. 1997). Ces études antérieures ont utilisé des stimuli de fort contraste consistant en un mélange d'éléments blancs et noirs dont la polarité du contraste changeait rapidement au cours du temps. De tels stimuli, combinaient dans un voisinage proche des éléments avec des polarités de contraste opposées relevant d'un champ récepteur sensible à la direction, ce voisinage ne produisant qu'une faible voire aucune réponse IMRP. Seuls les neurones sensibles à la fréquence spatiale du stimulus « Flicker » devraient donner des réponses IMRP cohérentes, de sorte que la réponse moyenne de tous les neurones est dépendante de la fréquence spatiale, ou de la taille. Par opposition, avec la distribution uniforme du contraste utilisée ici, les neurones avec des champs récepteurs de différentes tailles peuvent intégrer les signaux de mouvements à des échelles et des distances différentes. Cette caractéristique pourrait permettre de recruter plus de neurones

répondant au reverse-phi, indépendamment de la taille des disques, lesquels fourniraient au système oculomoteur des signaux de mouvements cohérents et fiables.

Cependant, il convient de préciser que les neurones MT avec de grands champs récepteurs sont construits en combinant les entrées des neurones possédant de plus petits champs récepteurs, lesquels répondent au mouvement local. Quand des signaux de mouvements incohérents sont utilisés pour stimuler les cellules MT, les neurones répondent de manière préférentielle au signal de mouvement local et non pas global (Hedges et al., 2011; Kumbhani et al., 2015). La distribution du contraste utilisée ici étant uniforme, les réponses au mouvement global et local sont cohérentes et peuvent ainsi contribuer de la même façon à la maintenance de la poursuite.

Quelles sont les origines des différences interindividuelles observées dans l'étude ?

Nous reportons, comme d'autres avant nous, de grandes différences entre les individus dans la qualité de la poursuite, aussi bien pendant la poursuite de la cible que pendant la période de masquage (Nous remarquons que ces différences peuvent aussi expliquer pourquoi nous observons une diminution de la vitesse de l'œil pendant la période d'occlusion, car les sujets avec une vitesse oculaire faible avant la période d'occlusion ne remplissent pas les conditions optimales pour déclencher des réponses reverse-phi appropriées pendant l'occlusion. Par ce fait, ces participants dont la qualité de poursuite est faible sont souvent ceux qui ne réussissent pas à maintenir la poursuite lors de la disparition de la cible, voire Figure 3.5). Néanmoins, ces différences interindividuelles sont intéressantes en elles-mêmes, et indiquent que la capacité à poursuivre une cible n'est pas répartie uniformément au sein des participants. Les possibles raisons de ces différences sont nombreuses : les composantes sensorielles (Wilmer et Nakayama, 2007), attentionnelles (Ferrera et Lisberger, 1995) ou motrices (pour exemple, certains sujets peuvent simultanément bouger leur tête et leurs yeux pour poursuivre une cible mobile dans la vie de tous les jours, avec un équilibre particulier entre ces deux types de mouvements ; Fuller, 1992) sont probablement variables entre les individus, comme dans le cas de certaines pathologies, telles que la schizophrénie et les pathologies associées (Spering et al., 2013; Adams et al., 2013).

Une autre source de variabilité provient de la sensibilité intrinsèque de chaque participant aux caractéristiques de la stimulation reverse-phi, spécifiquement aux

caractéristiques de contraste et de la fréquence temporelle. Par exemple, la même polarité de contraste a été arbitrairement déterminée pour tous les participants avant les expériences. Aucune expérience n'a été réalisée pour s'assurer que les disques clairs et sombres étaient d'un contraste perçu équilibré par rapport au fond, la saillance des informations de positions pourrait avoir été différente pour chaque participant. Similairement, nous n'avons pas essayé d'ajuster la fréquence temporelle de la texture « Flicker » pour maximiser la perception du reverse-phi. Comme aucun report perceptif du reverse-phi n'a été demandé aux sujets à chaque essai, nous n'avons pu évaluer si un mouvement reverse-phi a été perçu pendant la poursuite ou si les disques étaient visibles lorsque les yeux étaient statiques. Cependant, nous notons que plusieurs études (e.g. Watamaniuk & Heinen, 1999; Beutter and Stone, 2000; Stone et al., 2000) font état de liens forts entre perception et poursuite, et que la poursuite et la perception co-varient à chaque essai pendant une tâche simultanée de perception et de mouvements oculaires (Stone and Krauzlis, 2003; voir aussi Liston and Stone, 2014). En se basant sur ces études, nous pouvons supposer que le gain de vitesse et la perception du mouvement reverse-phi pendant la période d'occlusion sont corrélés.

Quelle est la portée spatiale du mouvement moyen qui permet la maintenance de la poursuite, et où cela est-il localisé ?

La présente étude n'a pas tenté de caractériser la portée spatiale et les sites de l'environnement visuel qui sont nécessaires et suffisants pour maintenir la poursuite à l'aide d'une texture « Flicker ». Une telle étude aurait nécessité de manipuler à la fois la distribution spatiale de la texture à travers l'espace, mais aussi de contrôler l'attention qui peut contrôler cette influence contextuelle. Il est néanmoins important de remarquer que les gains de vitesse mesurés avant la période d'occlusion dans l'Expérience 1 étaient différents pour les différentes conditions, suggérant que les masques, bien que vu en périphérie pendant la période de poursuite, peuvent influencer la poursuite à de grands degrés d'excentricité.

Est-ce que les résultats que nous observons, sont spécifiques à la poursuite horizontale rectiligne ?

L'étude que nous présentons privilégie dans son protocole la poursuite d'une cible rectiligne horizontale et la maintenance de ce mouvement, principalement parce que cela permet de générer des poursuites plus longues, dû au ratio de l'écran utilisé. Bien qu'il soit connu que la poursuite horizontale et verticale diffèrent (Collewijn &

Tamminga, 1984; Rottach et al., 1996), nous pensons que le mécanisme proposé pour sous-tendre la capacité à maintenir la poursuite, est général, et ne dépend pas d'une direction particulière (hormis la prise en compte des mouvements anisotropes dans le champ visuel, e.g. Van de Grind et al., 1993). L'observation qu'il est possible de générer de la poursuite dans n'importe quelle direction sur un fond visuel du même type que notre condition « Flicker » est supportée par une étude récente (Lorenceau, 2012), dans laquelle, la poursuite oculaire peut être utilisée pour générer des chiffres, des lettres et des mots, génération qui implique des changements continus dans la direction de poursuite. Un des buts de l'étude était de caractériser les conditions sous lesquelles cette génération endogène de poursuite oculaire était facilitée. Le protocole expérimental utilisé ici semble approprié pour optimiser les caractéristiques du stimulus pour chaque individu et/ou pour déterminer si un individu est capable d'utiliser la poursuite oculaire comme moyen de communication.

Etude 2 : Etude de l'influence de l'apprentissage sur le mouvement de poursuite oculaire

1. Introduction

L'étude précédente a permis de montrer que la maintenance de la poursuite oculaire sur une texture « Flicker », composée de disques statiques mais dont la polarité de contraste changeait au cours du temps, facilite la maintenance de la poursuite après la disparition d'une cible en mouvement. Cette étude fait aussi apparaitre de larges différences interindividuelles. L'origine de ces différences n'est pas claire. S'agit-il de capacités oculomotrices intrinsèques des participants qui ne peuvent être modifiées ou d'une inadaptation des paramètres de la texture à la sensibilité de chacun ? Ces différences interindividuelles peuvent-elles être gommées par un apprentissage dirigé ? Dans le design de l'étude précédente, aucune indication relative à la perception et à l'existence d'un mouvement illusoire induit par le mouvement des yeux n'était donnée aux sujets. De plus, les sujets ne passaient qu'une seule session de telle sorte qu'ils n'avaient pas l'occasion d'apprendre à percevoir l'illusion, lui prêter attention, et la sélectionner pour améliorer la poursuite.

On sait que le système de poursuite est plastique et peut être influencé dès les 2 à 3 premiers essais par la mise en mémoire d'informations liées à la dynamique des essais, répétitions nécessaires afin de charger un mécanisme définie comme une mémoire de travail à court-terme avec ces informations (Barnes, 2008). Ce mécanisme de stockage à court-terme permet alors de générer des mouvements anticipés de poursuite (Kowler & Steinman, 1979 ; Kowler, 1989), ou de s'adapter rapidement à des changements de dynamique de la cible (Barnes & Schmid, 2002). Le système de poursuite dispose aussi d'une plasticité à plus long terme résultant d'un apprentissage permettant d'élaborer des réponses adaptées à un éventail plus large de contextes (Bahill & MacDonald, 1983 ; Kahlon et Lisberger, 1996 ; Madelain et Krauzlis, 2003).

Nous avons souhaité étudier l'effet d'un entrainement avec la texture « Flicker » sur la génération de poursuite oculaire et de tester la généralisation de cet entrainement à d'autres textures « Flicker » et même à des fonds homogènes et uniformes. Nous avons utilisé un protocole d'entrainement découpé en 5 sessions, avec en amont une session dite « pré-test » visant à établir une performance de référence avant

l'entrainement, laquelle fut répliquée à la fin de le la période d'entrainement (session « post-test » ; Figure 3.11).

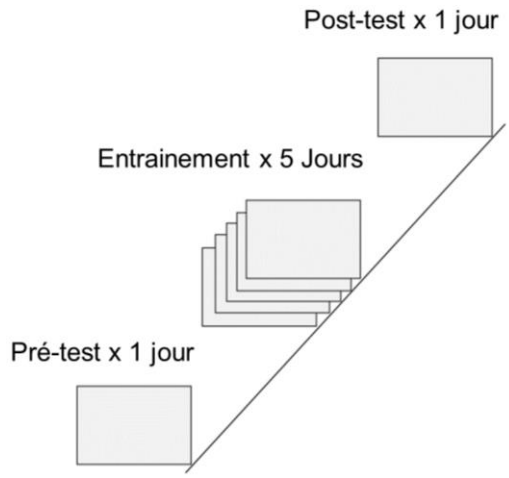


Figure 3.11 Déroulement des sessions

2. Méthode et stimuli

2.1 Participants

Un total de 4 sujets, recrutés sur la base du volontariat et externe à l'environnement du laboratoire, ont participé à l'étude (âge : 25 à 29 ans, 3 femmes). Un seul des sujets avait une connaissance avancée sur les procédures oculométriques (S3), les trois autres sujets ignoraient le but de l'expérience et n'avaient pas auparavant passé des expériences de psychophysiques ou d'oculomotricité. Tous les participants étaient en bonne santé, avaient une vision normale ou corrigée.

2.2 Stimuli et apparatus

Les participants étaient assis dans un fauteuil matelassé. Leur tête était maintenue par une mentonnière pour minimiser les mouvements de tête. Il était demandé à chaque sujet de trouver une posture confortable en ajustant la mentonnière et la hauteur du fauteuil. Les positions verticale et horizontale de l'œil gauche ont été enregistrées via un système Remote Eyelink 1000 (Sr Research ldt) à un taux d'échantillonnage de 1 kHz. Un écran de diffusion des stimuli (écran BenQ 24 pouces, 1024x768 de résolution et un taux de rafraichissement de 120 Hz) était placé à 80 cm des yeux du sujet. Un logiciel développé au sein du laboratoire, JEDA (Lorenceau et Humbert, 1990) diffusait

les stimuli sur l'écran, et enregistrait les informations temporelles liées à la présentation des stimuli (utilisé pour des analyses post hoc).

2.3 Déroulement des sessions

2.3.1 Session pré-test et post-test :

La session pré-test comportait cinq tests différents, le premier visait à déterminer la sensibilité au contraste de la texture « Flicker » pour chaque sujet. Comme évoqué dans l'étude 1, l'expérience 4 a permis de confirmer que l'utilisation d'un contraste faible équilibré est un paramètre favorable, à une maintenance plus facile de la poursuite oculaire. Néanmoins, la sensibilité au contraste est variable selon les individus (Owsley et al., 1982), et dans le cas présent les informations de formes sont ici des indices non pertinents pour l'induction d'un reverse-phi et le maintien de son percept (Lorenceau, 2012).

Ajustement de la luminance :

Nous avons présenté au sujet une bande de texture « Flicker » d'une surface (29.6x21.26°), composée de 500 disques (diamètre : 1.11°). La luminance du disque sombre n'était pas équidistante à la luminance du disque clair (L = 33.64 cd/m²) par rapport à la luminance du fond (L = 31.49 cd/m²). La luminance du disque sombre avant ajustement était réglée à 20.79 cd/m² et la fréquence d'alternance de la polarité ajustée à 30 Hz.

La tâche consistait pour le sujet, à minimiser la perception de l'alternance en ajustant la luminance du disque sombre à l'aide des flèches « Left » (-) ou « Right » (+) d'un clavier. Le changement de luminance lors d'un appui sur une touche correspondait à une augmentation de ± 1 pour chaque paramètre RGB. Trois essais de 15 secondes ont été réalisés pour s'assurer de la stabilité de la valeur. Ainsi pour les différents sujets nous avons reporté des valeurs proches mais différentes :

Tableau 1. Ce tableau regroupe les valeurs de luminance ajustée pour le disque sombre reportées par chaque sujet et les valeurs de contrastes qui en découlent. Le contraste a été calculé selon la formule de Michelson (1927), ainsi pour chaque inversion une polarité de contraste différent est produite. C1 correspond au contraste lors de l'affichage à l'écran des disques de luminance D1 (LD1) avec la luminance du fond (Lf), C2 au contraste produit lors de l'affichage des disques de luminance D2 (LD2) avec le fond (celui-ci est constant). Ainsi C1 = (Lf-LD1)/(Lf+LD1) et C2 = (LD2-Lf)/(LD2+Lf).

	Luminance Ajustée D1 - Disque Sombre (cd/m²)	Luminance D2 - Disque Clair (cd/m²)	Luminance Fond	Contraste C1	Contraste C2
S1	29.73	33.64	31.49	0.0287488	0.0330109
S2	28.01	33.64	31.49	0.0584874	0.0330109
S3	28.7	33.64	31.49	0.0463532	0.0330109
S4	29.73	33.64	31.49	0.0287488	0.0330109

Pour chacune des expériences menées dans la session pré-test, post-test, et les sessions d'entrainement, la luminance du disque sombre, dans les conditions impliquant des textures « Flicker » a été ajustée en fonction de la valeur reportée par chaque sujet.

Une des hypothèses que nous avions formulées, est que la capacité de maintien basée sur le reverse-phi induit pourrait être corrélée à une bonne capacité de perception du reverse-phi. Ainsi nous avons inclus dans l'expérience pré-test et post-test une expérience de discrimination de direction.

Tâche perceptive

La tâche consistait pour le sujet à indiquer à l'aide d'un clavier (« vers la gauche » ou « vers la droite »), la direction du pattern diffusé sur l'écran, pendant une tâche de fixation. Chaque pattern consistait en une texture «Flicker » de 9.20°x27.20°, composée de 300 disques (1.11° de diamètre) répartis aléatoirement sur la surface. Les disques de la texture étaient eux-mêmes soumis à un déplacement physique sur l'écran au cours du temps pour simuler l'induction rétinienne d'un reverse-phi, lorsque sur une texture « Flicker » statique ce sont les yeux qui bougent. L'expérience consistait en deux blocs pour chaque fréquence de « Flicker » testée, à savoir 30 et 20 Hz. Au sein de chaque bloc, 2 directions (« gauche » et « droite ») et 5 vitesses (9, 21.4, 35.7, 47.6, 61.2 °/s) de déplacement des disques ont été testées. Chaque sujet a réalisé 100 essais par bloc, soit 10 essais par conditions de vitesse et direction. La présentation de la texture pendant un essai durait 250 ms, à la suite de ça, le sujet pouvait répondre. Ainsi, nous avions deux types de réponses possibles, un report juste de la direction physique de déplacement de la texture correspondant ici à un « Hit », alors qu'un report de la direction induite par le reverse-phi (à savoir opposée) au

mouvement des yeux, correspondait à un « Miss ». L'intérêt de cette tâche était d'établir si possible une corrélation entre maitrise de la génération de la poursuite oculaire, et la perception du reverse-phi.

Tâches oculaires :

Tâche de poursuite de cible

Le sujet devait réaliser une poursuite simple d'une cible à vitesse constante (13.3°/s) qui décrivait une trajectoire horizontale de la gauche vers la droite (Figure 3.12). Deux conditions visuelles ont été testées, un fond homogène et un fond « Flicker ». Les fonds visuels recouvraient toute la surface de l'écran (37.8*27.2°). La cible était un « bull-eye ring » (anneau : diamètre = 0.74 °, luminance = 0.08802 cd/m² ; disque centrale : diamètre = 0.37°, luminance = 0.08802 cd/m²). Le fond homogène était un fond gris de luminance (31.5 cd/m²), et le fond « Flicker » était quant à lui composé de 1400 disques, dont la luminance (définit pour chaque sujet selon la première tâche) alternait à une fréquence de 15 Hz.

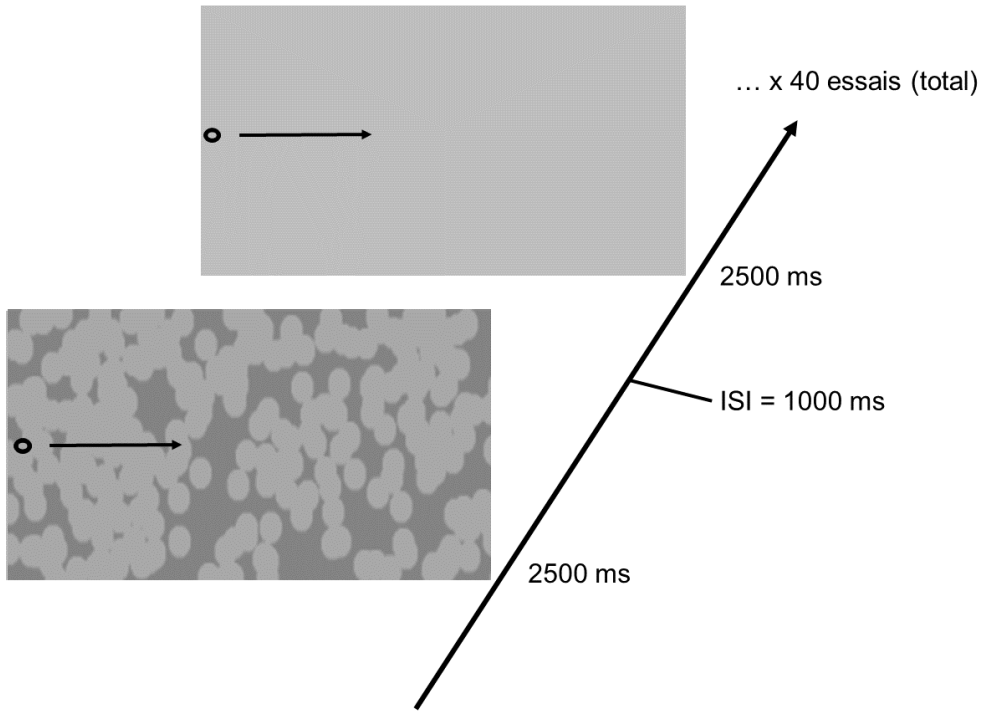


Figure 3.12 Schéma illustrant la tâche de poursuite. Deux conditions de fonds visuelles ont été testées, un fond « Flicker » et un fond gris « Homogène ».

Pour chaque condition visuelle, les sujets ont réalisé 20 essais (pour un total de 40 essais). Cette tâche nous a permis de confirmer la capacité à poursuivre une cible de

chaque sujet, et d'évaluer l'effet d'un fond statique homogène et « Flicker » sur la poursuite de cible, avant et après entrainement.

La première variable étudiée était le gain de poursuite pendant la phase stable de la poursuite. Nous avons donc supprimé pour chaque essai les 200 premières millisecondes du signal afin de s'affranchir de la période d'initiation. De plus le signal a été décontaminé des éventuelles saccades qui ont pu survenir pendant la période de poursuite, en utilisant un algorithme combinant à la fois un seuil de vitesse (> 20°/s) et un seuil d'accélération (> 500°/s²). La deuxième variable étudiée était le taux de saccades pendant la phase stable de la poursuite.

Tâche de maintenance de la poursuite oculaire

Pour éviter une redondance trop importante, il est important de noter que les paramètres de cette tâche sont identiques à l'expérience 1 réalisée dans l'étude 1, à l'exception de la durée de l'occlusion (étendue ici à 1400 ms, due à l'augmentation de la surface d'occlusion à 18.4 ° de large). De la même manière que pour la précédente expérience, les polarités de contraste de la texture « Flicker » ont été ajustées en

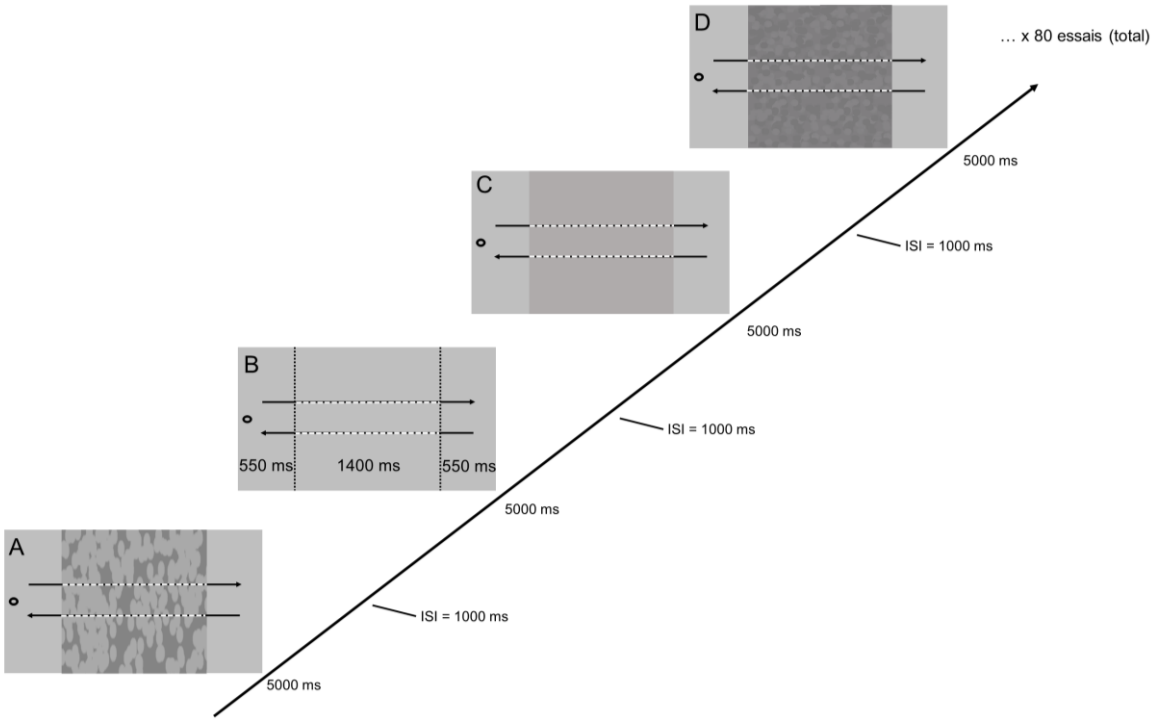


Figure 3.13 Schématisation de la tâche de maintenance oculaire. (A) Condition d'occlusion « Flicker ». (B) Condition d'occlusion « Invisible ». (C) Condition d'occlusion «Gray ». (D) Condition d'occlusion « Static ». Les flèches pleines noires illustrent la trajectoire aller-retour de la cible. Les lignes pointillées blanches représentent la période d'occlusion, étendue à 1400 ms. Les lignes pointillées verticales noires (B), illustre les limites non visibles de l'occluder.

fonction de la valeur de luminance déterminée par chaque sujet dans l'expérience d'annulation.

Les sujets avaient pour tâche de poursuivre la cible et de maintenir leur poursuite

lorsque la cible disparaissait derrière les masques de différentes textures (à savoir : « Flicker », Gray, Invisible et Static). Pour chaque type de masques, les sujets ont réalisé 20 essais, soit un total de 80 essais par condition (Figure 3.13). Un essai correspondant à un aller-retour horizontal de la cible sur l'écran, comme dans la première étude, ces allers-retours ont été divisés en deux, portant le nombre de tracés analysés à 40 par condition et par sujet. Pour cette tâche nous avons analysé la période d'occlusion, donc de maintenance, en deux périodes successives de 700 ms, avec pour mesure le gain de vitesse.

Tâche de génération libre de poursuite oculaire

La dernière tâche des sessions de test, consistait pour le sujet à tenter de générer une poursuite horizontale en absence de cible dans l'environnement. Ainsi, 4 fonds visuels différents ont été testés, à savoir un fond noir (luminance : 0.088 cd/m²), gris (luminance : 31.5 cd/m²), et deux fonds « Flicker », dont la fréquence de changement de polarité de contraste était soit 10 Hz, soit 30 Hz. Après une période de fixation de 1000 ms, la cible de fixation disparaissait, le sujet avait alors pour tâche de générer une poursuite lisse horizontale de la gauche vers la droite. La fin d'un essai (au bout de 5 secondes après la disparition de la fixation initiale) était caractérisée par l'apparition d'une cible de fixation rouge, à la même position que la cible de fixation initiale (Figure 3.14). Si dans le temps imparti, le sujet atteignait le bord droit de l'écran, il avait alors pour consigne d'effectuer une saccade de retour vers le bord gauche, puis de générer de nouveau une poursuite, et ce jusqu'à la fin de l'essai. Un intervalle inter-stimulus de 2000 ms séparait les essais.

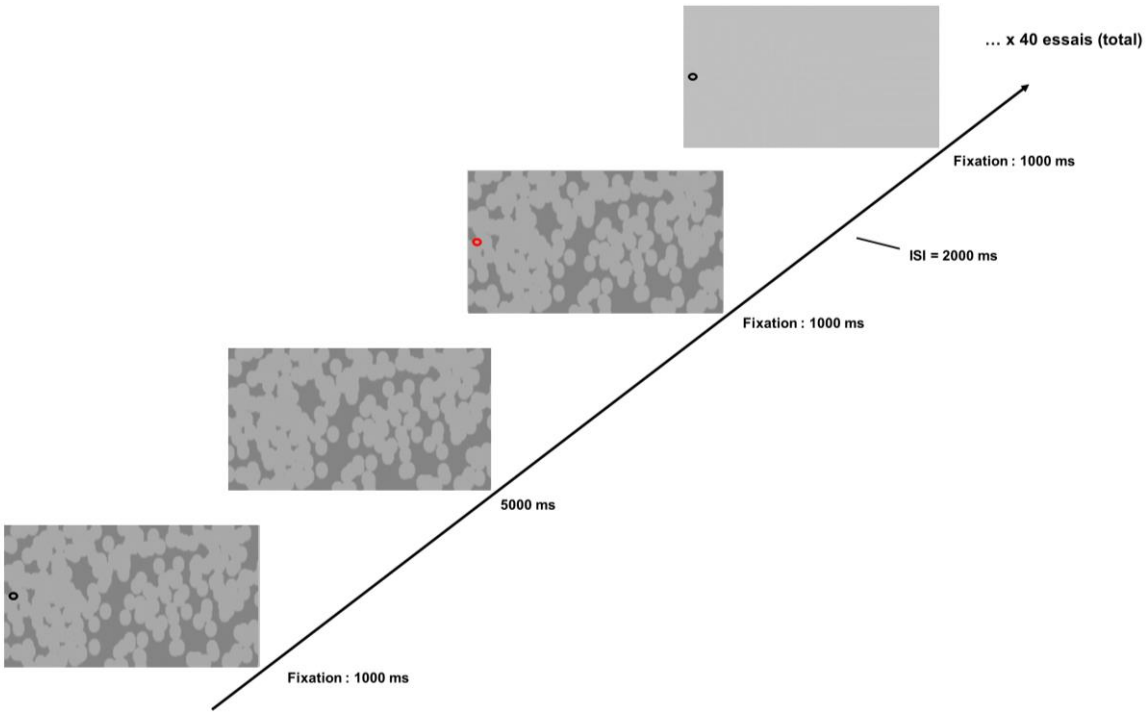


Figure 3.14 Schématisation de la tâche de génération libre. Le sujet avait pour tâche de générer une poursuite horizontale de la gauche vers la droite. La cible noire est la cible de fixation indiquant le début de l'essai. La cible rouge indique au sujet la fin de l'essai. 4 fond visuels différents ont été utilisés, 2 fonds « Flicker » paramétrés à des fréquences différentes : 10 et 30 Hz. Et 2 fonds homogènes : Gris et Noir (voir le texte pour les détails).

Pour chaque condition, les sujets ont réalisé 10 essais, soit un total de 40 essais.

L'analyse de ce type de tracé se faisant sans référentiel, puisqu'aucun signal de mouvement explicite n'était présent dans l'environnement, a nécessité un pipeline spécifique. Dans un premier temps nous avons décontaminé le signal de vitesse des saccades, en appliquant un algorithme de détection combinant un seuil de vitesse (>35°/s) et un seuil d'accélération (±500°/s). Une fois le signal décontaminé des saccades, nous avons appliqué un second algorithme permettant de séparer les fixations des éventuelles portions de poursuite, en sélectionnant les portions dont la vitesse était supérieure à 5°/s et la durée au minimum de 100 ms. Pour chaque portion identifiée, nous avons analysé sa durée, et sa vitesse moyenne.

2.3.2 Sessions d'entrainement

Les sessions d'entrainement se sont déroulées sur 5 jours consécutifs à raison d'une séance d'une heure par jour. Dans la première phase de chaque session d'entrainement nous avons utilisé une procédure de « gaze-contingency » (Duchowsky, 2007 ; Figure 3.15), qui permet d'obtenir une stabilisation électronique

de l'image de l'objet sur la rétine, visant à favoriser la génération de poursuite sur le fond « Flicker », et donc d'éventuellement déclencher le percept du reverse-phi induit.

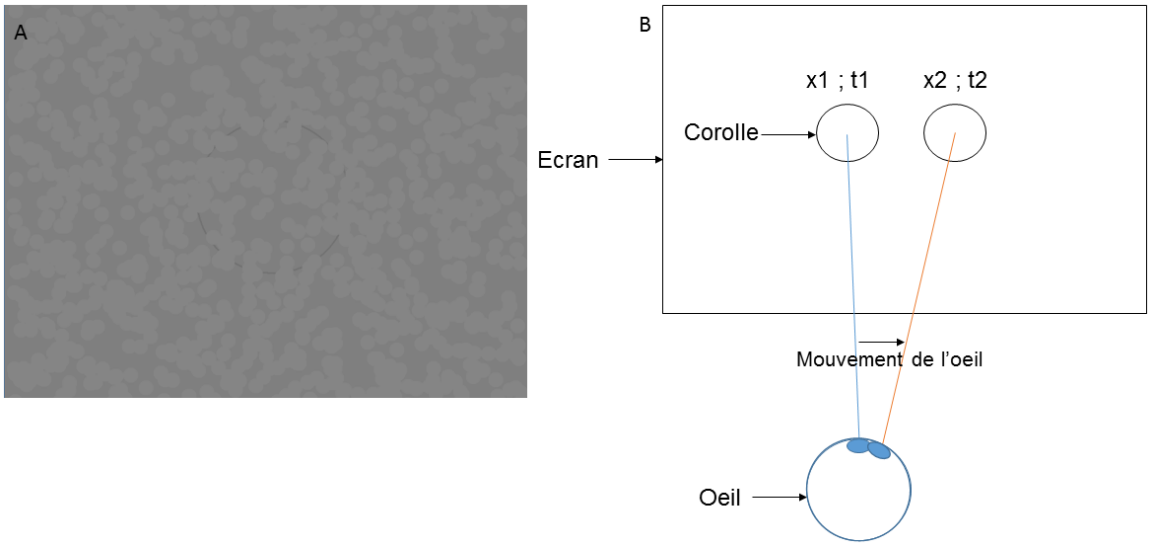


Figure 3.15 A : Stimulus du procédé de "gaze contingency" utilisé dans la première phase de l'entrainement. La corolle qui correspond au cercle gris est montrée en arrière-plan du fond "Flicker" afin de minimiser sa ségrégation vis à vis du fond. B : Schématisation du procédé, lorsque l'œil bouge d'une position x1 à une position x2, la corolle est déplacée simultanément sur l'écran.

Le sujet procédait à une petite phase de ré-habituation à l'illusion reverse-phi à l'aide de la corolle que le sujet déplaçait lui-même à la souris sur un fond « Flicker ». L'avantage de cette méthode était la possibilité de suivre facilement un objet de manière lisse, dont il pouvait varier à sa guise la direction et la vitesse, embrassant potentiellement toute les possibilités de combinaisons favorisant la perception du reverse-phi induit. A la suite de cette phase, la session était découpée en deux blocs.

i. Phase de « gaze-contingency »

Le sujet devait réaliser 4 exercices de 2 minutes chacun (pour un total de 8 minutes pour chaque bloc). Chaque exercice consistait en la réalisation de patterns définis ou de production libre (Figure 3.16,A). Les trois patterns définis étaient les suivant : la génération d'une poursuite horizontale de gauche à droite (Figure 3.16,B), la génération d'un cercle (Figure 3.16,C), puis la génération d'un huit (Figure 3.16,D).

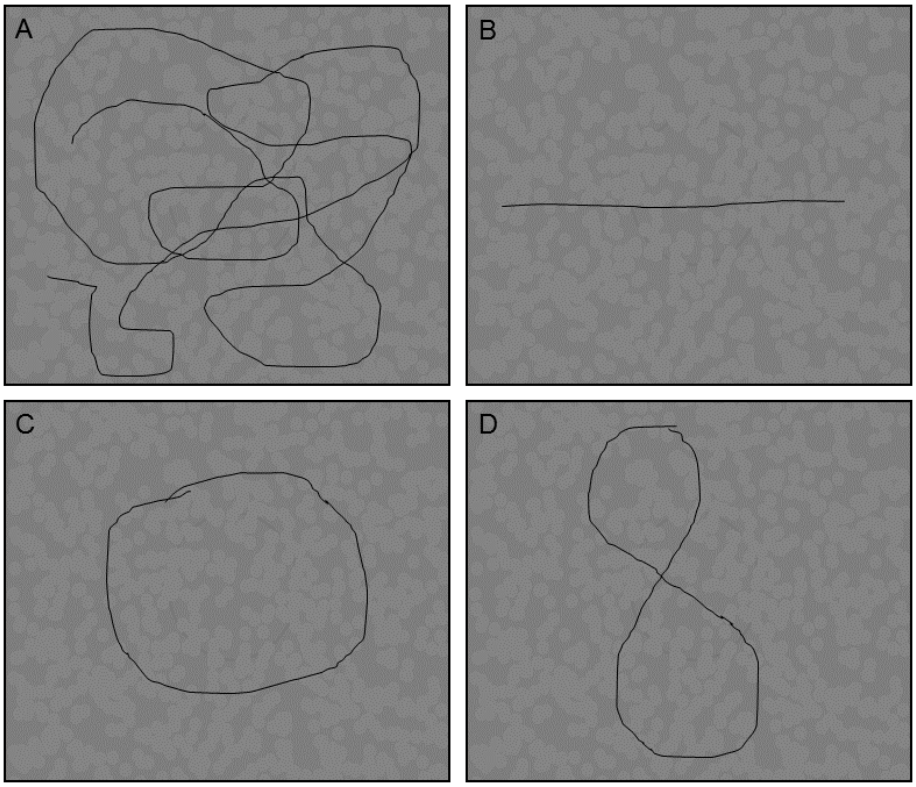


Figure 3.16 Illustre les 4 tâches demandées pendant l'entrainement. A : génération de poursuite libre, aucune consigne particulière concernant le pattern. B : génération d'une ligne horizontale. C : génération d'un cercle. D : génération d'un « 8 ».

ii. Phase de génération de poursuite libre

La deuxième phase consistait en une phase de génération libre reprenant les exercices de la première phase, la corolle ayant été supprimée. Pour ces deux phases, le fond visuel était exactement le même dans toutes les conditions, comme indiqué au début de l'étude seule la luminance du disque sombre de la texture « Flicker » a été ajustée selon les sujets.

Un fond « Flicker » était affiché sur toute la surface de l'écran (37.8*27.2°) dont la polarité de contraste changeait à une fréquence de 5 Hz. La texture était composée de 1400 disques (de diamètre 1.11°).

3. Résultats

Les résultats qui nous intéressent ici sont les modulations que l'apprentissage lié à la répétition des essais et du contexte a pu produire sur les sujets dans les performances réalisées lors de la session post-test par rapport à la session initiale pré-test. Nous exposerons les résultats pour chacune des tâches oculométriques à savoir la tâche de poursuite simple, de maintenance et de génération libre. Par manque de temps,

l'analyse de la tâche de perception et de de l'évolution éventuelle de la performance au cours des 5 sessions d'entrainement n'ont pour le moment pas été réalisées.

3.1 Effet de l'entrainement sur la poursuite de cible horizontale

a. *Gain de vitesse :*

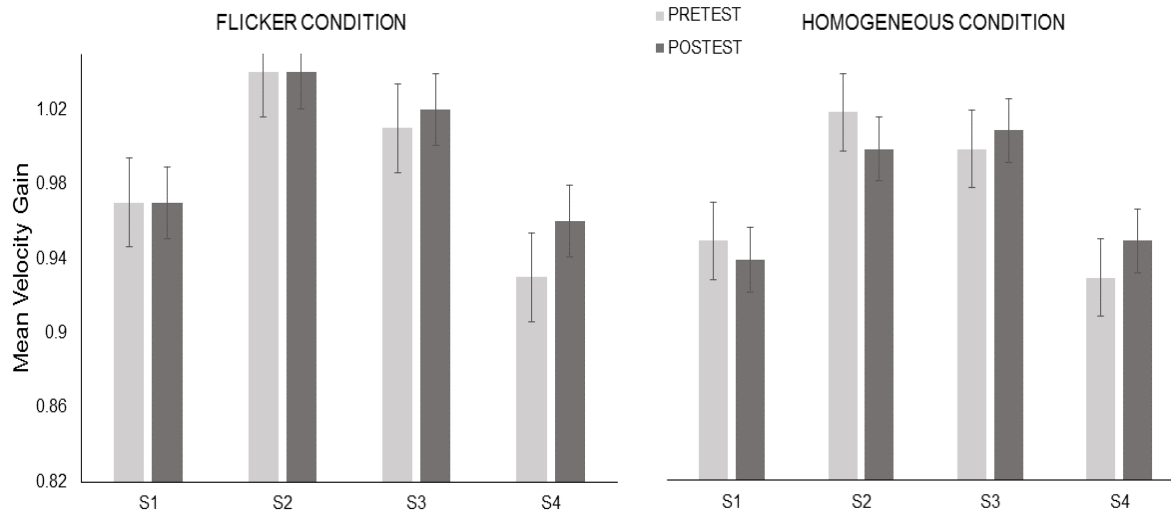


Figure 3.17 Représentation pour chaque sujet de l'évolution du gain entre la session pré-test et post-test pour les deux conditions de fonds visuels, et chacun des sujets.

Pour chacun des sujets, la capacité à poursuivre une cible à vitesse constante est bonne, on reporte pour la ligne de base (session pré-test) des gains supérieurs à 0.9. Néanmoins si les effets de l'apprentissage ne sont pas significatifs, ce qui peut s'expliquer par la possibilité que les sujets soient déjà très performants, on observe de légères modulations selon les sujets.

On observe que le sujet S1 est très constant dans sa performance avant et après entrainement, pour le fond visuel « Flicker » (gain de vitesse : 0.97 ; 0.97, « Flicker »). Il en est de même pour le sujet S2 (gain de vitesse : 1.04 ; 1.04, « Flicker »).

Le sujet S4 montre une amélioration de sa capacité de poursuite après les sessions d'entrainements (gain de vitesse : 0.93 ; 0.96 pour la poursuite sur fond « Flicker ») respectivement pour la session pré puis post entrainement (0.93 ; 0.95 pour la poursuite sur fond visuelle homogène, Figure 3.17).

La comparaison de la différence entre gains moyens obtenus entre poursuite sur fond « Flicker » et sur fond « Homogène », (gains « Flicker » - gains « Homogène »), ne montre pas de différence significative concernant les gains obtenus en session pré-test, ($F(1,3) = 2.226$, $p = 0.138$). En revanche, l'ANOVA réalisée sur la différence des

gains mesurés pour la session post-test révèle une différence significative entre les textures (F(1,3) = 14,38, p< 0.001). Le test de comparaison (test Tukey HSD) effectué afin de caractériser cette différence révèle un gain significativement plus élevé pour la texture « Flicker », (p< 0.001), ce qui vient soutenir l'idée d'un effet facilitateur de la texture « Flicker » (Figure 3.18).

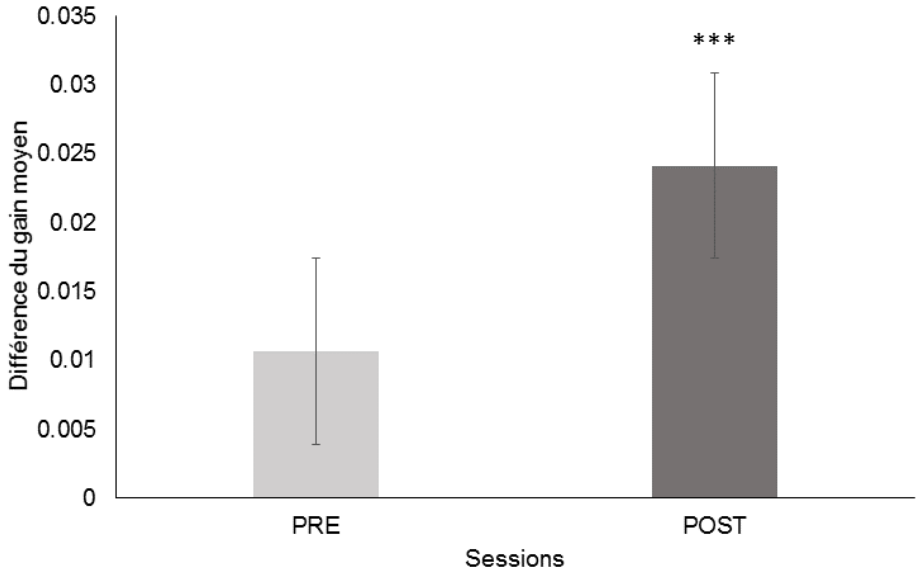


*Figure 3.18 Illustre la différence du gain moyen obtenu entre la condition « Flicker » et Homogène. Une différence positive indique un gain supérieur pour la texture « Flicker ».*** indique p<0.001.*

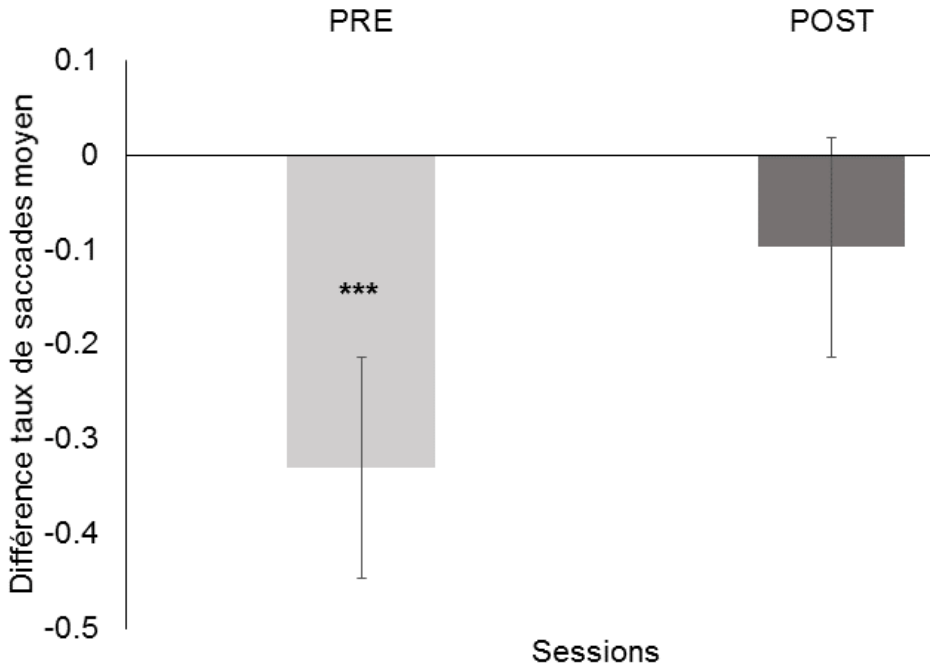


*Figure 3.19 Illustre la différence du taux moyen de saccades obtenu entre la condition « Flicker » et Homogène pour chaque session de test. Une différence négative indique un taux supérieur pour la texture Homogène. *** indique p<0.001.*

b. Taux de saccades

L'ANOVA effectuée sur le taux de saccades ne révèle aucune différence significative entre le taux pré-entrainement et post-entrainement, ($F(1,3) = 0.789$, $p = 0.3751$). En revanche l'ANOVA réalisé sur l'effet des textures visuelles, révèle un effet significatif, des textures pendant la session pré-test ($F(1,3) = 7.971$, $p<0.01$). Le taux de saccades observé pour la texture « Homogène » est significativement plus élevé que pour la texture « Flicker » ($p<0.01$). Cette différence disparait lors de la session post-entrainement. L'ANOVA réalisée pour la session post-entrainement ne révèle plus de différence significative, $F(1,3) = 0.741$, $p=0.391$. Si le taux de saccades observé pour chaque texture n'a pas été modifié significativement avant et après entrainement (Figure 6), l'analyse plus précise pour chaque session semble indiquer que le taux de saccades pour la condition « Flicker » a légèrement augmenté après entrainement, alors que celui concernant la texture Homogène a légèrement diminué, faisant disparaitre cette différence significative (Figure 3.19).

3.2 Effet de l'entrainement sur la maintenance de la poursuite

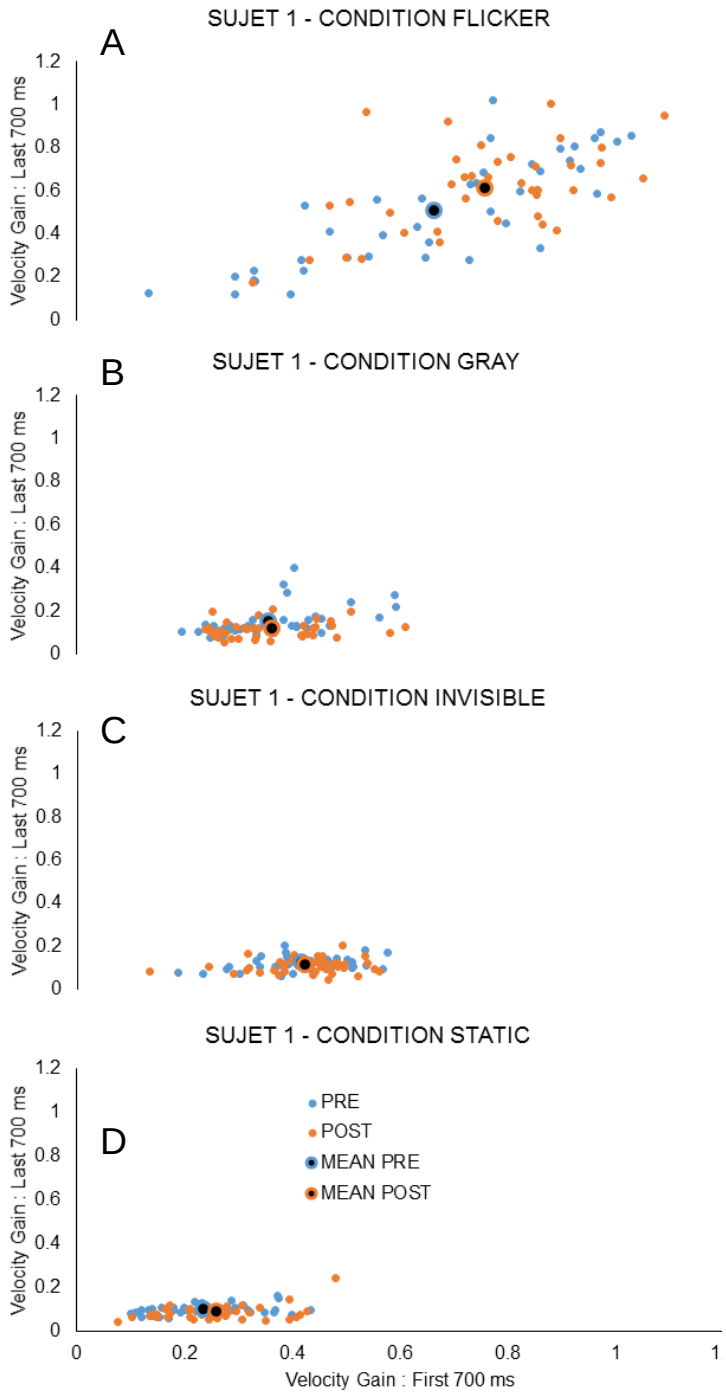


Figure 3.20 Evolution du gain de vitesse pendant la période d'occlusion entre la session pre-test (données en bleu) et post-test (données en orange) pour le Sujet 1. Respectivement, de haut en bas, pour les conditions "Flicker", "Gray", "Invisible" et "Static".

Dans l'expérience de maintenance de la poursuite, nous avons étendu la durée d'occlusion à 1400 ms. Comme dans l'expérience 3 de l'étude 1, nous avons séparé la période d'occlusion en deux périodes de 700 ms et calculé les gains de vitesse. Sur les 4 sujets, deux profils de résultats émergent. Nous avons pris pour chaque texture, et périodes analysées, la valeur de gain moyen obtenue en session pré-test comme ligne de base pour chaque quantification des modulations produites par l'apprentissage. On voit sur la Figure 3.20,A que pour la texture « Flicker », les gains initiaux étaient déjà élevés (moyenne gain First 700 : 0.66 ; moyenne gain Last 700 : 0.50).

Après les sessions d'entrainement, on observe une augmentation de 14 à 20 % pour ces deux gains (moyenne gain first 700 : 0.75 ; moyenne gain last : 0.60.

Les modulations des gains mesurées pour les autres textures, montrent un pattern différent. Premièrement, les gains sont extrêmement faibles (Figure 3.20, B, C et D), caractérisant la capacité du sujet à maintenir la poursuite comme pauvre voire

nulle. Pour les 700 premières millisecondes d'occlusion, la modulation observée après entrainement est de l'ordre de ~ 1%, excepté pour la condition « Static », +9%. Pour les dernières 700 millisecondes, et ce pour les trois textures restantes, la modulation est négative (entre -9 et -23 %). Dans ce cas spécifique, il semble que l'entrainement a eu un effet en rapport avec la texture visuelle, utilisée pendant l'entrainement. Nous n'observons pas de généralisation aux autres textures.

On peut voir sur la Figure 3.21, l'évolution du gain moyen pour le sujet 2.

A la différence du sujet 1, on voit une évolution du gain entre les mesures pré-test et les mesures post-test, qui est présente massivement pour toutes les conditions de textures visuelles.

Ainsi pour la texture « Flicker » on constate une augmentation de 38 % du gain pour les premières 700 ms d'occlusion (pre : 0.83 ; post : 1.15) et de 63% pour les dernières 700 ms de la période d'occlusion (pre : 0.43 ; post : 0.70).

Les gains mesurés sont plus faibles pour les autres textures mais on observe une augmentation importante dans le même sens (amélioration) entre les sessions pré-test et post-test.

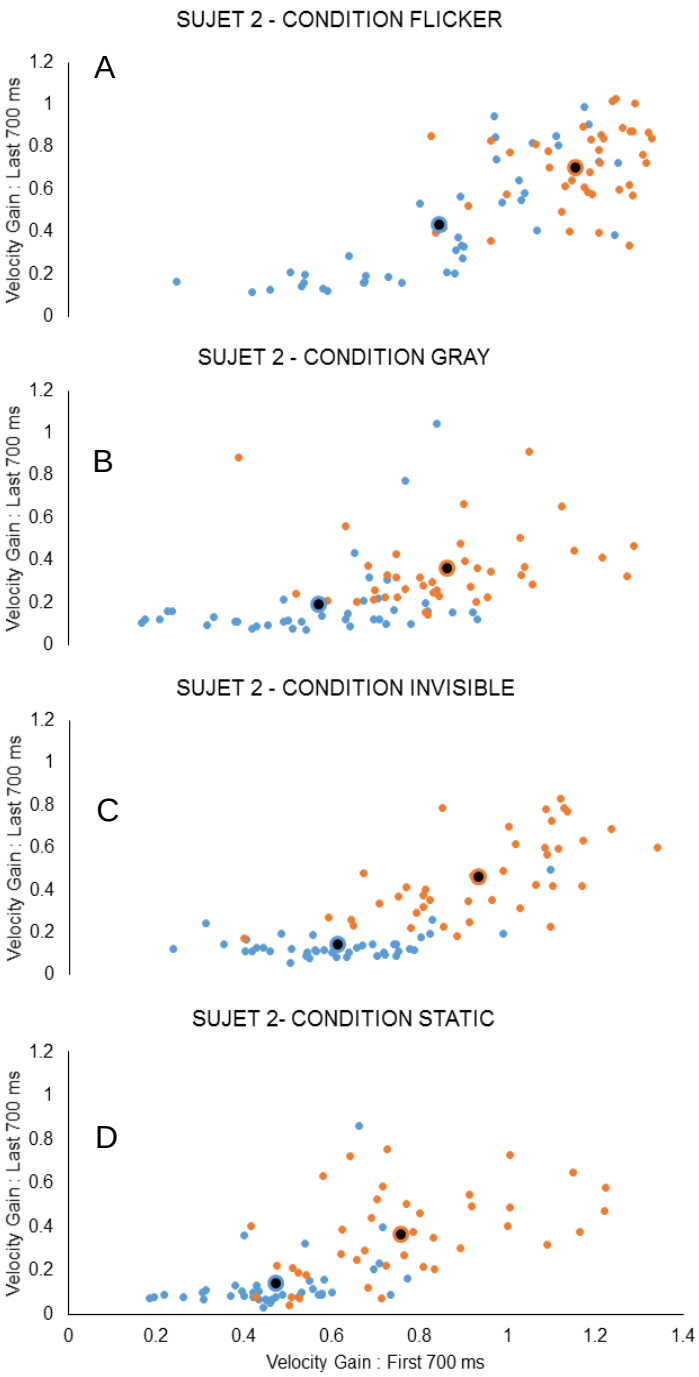


Figure 3.21 Evolution du gain de vitesse pendant la période d'occlusion entre la session pretest (données en bleu) et postest (données en orange) pour le Sujet 2. Respectivement, de haut en bas, pour les conditions "Flicker", "Gray", "Invisible" et "Static".

Pour la condition « Gray », le gain moyen mesuré pour les 700 premières millisecondes passe de 0.56 à 0.86 après entrainement, correspondant à une amélioration de l'ordre de 53 %. La valeur des gains concernant les dernières 700 ms,

fait état de la difficulté du sujet à maintenir la poursuite, néanmoins on constate une amélioration du gain de 0.18 (pré-test) à 0.36 (post-test). Pour la condition « Invisible » le gain passe de 0.60 à 0.92 pour la première période de temps, et de 0.13 à 0.46 pour les dernières 700 millisecondes. Enfin, concernant la texture « Static », on reporte comme attendu les gains les plus faibles, lié à l'effet d'un fond visuel texturé. Néanmoins, on constate la même tendance, à savoir une amélioration du gain pour les deux périodes par rapport aux mesures issues de la séance pré-test. Pour la première période le gain passe de 0.47 à un gain de 0.76, pour les dernières 700 millisecondes le gain passe de 0.14 à une valeur de 0.36.

Cette amélioration des gains post-test, généralisée à toutes les textures dans le cas du sujet S2, a également été observée chez les sujets S3 et S4 (résultats en Annexes).

3.3 Effet de l'entrainement sur la génération de poursuite oculaire en absence de cible visuelle.

Il est important de noter, alors que la tâche est extrêmement difficile, que deux sujets (S2 et S4) ont été capables de générer de la poursuite dès la phase pré-test, selon les critères de sélection évoqués plus haut (durée > 100 ms ; vitesse oculaire > 5°/s). Pour le sujet S2, on a comptabilisé 4 portions de poursuites générées sur le fond « Flicker » de fréquence 10 Hz (vitesse moyenne des poursuites : 9.7 °/s ; durée moyenne des poursuites : 1453 ms). Pour le sujet S4, 3 portions de poursuites ont été comptabilisées sur le fond « Flicker » de fréquence 30 Hz (vitesse moyenne des poursuites : 6°/s ; durée moyenne des poursuites : 303 ms). Les résultats en session post-test montrent que les seuls sujets qui ont été capables de générer de la poursuite en session pré-test ont été influencés par l'entrainement. Le résultat le plus encourageant étant celui constaté pour le sujet S2.

Analyse des résultats du sujet S2 en session post-test

Pour cette tâche en post-entrainement, le sujet S2 a témoigné d'une capacité à générer de la poursuite sur toutes les textures testées, du fond homogène noir à la texture « Flicker » de fréquence 10 Hz. La Figure 3.22 permet de montrer la distribution des portions de poursuites pour chaque type de fond visuel, avec la vitesse moyenne des portions en fonctions de la durée moyenne de chaque portion.

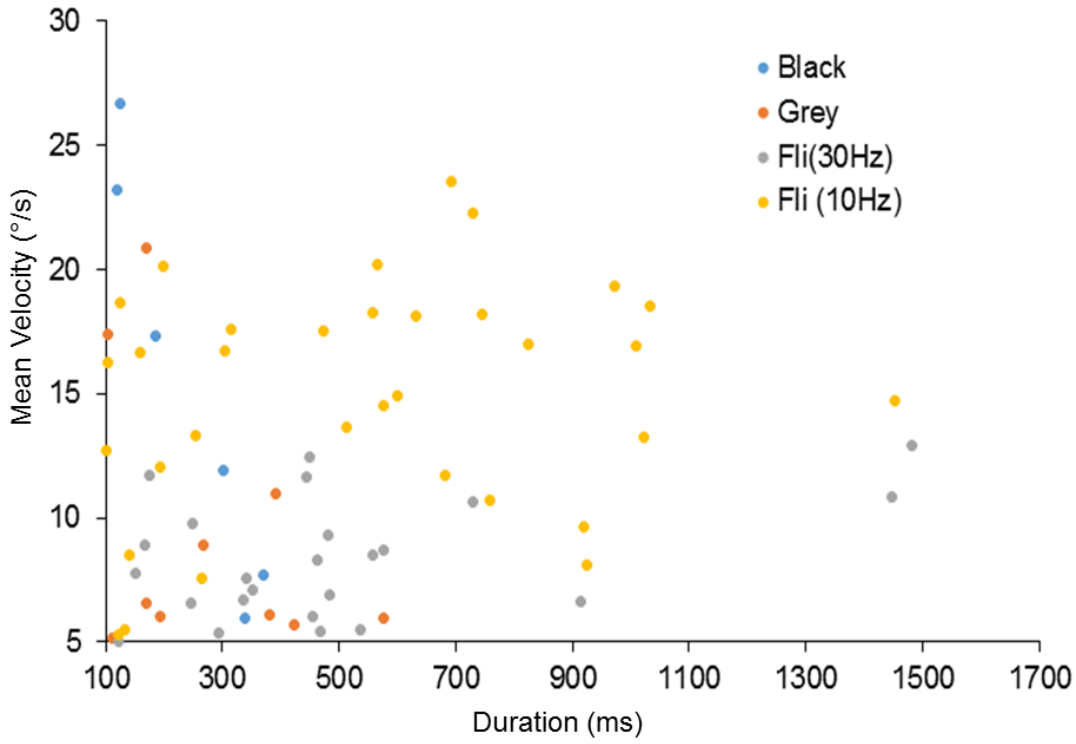


Figure 3.22 Distribution des portions de poursuite identifiées pour le sujet S2, en session post-test.

La comparaison des durées moyennes mesurées pour les textures homogènes (fond noir et fond gris) par rapport aux textures « Flicker » (30 et 10 Hz) montre une durée deux fois plus importantes pour les textures « Flicker » (durée moyenne = 522.578 ms) que pour les fonds homogènes (durée moyenne = 259.52 ms). Le nombre de portions de poursuites identifiées pour les textures homogènes (n = 16) est trois fois moins important que pour les textures « Flicker » (n = 57), faisant état du caractère facilitateur de ces types de texture.

4. Discussion

Dans l'étude présentée ici, nous observons un effet de l'entrainement sur la performance oculomotrice des sujets dans les différentes tâches oculaires. L'une des problématiques visait à déterminer si les différences interindividuelles constatées chez les sujets, notamment dans la tâche de maintenance de la première étude, étaient dues à des propriétés intrinsèques à chaque sujet, et si elles pouvaient être gommées par une procédure d'apprentissage.

Nous avons montré dans des proportions différentes que tous les sujets étaient sensibles à la procédure. L'observation de patterns différents issus de l'apprentissage, dans la tâche de maintenance (deux effets différents selon les sujets) et de génération

libre (un seul sujet capable de performer), suggère la plasticité du système de poursuite, comme Madelain & Krauzlis (2003) l'ont démontré, au travers d'une procédure de renforcement. Ces différences dans les résultats montrent que cet apprentissage a été guidé différemment selon les sujets, suggérant la participation de mécanismes internes propres (attention, compréhension, motivation…) qui pourraient avoir influencé les performances.

Au-delà de cette influence variable de l'apprentissage, nous reportons un résultat remarquable, dans la tâche de génération libre. Cette capacité à générer volontairement de la poursuite oculaire pour de longues périodes en absence de cible et de signal de mouvement explicite, sur un fond texturé ou homogène, est peu présent dans la littérature (Lorenceau, 2012 ; Spillman et al., 1997 ; Behrens & Griissers, 1979).

4.1 Tâche de poursuite de cible

Les gains de poursuite pour les 4 sujets étant déjà élevés, les modulations liées à l'apprentissage sont faibles. On peut néanmoins observer que la texture « Flicker » a un effet améliorateur, qui vient encore nuancer les résultats observés pour des contextes texturés qui font état d'une dégradation de la poursuite (Niemann & Hoffman, 1995 ; Spering & Gegenfurtner, 2007). De plus, cette modulation favorable du gain, vient souligner le fait que le signal de mouvement induit par cette texture « Flicker » est prise en compte par le système de poursuite, signifiant que le mouvement induit par cette texture lorsque les yeux bougent est bien dans la même direction que celle des yeux (Lindner et al., 2001).

4.2 Tâche de maintenance de poursuite

On constate, pour tous les sujets, que pour la texture « Flicker », le gain est plus élevé en comparaison des autres textures testées, pour la session pré-test et post-test. Cette observation confirme de nouveau l'effet facilitateur de cette texture (Lorenceau, 2012).

Les observations faites sur l'évolution des gains, ont mis en lumière une influence différente des procédures d'entrainements entre les sujets. Pour le sujet S1, le bénéfice de l'entrainement se reflète par sa capacité de maintenance post-test sur la texture « Flicker ». Cependant cette constatation n'est pas vraie pour les autres textures. Il est possible que le sujet, grâce à l'utilisation permanente de la texture « Flicker » au cours des sessions d'entrainements, ait appris spécifiquement à se

servir de la texture « Flicker » et des signaux de mouvements induits, afin de compenser l'absence explicite de cible lorsque celle-ci disparait. Ceci supporterait l'idée d'une absence d'effet sur la maintenance de la poursuite pour les autres textures. L'entrainement semble avoir eu un impact sur des facteurs perceptifs plutôt que sur des aspects cognitifs.

Pour les sujets S2, S3, et S4, les sessions d'entrainements ont eu un effet global. En effet, pour chaque texture, on observe une amélioration du gain et de la maintenance en session post-test. Ce résultat suggère que le poids des informations visuelles est devenu moins important, au profit d'une augmentation des signaux extra-rétiniens après l'entraînement (Barnes, 2008). Néanmoins, cette pondération en faveur des signaux extra-rétiniens est à nuancer. En effet, si seuls les signaux extra-rétiniens issus d'un apprentissage indépendant de la texture visuelle étaient responsables de la commande motrice, alors ils devraient être les mêmes pour chaque condition de texture et conduire à la même performance pour chaque texture. La variabilité du niveau de performance selon les textures semble contredire l'idée de la participation seule des informations extra-rétiniennes.

4.3 Tâche de génération libre de la poursuite

Le sujet S2 semble avoir bénéficié de l'entrainement dans cette tâche à la différence des autres sujets. Il est capable de générer de la poursuite horizontale sur des fonds « Flicker » et des fonds « Homogène ».

Pour les deux types de textures, le sujet fait face au même problème de l'initiation du mouvement de poursuite. Nous savons que l'initiation est principalement basée sur le signal visuel mais que cette information visuelle peut être remplacée par des mécanismes de prédiction (Kowler, 1989). Dans le cas d'une génération libre, l'initiation de la poursuite reposerait alors exclusivement sur des mécanismes prédictifs forts, relayés par le percept de l'IMRP induit par le déplacement de l'œil sur des fonds « Flicker ». Les durées et les vitesses moins importantes reportées pour les textures homogènes viennent justifier une génération ne reposant que sur des mécanismes prédictifs puisque ces textures n'induisent aucun glissement rétinien, et donc aucun signal de mouvement lorsque les yeux bougent.

4.4 Autres problématiques

Il reste en l'état actuel de l'analyse, un certain nombre de questionnements. Si l'apprentissage a conduit à une amélioration de la maintenance pendant la tâche au cours de laquelle la cible disparait, le fait que les sujets ne montrent pas une influence similaire, dans le cas présent spécifique versus généralisée, questionne l'origine de cette différence, et suggère que les différences interindividuelles semblent plus lié à des mécanismes oculomoteur intrinsèques aux sujets qui peuvent être améliorés.

Est-ce du à l'historique du sujet, ou à des profils attentionnels différents, qui aurait guidé l'apprentissage du sujet S1 vers des informations visuelles plutôt que vers un augmentation des mécanismes de prédiction ?

Concernant les résultats observés pour le sujet S2 dans la tâche de généralisation libre, la dynamique au cours de laquelle les portions de poursuite identifiées ont été générées, est à approfondir. Ces portions pourraient être le résultat de deux dynamiques différentes ; (i) un maintien d'un glissement post-saccadique, lié au déclenchement volontaire du sujet, (ii) la génération volontaire complète d'un mouvement de poursuite oculaire, incluant une phase d'initiation et de maintenance classique. L'interprétation à donner n'est pas tout à fait la même selon les cas, bien que les résultats démontrent une amélioration générale du contrôle volontaire de la poursuite. Enfin, l'analyse des sessions d'entrainements, permettrait de caractériser l'évolution du contrôle oculomoteur entre les sessions pour chaque sujet, et de préciser les raisons de l'influence différente que ce protocole a eu chez les sujets.

En conclusion, les résultats que nous observons ici nous permettent de constater que la plasticité du système de poursuite permet une augmentation de la performance oculomotrice mais qu'elle ne conduit pas forcément à une généralisation des performances à tous les contextes. Ces différences observées dans les effets de l'entrainement suggèrent qu'elles seraient régies par des facteurs intrinsèques aux sujets. Enfin, nous avons montré, qu'il est possible d'apprendre à générer des mouvements de poursuite de longues durées, en absence de signal de mouvement explicite dans l'environnement sur des textures « Flicker » et « Homogènes ».

CHAPITRE 4

La sonification de la poursuite oculaire

4. Introduction

L'utilisation d'un stimulus auditif couplé aux mouvements du corps apparait prometteur dans plusieurs domaines comme l'entrainement sportif, et la rééducation, suivant un accident cardio vasculaire, chez les enfants présentant des troubles développementaux de l'écriture (Danna et al., 2013, 2015), ou tout au long d'une maladie neurodégénérative (Nicolai et al., 2010 ; Sigrist et al., 2013). L'utilisation d'un retour auditif (« biofeedback ») construit à partir des mouvements en temps réel illustre le principe de sonification des mouvements (Bevilacqua et al., 2016). Ce principe de sonification diffère d'une simple procédure d'utilisation d'une information auditive comme un son ou une alarme, en fournissant un stimulus auditif continu généré simultanément à la production d'une action exécutée en temps réelle. La sonification peut informer les individus sur les mouvements qu'ils sont en train d'effectuer, et donc leur permettre d'adapter leur comportement en fonction de ce retour d'information. Cette information additionnelle peut être utilisée pour augmenter la performance, la précision de mouvement exécuté en opposition à des mouvements planifiés, la régularité et la cohérence des gestes, dans l'écriture, la marche ou des tâches de préhension.

Différentes stratégies de sonification ont été testées au travers d'une littérature éparse mais croissante. L'utilisation d'une sonification a été expérimentée avec des données multidimensionnelles (e.g. tous les mouvements du corps) et dans des scénarios écologiques (out-of-the-lab, Roby-Brami et al., 2014). Certaines stratégies visent à informer les participants sur le succès ou les erreurs de réalisation de la tâche à effectuer, en comparaison à un mouvement de référence, afin d'augmenter la connaissance qu'à le sujet du résultat de son action (« Knowledge of Results », Schmidt, 1988 ; Hartveld and Hegarty, 1996 ; Rosati et al., 2012). D'autres auteurs sonifient un paramètre spécifique du mouvement (e.g. sonification de la vitesse d'une partie du corps) pour aider à maitriser un geste en fournissant au sujet un feedback auditif, lequel peut augmenter l'accès à une meilleure connaissance, une meilleure

évaluation du mouvement exécuté – à augmenter la connaissance de la performance (« Knowledge of Performance » ; Cirstea et al., 2006 ; Subramanian et al., 2010 ; Boyer et al., 2016). Généralement, la sonification des mouvements est liée aux mouvements du corps que les individus peuvent ostensiblement contrôler, c'est-à-dire, des mouvements dont il est possible de modifier des aspects du plan moteur en fonction du feedback auditif, pour ajuster le mouvement produit. De manière générale, dans ces conditions, les mouvements du corps sont soumis à la fois à un contrôle visuel et auditif.

Nous appuyant sur les résultats d'études précédentes, nous avons couplé les mouvements de poursuite sur un fond reverse-phi, à un son dont la fréquence était dérivée en temps réel de la vitesse de la poursuite. Le but est d'étudier la contribution de cette information auditive sur la poursuite oculaire, au cours de la phase stable, et de la génération libre de poursuite en absence de cible. La première étude porte sur une procédure d'apprentissage, et la manière dont la sonification a pu ou non influencer ce comportement oculomoteur, la deuxième est une procédure à court terme visant à établir l'influence immédiate de la sonification dans une tâche de maintenance de poursuite oculaire.

Etude 1 : Feedback auditif continu des mouvements oculaires : une étude exploratoire pour l'amélioration du contrôle oculomoteur.

1. Introduction

Dans cette étude, nous explorons les effets de la sonification des mouvements oculaires sur l'apprentissage de mouvements de poursuites réalisés de manière endogène et volontaire. Les mouvements oculaires, sont des mouvements particuliers du corps : ils surviennent très fréquemment, ne cessent jamais, bougent des organes récepteurs (la rétine), et sont ainsi une part intrinsèque de la boucle sensori-oculomotrice. De plus, le répertoire oculomoteur est très riche, allant de petits mouvements de fixation oculaire à des saccades rapides et des mouvements de poursuites oculaires, ce dernier étant réputé pour être impossible à générer en l'absence de stimuli visuel, auditif, ou imaginaire à poursuivre (voir Introduction). Les stratégies d'apprentissage ont pour but d'augmenter le contrôle volontaire des mouvements oculaires en absence de cible visuelle et par conséquent requiert un feedback qui peut informer les individus en temps réel sur les mouvements, que le corps peut générer, souvent inconsciemment. L'activité oculomotrice étant majoritairement contrôlée par des indices visuels externes, les individus peuvent décider quoi et où regarder, ou être attiré par des caractéristiques saillantes d'une scène visuelle. Les mouvements oculaires nécessitant d'atteindre un but visuel sont générés par des structures corticales et sous-corticales comme évoqué dans le chapitre 2. Ces structures intègrent pour la plupart une boucle sensori-motrice automatique, avec un choix sommairement conscient de comment, et à quelle vitesse, les mouvements oculaires seront réalisés (Madelain & Krauzlis, 2003). Bien que les informations proprioceptives et kinésthésiques sont utilisées pour contrôler les yeux (Gauthier et al., 1990 ; Ingram et al., 2000), l'accès cognitif conscient à cette information est limité ; il permettrait pourtant d'avoir un retour informationnel sur les mouvements oculaires effectués ou le but à atteindre. Ce feedback sensori-moteur ne permet pas ou peu d'acquérir de l'information sur le succès de la tâche réalisée. Le succès d'un mouvement des yeux est principalement le fait de l'obtention d'une image de la cible visée, sans que la qualité de cette image puisse être comparée à une « référence idéale ». Le succès est alors estimé par la possibilité de réaliser des

traitements visuels pertinents pour l'action en cours. Il s'agit ainsi « d'une récompense visuelle », qui apporte peu de retour sur le mouvement réalisé. Cette récompense est un peu meilleure dans une tâche comme la lecture, car l'accès au sens des mots est impossible si l'image du mot n'est pas au centre de la fovéa. Pour exemple, dans le cas d'une saccade de trop faible ou trop grande amplitude, quoique des saccades correctives sont rapidement générées (Morris, 1984), nous ne sommes pas informés d'études montrant qu'il est possible de reporter le nombre et/ou l'amplitude de celles-ci. Une démarche introspective suggère que nous n'avons pas la possibilité d'acquérir facilement de l'information sur nos propres mouvements oculaires, une intuition confirmée par les résultats de l'étude que nous présentons ci-après.

A notre connaissance, aucune étude ne décrit l'usage d'une sonification continue et en temps réelle des mouvements oculaires au cours d'une procédure d'apprentissage. Des stimuli sonores ont été majoritairement utilisés pour explorer l'habileté du système auditif pour localiser les sources sonores dans l'environnement. Gauthier et Hofferer (1976) et Ward et Morgan (1978) ont observé que la poursuite oculaire pouvait être générée dans le noir complet grâce à la poursuite d'une cible sonore se déplaçant en face du sujet. Plus récemment, Berryhill et al., (2006) ont comparé différents stimuli décrivant le mouvement d'un pendule et ont mesuré le gain de poursuite produit par les sujets. Ils ont comparé trois modalités différentes, une modalité auditive (enceinte attachée à un pendule), une modalité tactile (les expérimentateurs ont déplacé le pendule le long du bras du sujet), et une modalité proprioceptive (les sujets bougent le pendule eux-mêmes). Les résultats montrent que les modalités tactiles et proprioceptives fournissent plus d'informations que la poursuite générée à l'aide du stimulus auditif, et permettent un gain de poursuite plus élevé. Kerzel et al. (2010) ont étudié un lien entre la perception auditive et la génération de saccades de rattrapage. En mesurant la diminution du gain de poursuite et le nombre de saccades produites après l'apparition brève et soudaine de distracteurs auditifs pendant une tâche de poursuite, ils ont montré que les saccades peuvent être supprimées pendant une courte période après l'apparition du distracteur. Quand le distracteur était un son fort et incohérent avec la tâche, 10 ms de bruit blanc à 83dB, le gain de poursuite était aussi moins affecté qu'avec un distracteur visuel apparaissant en périphérie du champ visuel.

Il est intéressant de noter que des sons ont déjà été utilisés pour initier des mouvements de poursuite oculaire, comme stimulus externe (non relié aux mouvements oculaires). Madelain et Krauzlis (2003) ont utilisé des sons purs (100 ms « beep ») pour fournir au sujet une indication de la réalisation de saccades intrusives lors d'une tâche de maintenance de poursuite. Le son était stoppé si le sujet produisait des saccades ; ce protocole permettait d'obtenir une information sur la performance (« Knowledge of performance »). Une information sur le résultat est aussi fournie (2 beeps) dans le cas d'un essai réussi, en addition à une vidéo d'animation et une récompense pécuniaire (« Knowledge of Results »).

Dans cette étude, nous avons utilisé une sonification continue en temps réelle (e.g stimulus continu auditif), pouvant apporter une information graduelle sur de courtes périodes de temps. Une des hypothèses initiales est que la sonification des mouvements oculaires pourrait améliorer le retour proprioceptif pendant le mouvement, et potentiellement fournir un feedback renforçateur positif corrélé à la génération de mouvements de poursuite oculaire. L'amélioration de l'accès à un retour proprioceptif pendant les mouvements oculaires est supposée avoir un effet positif sur la génération de poursuite induit par un stimulus reverse-phi, comme le percept visuel nécessaire est conditionné lui-même aux mouvements initiés.

Pour évaluer dans quelle mesure l'apprentissage d'un mouvement oculaire pourrait bénéficier d'une telle information auditive, nous avons choisi de coupler les mouvements oculaires au son, dans un protocole expérimental contenant deux tâches. De plus, nous avons réussi à entrainer les individus à contrôler leur mouvement de poursuite oculaire, plutôt que d'autres mouvements du répertoire oculomoteur, car ce mouvement peut difficilement être généré en l'absence de cible visuel à poursuivre (voir étude 2 du Chapitre 2) et parce que nous avons observé d'après des études précédentes une grande variabilité entre les individus, dans leur performance. De cette manière, nous nous sommes assurés que l'apprentissage, si effectif, ne serait pas uniquement construit avec un facteur cognitif ou un contrôle moteur préalable. Dans ce but, nous avons utilisé le même paradigme visuel que celui utilisé dans les études précédentes, à savoir l'illusion de mouvement reverse-phi (IMRP).

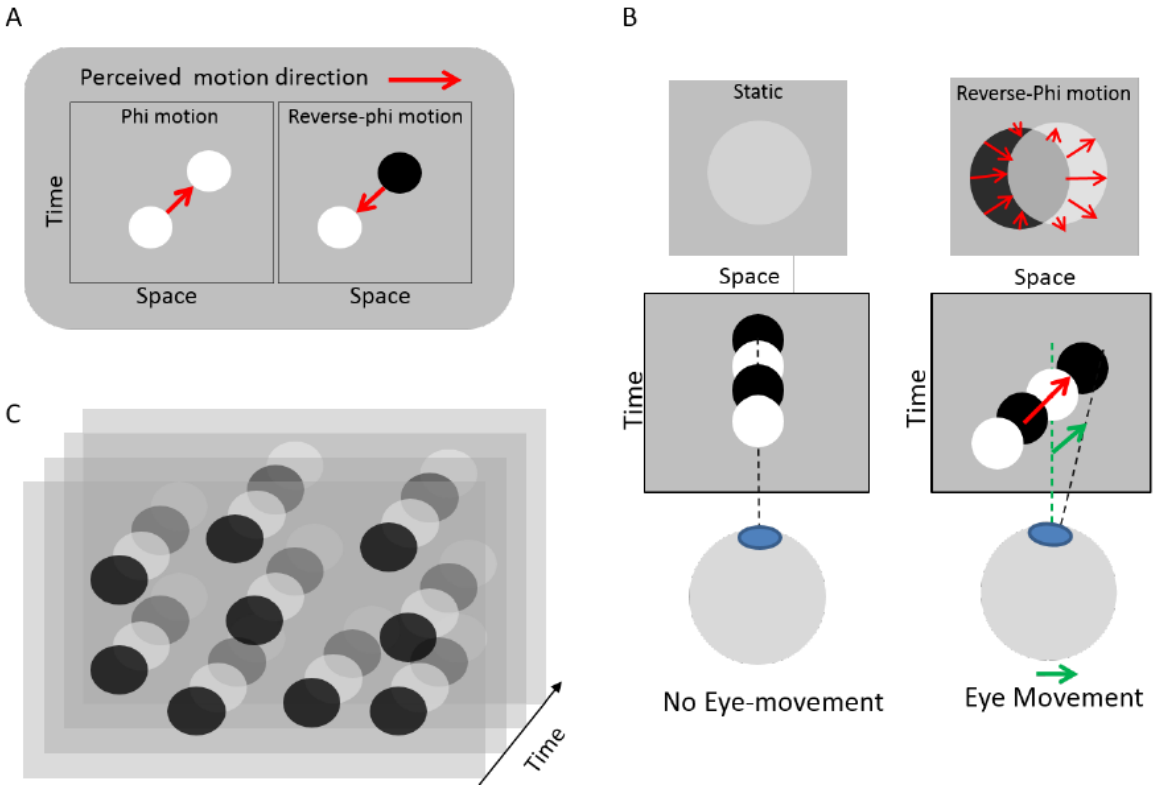


Figure 4.1 Illustration de l'illusion de mouvement induite par le mouvement des yeux utilisée dans l'expérience. A, panel de gauche : Mouvement apparent standard produit en changeant la position d'une cible entre des images successives. Panel de droite : Mouvement reverse-phi apparent perçu quand la cible change de polarité de contraste entre des images successives (Anstis, 1970). B, panel de gauche : Si les yeux sont statiques et que la cible change de polarité de contraste aucun mouvement n'est perçu, les disques apparaissent faiblement, presque invisible. Panel de droite : Si les yeux bougent, l'image des disques sur la rétine bouge dans une direction opposée à celle des yeux, mais ce glissement rétinien produit une illusion reverse-phi dans la même direction que le mouvement des yeux. Cette procédure fournit un substrat visuel mobile pour maintenir les mouvements de poursuite oculaire. C : Texture statique de disques changeant leur polarité de contraste au cours du temps, utilisé dans l'expérience. Issue de Lorenceau (2012), avec l'aimable permission de l'auteur.

2. Méthode et stimuli

2.1 Participants

Quatorze sujets ont participé volontairement à l'expérience. Tous étaient en bonne santé et avaient une audition normale. Tous les participants ont été rémunérés en fonction de leur temps de participation. L'expérience s'est étendue sur 8 sessions journalières d'une heure chacune. Les acquisitions ont été réalisées au Laboratoire des Systèmes Perceptifs de l'Ecole Normale Supérieure de Paris. Six participants étaient familiers avec des expériences oculométriques. Un participant avait déjà participé à un entrainement comprenant la procédure visuelle « reverse-phi » pendant dix heures, un an avant la présente étude.

Avant les sessions expérimentales principales, une session préliminaire visait à identifier les sujets qui avaient de faibles performances de poursuite, ou qui n'étaient pas à l'aise avec le dispositif expérimental. Dans ce but, les participants avaient pour tâche de poursuivre un disque décrivant une trajectoire prédéfinie sur un fond visuel statique (35 essais). Après cette tâche, l'expérimentateur expliquait la distinction entre les mouvements de poursuite oculaire et les mouvements de saccade aux sujets, et introduisait le concept de l'IMRP (voir ci-dessus). Deux exemples de mouvements oculaires sonifiés étaient alors présentés aux sujets, l'un des deux exemples illustrait majoritairement un mouvement de poursuite avec quelques saccades de rattrapages, l'autre illustrait un pattern de mouvements saccadiques. Il était alors demandé aux participants d'indiquer lequel des deux exemples correspondait un mouvement de poursuite oculaire, en d'autres termes lequel des deux exemples représentait une tâche réussie selon les critères de notre expérience. Deux participants ont été écartés après cette session d'inclusion, dû à une faible capacité de poursuite, et des problèmes de concentration. Le nombre final de participants inclus dans l'étude est de 12 (6 femmes, âge 32 ±15 ans).

2.2 Setup et stimuli visuel

L'expérience a pris place dans une cabine insonorisée, l'outil d'enregistrement des mouvements oculaires étaient comme dans les expériences précédentes un Eyelink 1000 (www.sr-research.com). L'oculomètre était positionné en dessous de l'écran de stimulation, qui lui était situé à 57 cm en face des yeux du participants. Le reflet sur la rétine et la cornée du signal infrarouge était capturé par la caméra et analysé par l'unité de calcul hôte pour obtenir la position absolue du regard (monoculaire, œil gauche). Une calibration à 5 points a été réalisée avant chaque enregistrement, ou lorsqu'un mouvement de tête ou du corps trop important du sujet était constaté. Les stimuli visuels (cibles mobiles et stimulus reverse-phi) étaient présentés sur un écran (51.3 x 32.1 cm) dont la fréquence de rafraichissement était fixée à 60 Hz, et la résolution d'affichage à 1024x768 pixels. Les stimuli étaient diffusés par une seconde unité de calcul (HP, Inte Core i7, Windows 7). L'enregistrement des données incluaient la position de l'œil sur les dimensions verticale et horizontal, ainsi que la dynamique de la pupille (fréquence d'enregistrement à 500 Hz, soit un point toutes les 2 ms).

Le stimulus reverse-phi était composé de 500 disques (diamètre 40 pixels, 2° d'angle visuel) répartis aléatoirement sur l'écran, et dont les positions étaient renouvelées

toutes les 50 images (833 ms), afin d'éviter de créer des formes favorisant la fixation. A chaque image, tous les disques adoptaient la même polarité de contraste, la fréquence d'alternance de la polarité était fixée à 5 Hz, changeant d'une polarité claire à sombre et inversement. Ce stimulus particulier est conçu pour permettre de générer de manière endogène des mouvements de poursuite oculaire, comme vu dans une étude antérieure (Lorenceau, 2012).

2.3 Sonification des mouvements oculaires

Un troisième ordinateur (MacBook Pro, Intel Core 2 Duo, OSX 10.8) recevait les données oculométriques provenant de l'EyeLink 1000, toutes les 4 millisecondes (le logiciel ne permettant pas de sonifier les mouvements oculaires au même taux d'échantillonnage initial de l'enregistrement (500 Hz). Les caractéristiques oculométriques étaient alors utilisées pour générer un feedback auditif en temps réel délivré par à un casque anti-bruit (ATK 250). Un programme développé au sein de l'équipe STSM (IRCAM), utilisant une API « eye-tracker » intégrée pour transmettre les données avec OpenSoundControl (www.opensoundcontrol.org) et un protocole de connection UDP au troisième ordinateur. Les données étaient traitées avec un algorithme développé sous un environnement Max/MSP (www.cycling74.com). La sonification des données oculaires concernaient deux comportements : les mouvements de poursuite oculaire et les saccades. La génération du feedback pour les saccades et les poursuites (voire Figure 4.2), se faisait à partir du signal de vitesse calculé à partir des positions horizontales et verticales de l'œil (vitesse géométrique prenant en compte les coordonnées horizontales et verticales de l'œil). De manière plus spécifique, le feedback relatif à la poursuite oculaire a été généré à partir de la norme au carré du vecteur tangentielle de vitesse.

Ce signal a été filtré par un filtre médian (20 samples). Il commandait un filtre résonnant, défini entre 100 et 500 Hz, produisant un bruit rose. Pour plus de netteté, les fréquences basses du spectre étaient supprimées. D'un point de vue écologique, la sonification des mouvements de poursuite a été conçue de manière à ce que le feedback ressemble au son du vent passant dans un espace étroit (i.e courant d'air sous une porte). Ce design nous permettait d'accentuer le côté lisse et continu que l'on évoque lorsque l'on parle de la poursuite oculaire, et d'embrasser dans le même temps les fluctuations de vitesse inhérentes à un tel mouvement. Le feedback auditif lié aux saccades était généré à partir du signal d'accélération, lequel était légèrement lissé (lissage logarithmique). Le signal résultant contrôlait un filtre passe-bas défini entre 400 et 1000 Hz, filtrant un bruit rose. L'enveloppe du son était alors formée avec une rampe linéaire descendant de 5 ms à 500 ms. La latence moyenne de la sonification a été évaluée autour de 50 ms.

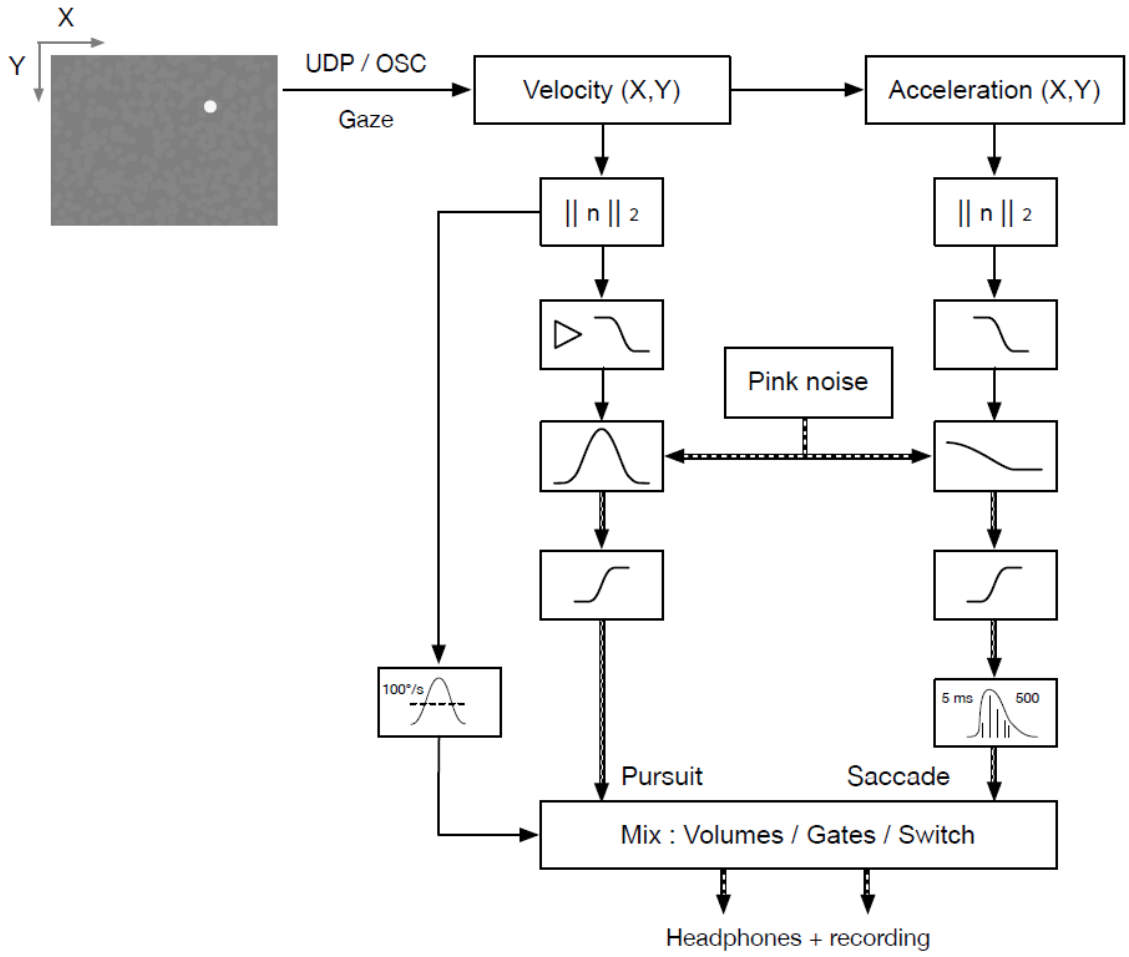


Figure 4.2 Schéma du processus de sonification des mouvements de poursuite et des saccades. (Avec l'aimable permission de l'auteur ; Boyer, 2015)

La production du feedback lié aux saccades était déclenchée dès lors que la vitesse oculaire dépassait 100°/s. En dessous de ce seuil, aucun feedback n'était produit. Il est important de noter que ce seuil est extrêmement tolérant au regard de la production de saccades, car la valeur de 100°/s est considérée comme la limite supérieure pour laquelle un humain est capable de générer de la poursuite oculaire (Meyer et al, 1985). Par conséquent, la sonification des saccades n'était pas basée sur la simple apparition d'un événement auditif. Les profils temporels saccadiques d'intensité et d'accélération étaient ainsi préservés et intégrés dans le feedback auditif. De cette manière les sujets pouvaient en principe percevoir les différences présentes au sein de la génération des saccades, et différencier une saccade courte d'une saccade plus longue par exemple. Quand une saccade était produite, la sonification de la poursuite était suspendue en utilisant une rampe descendante linéaire de 50 à 100 ms, afin que le sujet ne puisse percevoir deux sons, liés à ces deux événements oculomoteurs qui ne peuvent être produits simultanément.

2.4 Protocole d'entrainement et d'évaluation

Afin d'évaluer l'effet de la sonification sur l'apprentissage à générer de la poursuite oculaire, nous avons construit un protocole spécifique. Le but était de mesurer la capacité à générer de manière endogène un mouvement de poursuite oculaire, à partir de l'illusion visuel de mouvement reverse-phi induit et de mesurer les effets de l'entrainement dans la capacité à poursuivre une cible mobile. Le protocole incluait une tâche de poursuite, consistant pour le sujet à suivre une cible qui décrivait plusieurs trajectoires prédéfinies, et une tâche de génération libre qui consistait à essayer de reproduite en poursuite les patterns réalisés dans la tâche de poursuite guidée. Un ensemble de 7 patterns de référence a été choisi (voir Figure 4.3, A) : un cercle, 4 ellipses dont les orientations différaient (excentricité de 0.95, 4 orientations : horizontale, verticale, ou inclinée vers la gauche ou la droite à 45°), et deux « huit », orientés soit horizontalement soit verticalement (proches de courbes Lissajous de paramètre N=2). Tous les patterns étaient circonscrits à une aire de 512x512 pixels centrée sur l'écran. Les participants ont été assignés de manière aléatoire à l'un des deux groupes. Le groupe 1 correspondait aux participants dont les quatre premières sessions d'entrainement débutaient avec le feedback auditif (groupe SF). Pour le second groupe, l'ajout du feedback auditif se faisait pour les 4 dernières sessions

d’entrainement. Chaque session était composée de 4 blocs de 5 répétitions pour chacun des patterns, pour un total de 140 essais par session. La durée d’un bloc était de 12 minutes environ, une pause de 5 minutes séparait chacun des blocs. La totalité des données représentait un nombre de 1120 essais pour chaque sujet. Il faut noter que la constitution de ces 2 groupes n’a pas été faite à partir des performances de poursuite recueillies dans la phase d’inclusion. Cette absence de contrebalancement a introduit un biais, car il s’est avéré qu’un des 2 groupes comportait plus de sujets ayant des performances moins bonnes de poursuite.

Le déroulement d’un essai était le suivant : le pattern statique choisi pour l’essai était présenté une première fois pendant 500 ms, avec un disque identifiant la position initiale de la cible avant qu’elle ne se déplace. Le pattern disparaissait ensuite, seul le disque de fixation était alors affiché pour 1 seconde de plus. Après cette période, la cible était mise en mouvement de manière à reproduire le pattern statique pendant 6 secondes, ce qui correspondait à deux tours de 3 secondes chacun, puis disparaissait. Le pattern statique était alors montré à nouveau pour 500 ms, suivi d’une période de 6 secondes durant laquelle seul le fond « Flicker» était présenté. Les participants avaient pour tâche de poursuivre la cible quand elle était présente (« Tracking phase »), et de tenter de produire avec les yeux un pattern identique lors de la période avec le seul fond « Flicker » (« Production phase »).

Les vitesses moyennes tangentielles de la cible mobile étaient comprises dans un intervalle allant de 16°/s pour les ellipses à 21°/s pour le cercle. Le fond « Flicker » permettant d’induire l’IMRP était présenté en continu tout au long de l’essai. Aucune consigne relative au respect de la taille ou de la disposition spatiale n’a été donnée au sujet, excepté qu’ils pouvaient réaliser un pattern plus petit et décentré.

Après chaque bloc, on a demandé aux participants d’évaluer leur performance dans la réalisation de chaque pattern en répondant à la question « Pensez-vous avoir reproduit le pattern de manière lisse ? », sur une échelle allant de 0 « Pas du tout » à 10 « Parfaitement ». A la fin de chaque session, les participants répondaient à un questionnaire afin d’évaluer leur fatigue auditive et visuelles sur une échelle allant de 0 « aucune » à 10 « maximum ».

3. Analyse des données

3.1 Segmentation

Les données étaient filtrées à l'aide d'un filtre gaussien passe-bas à 100 Hz pour réduire le bruit. Une saccade était repérée dès lors que la vitesse oculaire instantanée dépassait les 100 °/s, correspondant au même seuil que celui utilisé pour la sonification des saccades. Dans la phase de poursuite, le gain a été calculé comme le ratio de la vitesse de l'œil par rapport à la vitesse de la cible. Les saccades étaient détectées et les segments entre elles ont été comptés et analysés au travers de la vitesse maximum et moyenne, la durée et le déplacement de l'œil afin d'évaluer la poursuite oculaire. Si la somme des déplacements de l'œil était inférieure à 2.5°, le segment était écarté. Les fixations étaient détectées et écartées si les déplacements verticaux et horizontaux sur un segment montraient un écart-type inférieur à 30% de la distance seuil : 2.5°. De cette manière les portions de poursuite identifiées remplissaient trois critères cinématiques, vitesse inférieure à 100°/s, déplacement de l'œil supérieur à 2.5°, écart-type de la distribution spatiale inférieure à 30% de 2.5°. Les saccades et les poursuites inférieures à 10 ms étaient exclues. Un exemple du type de segmentation obtenue avec cette méthode est montré sur la figure 4.3,C pour une trajectoire décrivant un Lissajous horizontal pendant une tâche de poursuite.

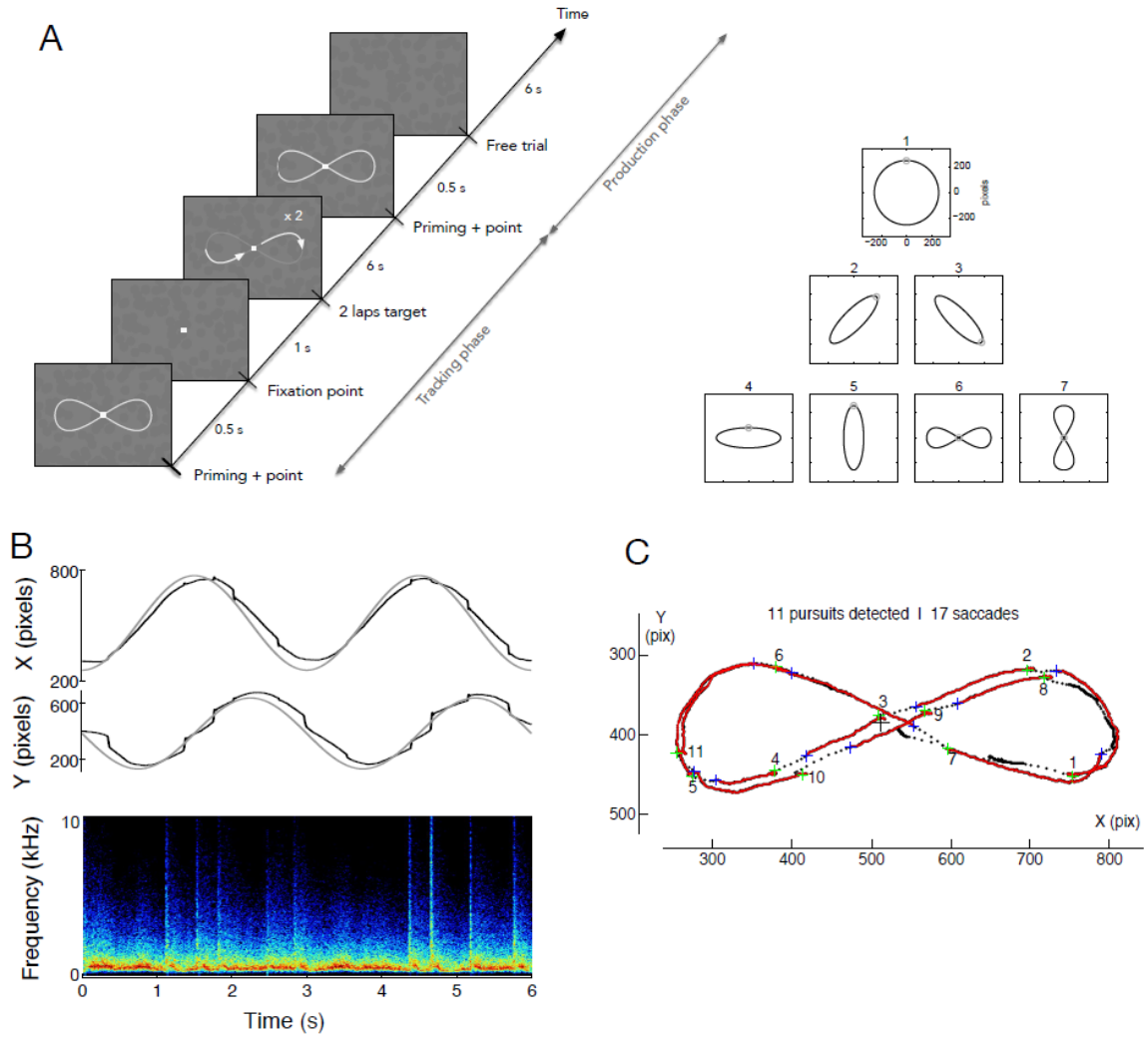


Figure 4.3 A panel de gauche : Dynamique temporelle d'un essai en phase de production de la poursuite. Après avoir montré le pattern aléatoirement choisi pour l'essai (1 parmi 7), une cible mobile est montrée décrivant deux fois d'affilée le pattern, 3 secondes chaque fois, suivi par 6 secondes de présentation de la texture « Flicker » seule. Il était demandé aux participants de poursuivre la cible décrivant deux fois le pattern, puis de reproduire le pattern décrit par la cible, à l'aide de la texture « Flicker », avec ou sans le feedback auditif. Panel de droite : le corpus des trajectoires à reproduire. B : Exemple de données oculaires brutes (trajectoire du cercle) et spectrogramme du feedback auditif généré pendant la poursuite, les saccades apparaissent comme des explosions de bruit. C : L'analyse des données consistait en la segmentation des poursuites et des saccades. Dans la phase de poursuite, le gain de vitesse et la fréquence d'occurrence de saccades étaient calculés, tandis que la durée de poursuite et la fréquence d'occurrence de saccades étaient calculées dans la phase de production.

3.2 Evaluation de la performance

Pendant la tâche de poursuite, la performance était évaluée à l'aide des gains de vitesse moyens. Le gain était mesuré sur les segments de poursuite validés par l'algorithme de détection. Le nombre de saccades compté pendant un essai était aussi mesuré. Pendant la phase de production, le principal critère d'évaluation de la performance était la durée cumulée des mouvements de poursuite produits pendant

un essai, ainsi que le nombre de saccades. Parce que seuls quelques participants ont été capables de produire de la poursuite, et de reproduire de manière significative les patterns imposés, il a été impossible de reporter en moyenne la qualité de reproduction des patterns. Les performances entre les sessions en présence du feedback auditif et celles en son absence ont été comparées.

4. Résultats

L'ensemble des données collectées dans cette expérience est important, 12 participants ont effectué 8 sessions, chacun comprenant 4 blocs de 35 essais (5 répétitions pour chacun des 7 patterns), pour un total de 1120 essais par sujet. Chaque essai comprenait une phase poursuite de 6 secondes (cible à poursuivre), suivi par 6 secondes de production de poursuite (seul le fond « Flicker » était présenté). Les données oculaires ont été analysées pour chaque essai, de manière séparée pour chaque tâche : nombre de saccades, vitesse des saccades, durée totale des poursuites, durée moyenne des poursuites, plus longue portion de poursuite et gain de vitesse pendant la phase de poursuite. Au cours de nos analyses nous n'avons pas considéré la production des micro-saccades et du tremor, n'étant pas les mouvements d'intérêts de nos problématiques. Le critère pour identifier les saccades et les poursuites ont été les mêmes pour tous les participants. (Voir Matériel et Méthodes).

Nous avons concentré les analyses pour évaluer dans quelle mesure la sonification des mouvements oculaires aidait les participants à générer des poursuites longues, comparé aux essais sans le feedback auditif. Puisque les sujets pouvaient augmenter leur performance au cours d'une session et entre les sessions, due aux effets intrinsèque de l'apprentissage indépendant à la sonification, nous avons aussi pris en compte l'évolution de cette performance.

Ci-dessous, nous décrivons les analyses menées sur les différentes variables issues du set de données. Bien que nous ayons observé un léger avantage pour le pattern Lissajous Horizontal (Figure 4.3,A panel de droite, pattern 6), aucun effet significatif lié au type de figures à reproduire n'a été observé pour la production de poursuite oculaire. De la même manière, aucun effet significatif n'a été observé sur le gain de vitesse et la fréquence de saccade, par conséquent nous avons moyenné les données oculaires de toutes les figures pour chaque participant. Nous avons également moyenné les données couvrant les 5 répétitions et les 4 blocs pour chaque session, dans le but d'obtenir des données plus facile à appréhender. Nous reportons ci-

dessous les résultats relatifs à la sonification et à l'apprentissage, séparément pour la phase de poursuite de cible et la phase de production. Nous présenterons ensuite les résultats liés à l'évaluation de la performance subjective donnée par chaque sujet, puis nous discuterons nos résultats.

4.1 Phase de poursuite de cible

Le profil typique observé pendant la phase de poursuite de cible est une combinaison de phases de poursuite oculaire et de saccades. Un exemple de trajectoire enregistrée pour le pattern 1 (cercle) est présenté dans la Figure 4.3,B. Les saccades sont visibles sur les données de positions, et sur le spectrogramme de la sonification produite, sous la forme de larges impulsions.

La Figure 4.4 illustre les résultats obtenus dans la phase de poursuite de cible, pour les gains de vitesse et le taux de saccades. Pour les 12 participants, nous distinguons les sujets qui ont bénéficiés du feedback auditif pendant les 4 premières sessions et les sujets qui n'ont bénéficié du feedback auditif que pour les 4 dernières sessions. Comme cela peut être observé pendant la phase de poursuite de cible, le gain de poursuite varie grandement entre les individus, avec certains sujets montrant une faible capacité à poursuivre une cible (gain inférieur à 0.8) et certains montrant une bonne capacité de poursuite, produisant une vitesse de poursuite proche de la vitesse de la cible (gain supérieur à 0.8). Dans l'ensemble, nous observons un petit effet de l'entrainement ou de la sonification sur le gain de vitesse, malgré le grand nombre d'essais, excepté pour certains sujets. Par exemple, le gain de vitesse augmente pour les participants #6 et #8. De manière inverse, le participant 12 issu du groupe SF (son présent pendant les 4 premières sessions), montre une diminution du gain de vitesse quand le son est supprimé. Le gain moyen pendant les sessions avec son est 0.744 ± 0.073 pour le groupe SF et 0.701 ± 0.047 pour le groupe SA. Pendant les sessions sans feedback auditif, le gain est de 0.740±0.098 pour le groupe SF et de 0.680 ± 0.086 pour le groupe SA. Aucune analyse statistique n'ont pu être menée pour comparer de manière cohérente les deux groupes, du fait de leur hétérogénéité et à un trop petit nombre de sujets dans chaque groupe. Il est difficile d'extraire une ligne de base du niveau de performance en poursuite pour les mêmes raisons (également pendant les sessions d'inclusion). Il apparait que les deux groupes ont un niveau moyen d'habileté à poursuivre une cible différent, ce qui rendrait alors les comparaisons bancales. Le taux de saccades reste stable au cours de l'expérience

aussi bien pour le groupe SF que le pour le groupe SA, bien que le sujet #5 et le sujet #8 montrent des variations. Encore, l'hétérogénéité entre les participants pour cette mesure est notable, avec certains sujets, produisant 3 fois plus de saccades que d'autres.

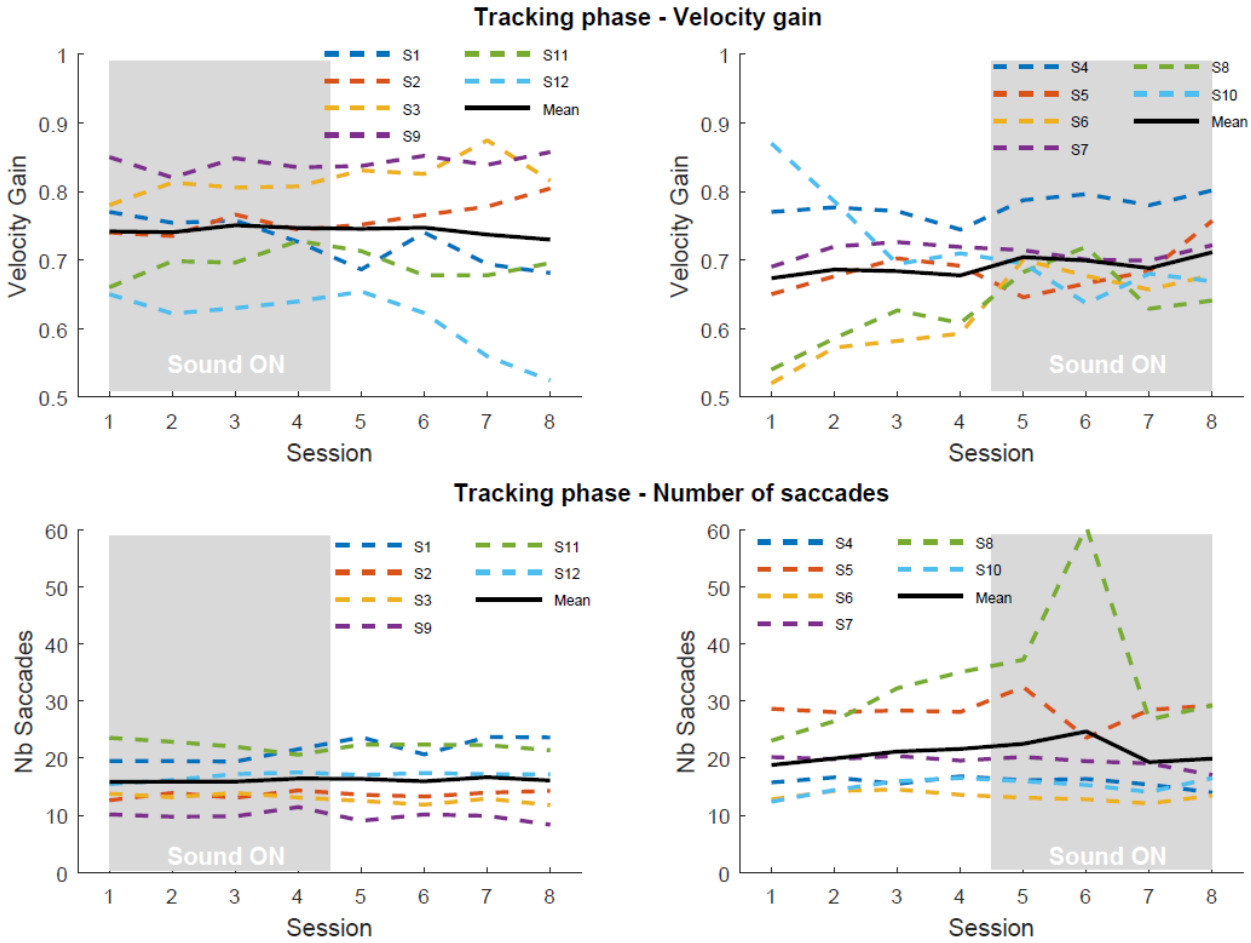


Figure 4.4 Panels du haut : Gains de vitesse moyennant les répétitions, les blocs et les types de figures pendant la phase de poursuite de cible, pour le groupe SF (gauche) et groupe SA (droite) pour chacune des 8 sessions. Panels du bas : Le taux de saccades moyenné sur les répétitions, les blocs et les types de figures pendant la phase de poursuite, pour les groupes SF (gauche) et SA (droite). Pour chaque figure l'aire grisée correspond aux sessions pendant lesquelles la sonification était présente.

Du fait de cette hétérogénéité entre les deux groupes nous avons focalisé nos analyses sur la performance avant et après l'exposition à la sonification pour chaque participant. Pour cela, nous avons calculé la différence du gain moyen sur les 4 sessions avec le feedback auditif et les 4 sessions en absence du feedback. Les comparaisons ont été effectuées avec un t-test (95% confiance ; voir Figure 4.5). Sept participants montrent une évolution significative du gain avec la sonification, 4 sujets montrant une augmentation du gain de vitesse en présence du son. Les différences de gain pour le groupe SF n'excède jamais 0.05, alors que les différences, significatives, dans le groupe SA, atteignent 0.1. Cela montre que, si la sonification a

un effet sur la poursuite, l'effet peut être négatif ou positif, faible ou fort. De plus, l'ordre de présentation de la sonification, dès les premières sessions, ou non, semble avoir un effet.

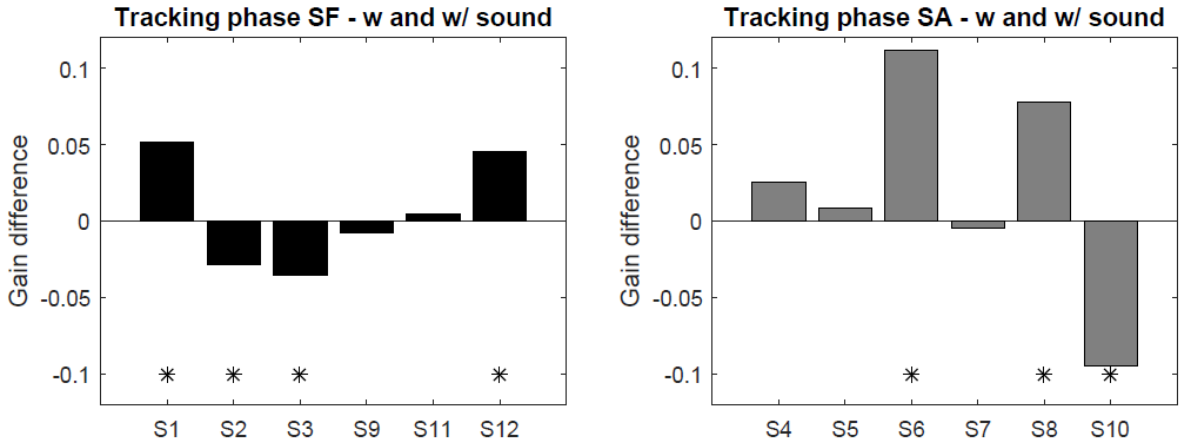


Figure 4.5 Illustre la différence des gains moyens entre les sessions avec et sans sonification pour les groupes SF (gauche) et SA (droite). Les valeurs positives indiquent une augmentation liée à la présence du son. Le symbole '' indique la significativité (t-test p<0.05).*

4.2 Phase de production

Nous avons de plus analysé le comportement oculomoteur pendant la phase de production, pendant laquelle nous avons demandé aux sujets, à chaque essai de reproduire le pattern effectué dans la phase de poursuite de cible précédant la phase de production, en générant de la poursuite oculaire. Parce qu'il n'y a pas de cible à poursuivre dans ce cas, l'utilisation du gain n'est pas pertinent comme mesure, nous avons calculé la durée moyenne de la poursuite produite, correspondant à la somme des portions de poursuites validées pendant un essai, divisée par le nombre de poursuites. Les essais pendant lesquels aucune portion de poursuite n'avait été validée, ont été retirés de l'analyse. Nous avons également analysé le taux de saccades produites au cours d'une session (Figure 4.6).

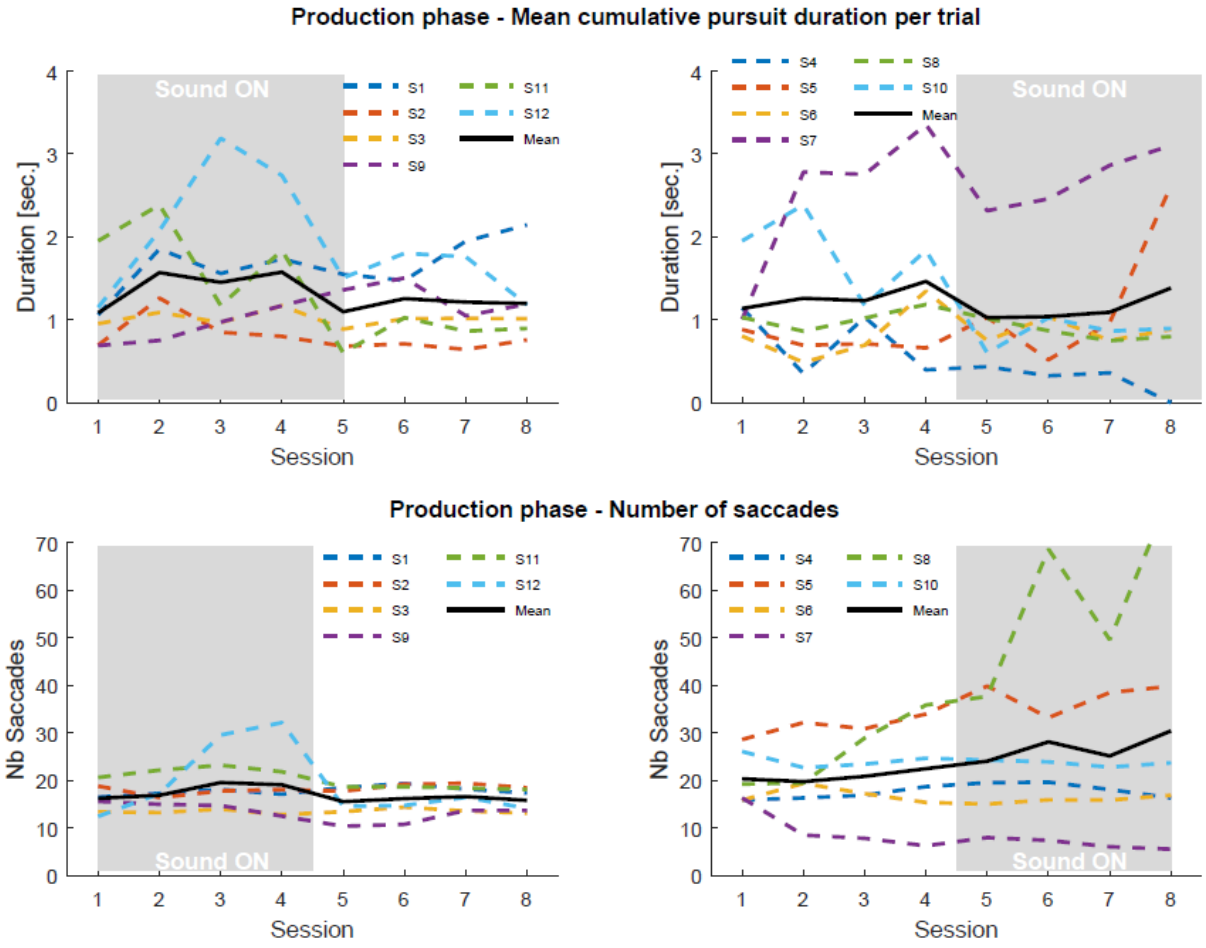


Figure 4.6 Panel du haut : Durée moyenne des poursuites cumulées par essai, moyennée sur les répétitions, les blocs et les différentes trajectoires pendant la phase de production, pour le groupe SF (gauche) et SA (droite), pour chacun des 8 sessions. Les essais au cours desquelles aucune poursuite n'a été détectée ne sont pas pris en compte. Panel du bas : Taux moyens de saccades générées calculés sur les répétitions, les blocs et les trajectoires pendant le phase de production pour chacune des 8 sessions, pour les groupes SF (gauche) et SA (droite). L'aire grisée représente les sessions au cours desquelles le feedback auditif était présent.

Une fois encore les différences interindividuelles sont importantes, plus que pour la phase de poursuite de cible. Certains sujets ont été capables de produire de longues portions de poursuite (> 2 secondes), tandis que d'autres sujets ont majoritairement produit des saccades oculaires. En moyenne, la durée des portions de poursuite oculaire générées par les participants est supérieure à 1 seconde (Groupe SF : 1.31 s, SD : 0.56 s ; Groupe SA : 1.32 s, SD : 0.75 s). Ce résultats est en lui-même un résultat remarquable, car comme évoqué dans ce manuscrit, il est établit que la génération de poursuite oculaire, est extrêmement difficile en absence de cible visuelle (Lisberger, 1987). En règle générale, dès qu'une cible mobile utilisée pour déclencher un mouvement de poursuite oculaire disparait, on sait que la vitesse oculaire chute rapidement – en 200 ms – pour atteindre une vitesse résiduelle (Becker & Fuchs, 1985) relativement éloignée de la vitesse initiale de la cible. Ce résultat est en accord avec

les études menées dans le chapitre 3 de cette thèse, qui font état que la nature du fond visuelle utilisé permet une génération ou un maintien plus facile de la poursuite oculaire. Le possible bénéfice de la sonification sur la génération ou le maintien de la poursuite oculaire sur de longues périodes ne peut pas être établit pour tous les participants. Dans le groupe SF, 2 participants (sujets #1 et #12) ont rapidement appris à produire de longues portions de poursuite, tandis que d'autres ont seulement montré une faible production, sachant le rôle conjoint que pouvait jouer la sonification et l'apprentissage. Cela est confirmé par l'observation effectuée dans le groupe SA, puisque certains sujets ont démontré la capacité à générer de longs épisodes de poursuite en absence de sonification. Pendant cette phase de génération, la performance des deux groupes est similaire. Seule la variance du groupe SA est plus grande. De manière générale, aucun pattern spécifique n'a pu être observé, soulignant la grande variabilité entre les individus dans la maitrise des mouvements poursuites oculaires. En regardant la performance individuelle (Figure 4.7), on reporte, pour 9 sujets, une différence significative entre les sessions avec et sans son pour la durée moyenne de poursuite. On observe chez quatre d'entre eux, une augmentation de la durée avec la sonification. Les différences moyennes sont de plus ou moins 1s pour les deux groupes. Bien que de larges différences interindividuelles dans la maitrise de la poursuite oculaire soient visibles ici, ces résultats montrent qu'un entrainement associé à une sonification des mouvements oculaires pourrait avoir un impact quantifiable sur comportement oculomoteur.

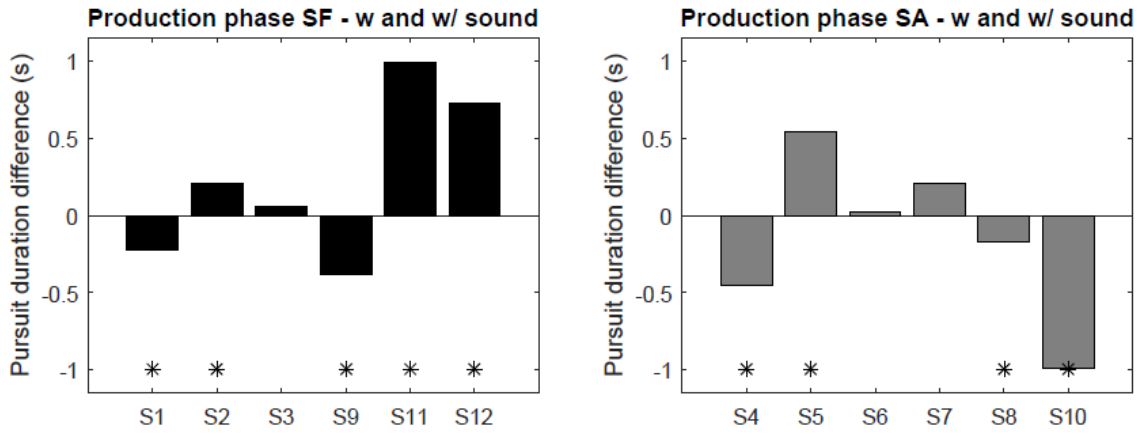


Figure 4.7 Différence moyenne de la durée de poursuite entre les sessions avec ou sans feedback auditif pour les groupes SF (gauche) et SA (droite). Les valeurs positives indiquent une augmentation de la durée en présence du son. Le symbole "" illustre la significativité de la différence (t.test, p<0.05).*

Le taux de saccades calculé pendant la phase de production est très proche de celui reporté pour la phase de poursuite de cible. On observe pour le groupe SF un taux de saccades constant – bien que le sujet #12 se détache pour les sessions 3 et 4, dans lesquelles il a aussi produit de nombreuses poursuites – au cours de l'expérience. On remarque pour le groupe SA une légère augmentation de la production de saccades en présence du feedback auditif (portée par le sujet #8), avec une augmentation de la variance entre les participants. La présence de sonification dans la seconde moitié de l'expérience pour le groupe SA semble avoir un impact sur le niveau d'activité de certains sujets. En dépit de différences importantes entre les individus, les résultats observés pour cette seconde phase, indiquent également un potentiel effet de la sonification, avec un effet négatif ou positif, sur la capacité à produire des mouvements de poursuite oculaire et le niveau d'activité (lesquels ne sont pas corrélés).

4.3 Evaluation subjective et production objective de poursuite oculaire.

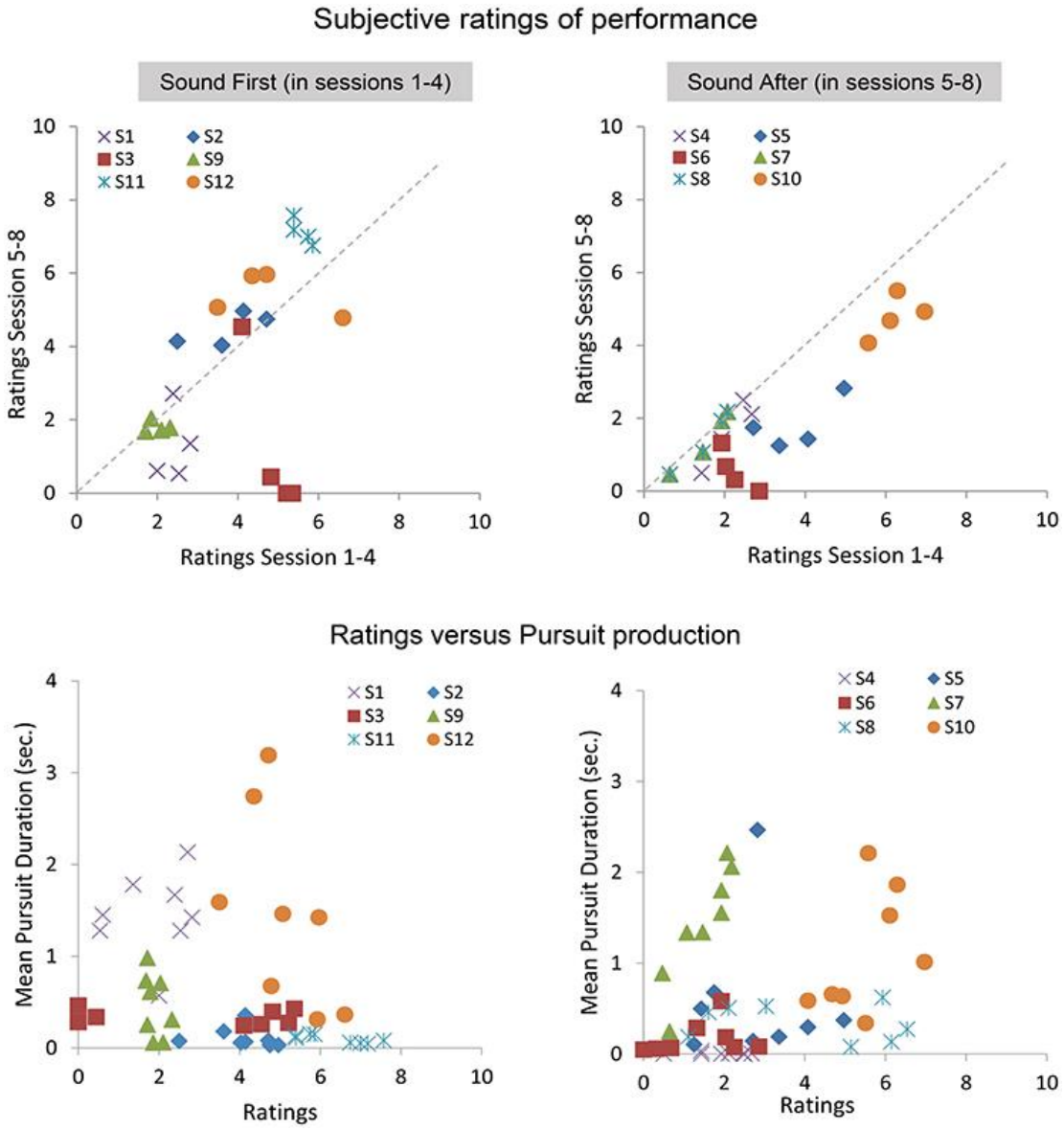


Figure 4.8 Panel du haut : Evaluations moyennes subjectives pour les sessions 5 à 8 en fonction de celles obtenues pour les sessions 1 à 4, pour les groupes SF (gauche) et SA (droite). Panel du bas : Relations entre les évaluations et la production objective de poursuite pour les groupes SF (gauche) et SA (droite).

A la fin de chaque bloc, les participants donnaient une évaluation subjective de leur performance pendant le bloc. Ci-dessous nous présentons l'analyse sur les évaluations moyennes produites pour les sessions avec et sans son, et sur les corrélations entre l'évaluation subjective, et la production objective de poursuite oculaire. La Figure 4.8 montre les évaluations données pour les sessions 1 à 4 en fonction des évaluations données pour les sessions 5 à 8 pour le groupe SF et SA respectivement. Les évaluations pour le groupe SF reste stable au cours des sessions, les participants restant cohérent dans leur auto-évaluation (excepté pour le participant

#3). Un glissement remarquable est observé pour le groupe SA, avec un réajustement en faveur d'une évaluation plus faible après que les participants aient bénéficié du feedback auditif. La comparaison entre la production objective de poursuite (bas de la Figure 4.8 et Figure 4.9) et les évaluations fournissent un aperçu supplémentaire sur l'évaluation cognitive de nos propres mouvements oculaires. Dans les deux groupes, l'évaluation des participants ne reflète pas leur performance réelle, excepté pour le participant #7, qui donne cependant en moyenne un évaluation faible.

Le manque de corrélation entre les évaluations et la performance de poursuite indique ici que l'accès cognitif à nos mouvements oculaires est faible. Néanmoins, la différence observée dans les évaluations avant et après l'introduction du feedback auditif suggère que le feedback permet d'apporter une information additionnelle qui a été prise en

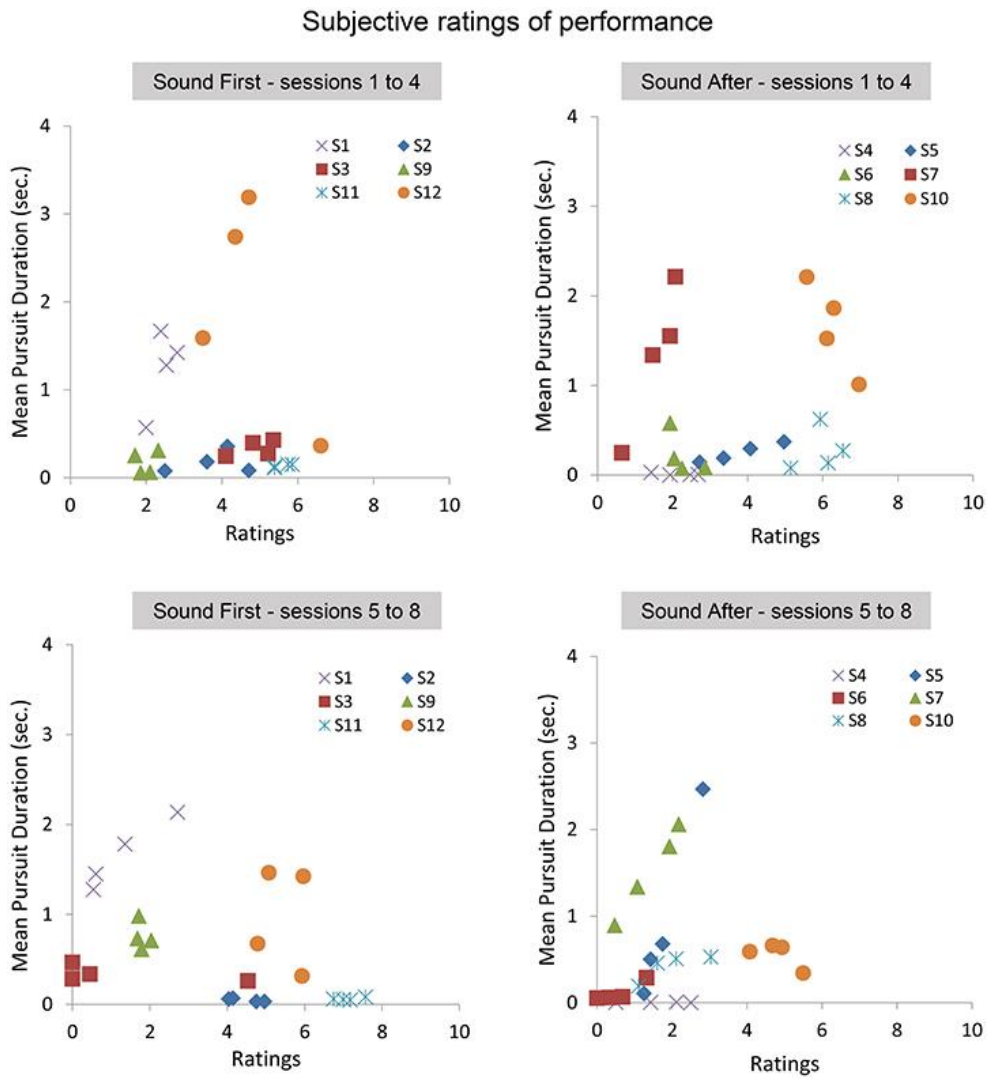


Figure 4.9 Panel du haut : Durée moyenne de poursuite en fonction de l'évaluation moyenne pendant les quatre premières sessions pour les groupes SF (colonne gauche) et SA (colonne droite). Panel du bas : Durée moyenne de poursuite en fonction de l'évaluation moyenne pendant les quatre dernières sessions pour les groupes SF (gauche) et SA (droite).

compte par les sujets. En particulier par les participants du groupe SA qui ont découvert le comportement oculomoteur au travers du feedback auditif, seulement après les 4 premières sessions.

5. Discussion

Nous présentons ici une étude exploratoire qui utilise un son couplé aux mouvements oculaires dans le but de fournir une information sur l'activité oculaire, laquelle seule, ne permet pas un accès cognitif efficace à cette motricité, due à de faibles retours proprioceptifs et kinesthésiques (voir Van Donkelaar et al., 1997 ; Gauthier et al., 1990). L'hypothèse que nous avons voulue tester ici était qu'un feedback auditif continu aiderait les participants à maitriser leurs mouvements oculaires, spécifiquement les mouvements de poursuites oculaires, dans une tâche difficile impliquant de la génération endogène de poursuite oculaire. Malgré l'utilisation d'un fond visuel connu pour induire une illusion qui permet cette génération endogène et le maintien de la poursuite oculaire (Lorenceau, 2012), de manière générale les résultats n'apportent pas de preuves irrévocables que ce couplage œil-son pourrait aider dans cette tâche.

Cependant, certains résultats apportent une preuve que le couplage œil-son module le comportement oculomoteur aussi bien que l'accès cognitif à la performance oculomotrice. Nous avons trouvé un effet significatif du feedback auditif dans la performance à la fois pour la phase de poursuite de cible, que pour celle de production de poursuite chez la majorité des participants. Comme attendu, l'effet de la sonification sur le comportement oculomoteur est un résultat remarquable, puisque seulement une petite littérature fait état de ce type résultat. Étonnamment, les effets reportés ont des effets opposés selon les participants. De telles variations, dépendantes aux participants sont souvent reportés dans les études couplant motricité et sonification (Bevilacqua et al., 2016) lesquelles créent des interactions multimodales totalement inhabituelles pour le participant.

Dans la phase de production, les différences interindividuelles sont très grandes, soulignant à la fois les idiosyncrasies dans la maitrise des mouvements oculaires et aux, peut-être est-ce lié, différents effets de ce couplage. Le son généré par les mouvements oculaires a pu être interprété différemment, selon le niveau initial de performance du sujet ou de la sensibilité au couplage. L'attention portée au son peut avoir pris la forme d'un distracteur quant à la réalisation de la tâche oculaire ou le son

a pu être perçu comme une information négative inévitable. En addition à la boucle sensori-motrice introduite par le feedback auditif, une boucle cognitive interprétative pourrait avoir eu une influence délétère, principalement si le son révélait clairement la faible habileté à réaliser la tâche ; cela est visible dans l'évaluation des participants du groupe SA qui ont seulement découvert la manière dont ils bougeaient leurs yeux après les quatre premières sessions. Différents sujets semblent illustrer ce spectre de possibilités, suggérant soit des profils cognitifs différents, et/ou des niveaux d'habileté oculomotrice différents.

Les participants qui ont débuté l'expérience avec le feedback auditif semblaient montrer des gains plus élevés et des productions plus longues que les participants qui ont commencé sans le feedback auditif. Cela suggère l'existence d'un effet contextuel selon lequel le fait de bénéficier de la sonification dès les premières sessions apporte une information, cognitive, que les participants sont capables d'exploiter même lorsque cette information disparait.

Nous discutons ci-dessous trois points, qui peuvent expliquer les difficultés rencontrées dans cette étude pour établir des effets positifs de la sonification dans la tâche d'apprentissage.

i. Taille des groupes

Premièrement, le nombre de participants dans les groupes était limité (N=6 dans chacun des groupes). Cela constitue un problème étant donné la variabilité constatée entre les individus, ce qui nous a empêchés de réaliser une comparaison fiable des deux groupes.

ii. Vitesse de cible et fréquence de changement de polarité

Un second aspect, plus technique, doit être également considéré : la vitesse de la cible à poursuivre se situait sur échelle allant de 16 à 21°/s en fonction des patterns, choisie pour permettre une poursuite plus facile. Cependant, la génération endogène de poursuite oculaire sur le fond visuel « Flicker » est liée à la fréquence de changement de polarité de contraste pour assurer un bon maintien de la poursuite (Lorenceau, 2012). Ici, la fréquence utilisée est de 5 Hz, ce qui correspond à un range de vitesse constaté (Portron & Lorenceau, 2017) oscillant autour de 10°/s (voir expérience 1 dans le chapitre 2). Ce décalage entre la vitesse de la cible poursuivie et la vitesse oculaire nécessaire pour générer la poursuite peut expliquer, en partie, les difficultés

rencontrées par les participants pour reproduire librement les trajectoires décrites par la cible. De plus, aucune tentative n'a été effectuée afin de certifier la bonne perception de l'illusion visuelle induite, et s'assurer que les participants voyaient et pouvaient l'exploiter. Nous nous attendions à ce que les participants la perçoivent implicitement et l'utilisent, sans évaluation de si cela a été le cas ou non.

iii. La texture du son

Pour finir, le son utilisé et diffusé au participant dans la présente expérience était un bruit rose filtré, dont la fréquence moyenne (moyenne des fréquences présentes dans le spectre) variait avec la vitesse oculaire. Ce choix a été motivé pour offrir un son riche, neutre et non invasif, proche d'un son produit par l'écriture sur une surface dure et reproduire les variations de vitesse. Néanmoins, d'autres choix auraient pu être plus adaptés pour ce type de couplage, par exemple, une variation dans les hauteurs plus claire ou un son harmonique dont les variations pourraient être plus faciles à discriminer, et offrir une meilleur évaluation de la vitesse de l'œil. Les effets d'un panning stéréo (distinction spatiale gauche/doite du son) ou de l'intensité auraient pu être également utilisés comme variables additionnelles pour construire le son (Parseihian et al., 2016). Dans cette perspective, la sonification basée sur la texture (Roby-Brami et al., 2014 ; Tajadura-Jimènez et al., 2014) offre aussi bien une large échelle de variation des sons attribués qui pourraient être couplés aux mouvements oculaires. D'autres méthodes de sonification pourraient être explorées (Bevilacqua et al., 2016).

Etude 2 : Etude de l'influence de la sonification de la poursuite sur la maintenance de la poursuite oculaire.

1. Introduction

L'expérience décrite précédemment ne nous a pas permis de confirmer de manière forte l'hypothèse que nous serions capables d'intégrer dans la boucle visuo-oculomotrice une information provenant d'une autre modalité sensorielle, information censée permettre au sujet d'améliorer la maitrise de ses mouvements oculaires.

La génération de mouvements de poursuite sans signal de mouvement dans l'environnement étant quasiment impossible, le design et les tâches demandées dans l'expérience précédente étaient probablement fixées à un niveau de difficulté bien trop élevé pour que les sujets puissent se concentrer sur la réalisation d'une tâche impliquant une information auditive.

Afin d'alléger la difficulté, et d'isoler potentiellement l'influence de la sonification sur la poursuite oculaire, nous avons réutilisé le même protocole que celui exposé dans l'expérience 1 de l'Etude 1 du chapitre 2, utilisant 4 types de masques derrière lesquels la cible à poursuivre disparaissait pendant un période de 700 ms. A ce protocole, nous avons ajouté le principe du biofeedback auditif utilisé dans l'expérience évoquée dans la première partie de ce chapitre.

2. Méthode et Stimuli

2.1 Participants

Un total de 22 sujets, recrutés grâce à la base de données du RISC (Relais d'informations des Sciences Cognitives), ont participé à l'étude (âge : de 21 à 59 ans, moyenne : 26 ans, écart-type = 7.4 ans, 9 femmes).

La majorité des sujets avaient déjà participé à une expérience impliquant des mesures oculométriques (15 participants sur 22, dont 4 sujets très habitués ; >10 participations), les autres ne connaissaient pas le but de l'étude et n'avaient aucune expérience en dans des tâches d'enregistrement de l'activité oculomotrice.

Tous les participants étaient en bonne santé, avaient une vision normale ou corrigée, et une audition normale. Tous les participants ont donné leur consentement écrit en

accord avec l'éthique local (Comité de protection des personnes, Ile-de-France VI, Paris, France).

2.2 Setup et stimuli visuel

Comme lors de l'étude précédente, l'expérience s'est déroulée dans une cabine insonorisée. Les systèmes d'enregistrements des mouvements oculaires et de diffusion des stimuli visuels étaient exactement les mêmes que ceux exposés dans l'expérience 1 (voir Chapitre 1, Etude 1).

Chaque sujet a passé un total de 4 blocs comportant chacun 60 essais (15 essais par type de masques visuels), deux blocs étaient réalisés sans l'addition du feedback auditif et deux blocs avec l'ajout du feedback auditif. Chaque sujet effectuait la totalité de l'expérience en 1h, pour un nombre total d'essais de 240 (120 avec feedback auditif).

2.3 Sonification des mouvements oculaires

La sonification des mouvements oculaires était assurée par la même procédure que celle décrite en détail dans la première expérience de ce chapitre (Figure 4.2, de l'étude 1). Quelques petits changements ont néanmoins été effectués quant aux seuils utilisés et la sonification des différents mouvements oculaires.

En particulier, nous avons réduit le seuil de détection des saccades, la vitesse de poursuite attendue étant relativement faible puisque la vitesse de la cible est constante et égale à 13.3°/s. Ainsi, les saccades étaient détectées pour une vitesse oculaire supérieure à 50°/s (contre 100 °/s dans la première expérience). Nous avons choisi de ne plus sonifier les saccades, afin de tester la possibilité que la sonification des saccades pouvaient être un retour auditif trop saillant relativement à celui fournit pour la poursuite, ainsi seuls les mouvements de poursuites oculaires étaient sonifiés. Les saccades et les fixations étaient donc identifiées par l'absence de son mais ne pouvaient être différenciées.

2.4 Acquisition des données et analyses

Comme pour les autres études menées dans cette thèse, les mouvements oculaires ont été analysés off-line utilisant des scripts d'analyse en Python. Les quatre premiers essais de chaque condition ont été considérés comme phase de familiarisation et écartés des analyses. Les clignements ont été premièrement supprimés avant filtrage des signaux oculaires par un filtre butterworth passe-bas (50 Hz). La vitesse et

l'accélération de l'œil ont été calculées en deux fois utilisant un filtre à fenêtre glissante (fenêtre de 51 ms, Savitzky & Golay, 1964). Le début et la fin des saccades étaient repérés par un algorithme de détection basé sur une combinaison de seuils de vitesse ($> 20°.s^{-1}$) et d'accélération ($\pm 500°.s^{-2}$).

3. Résultats

Deux sujets ont dû être écartés des analyses pour des raisons techniques, portant le nombre final de sujet à 20. Comme le protocole et le design de l'expérience est une transposition quasiment conforme de l'expérience 1 de l'étude 1, nous avons conduit la même série d'analyse afin d'étudier l'effet du son sur les différentes mesures et de confirmer les effets des textures visuelles observées dans l'expérience citée précédemment. La vitesse de la composante horizontale de l'œil a été moyennée à travers tous les essais pour chaque condition visuelle, lorsque le son était présent d'une part, et lorsque le son était absent d'autre part. Nous avons étudié l'effet des masques visuels et de la présence ou non du stimulus auditif sur les variables suivantes : le gain de vitesse moyen et la fréquence moyenne des saccades. Ces deux variables ont été étudiées à la fois pour la période de pré-occlusion et la période d'occlusion.

3.1 Effet du son sur la poursuite de cible et la maintenance de la poursuite en absence de cible.

La comparaison statistique concernant l'effet du facteur son, ne révèle aucune différence significative ($F(1,19) = 0.004$, $p = 0.95$). Quand bien même il y aurait une différence significative, aucune tendance ne se dégage entre les blocs sans son et avec son (voir Figure 4.10).

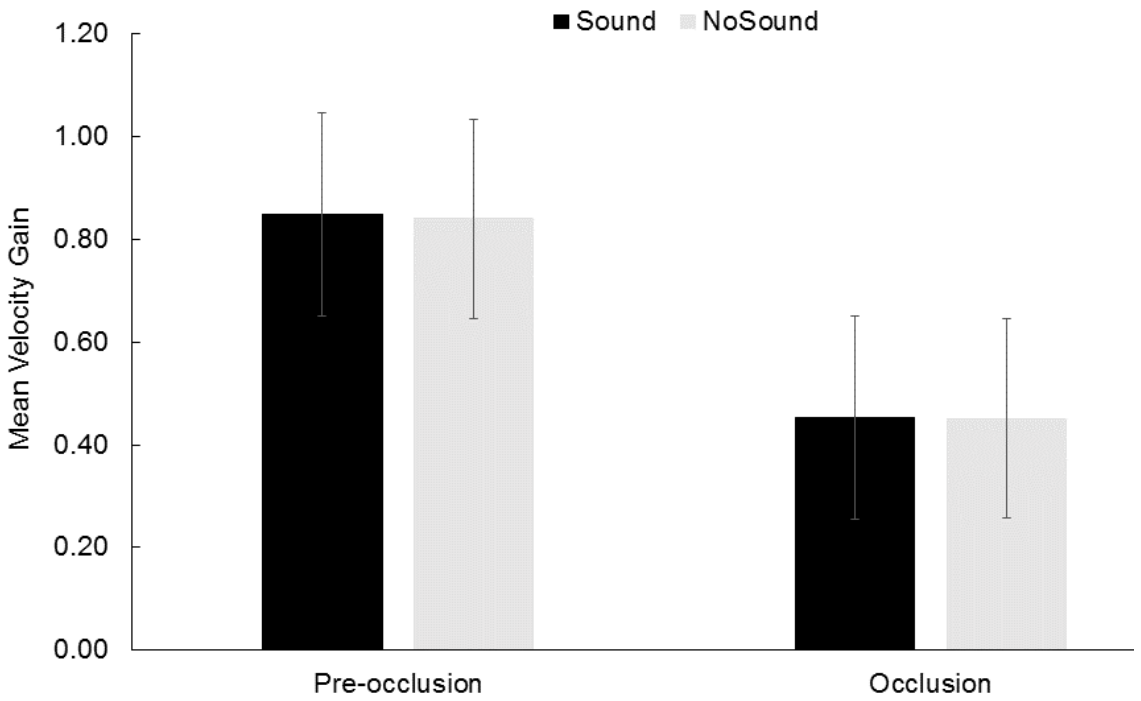


Figure 4.10 Gains de vitesse moyens mesurés pour chaque période de visibilité de la cible indépendamment des textures des masques, en fonction de la présence du stimulus auditif. Les barres noires correspondent aux gains mesurés en présence du son.

L'observation de la distribution des gains moyens mesurés pour chaque sujet en fonction des conditions de stimuli auditif pour les deux périodes temporelles étudiées (Figure 4.11) permet de constater qu'un sujet (Sujet 8 ; symbolisé par le carré vert) s'éloigne plus fortement que les autres de la distribution des gains concernant la période pré-occlusion. Cet écart semble refléter dans son cas un effet mélioratif de la présence du son sur sa poursuite oculaire (différence entre les gains S – NS = 0.13). On remarque également pour la période d'occlusion, qu'un sujet semble sensible à l'effet du son (Sujet 7 ; symbolisé par le cercle bleu) qui dans son cas témoigne d'un effet délétère de la présence du son pendant la maintenance de poursuite (différence entre les gains S – NS = -0.10). Comme le reflète les mesures de la figure 4.11, aucun des autres sujets de l'échantillon n'ont été influencé par la présence du son.

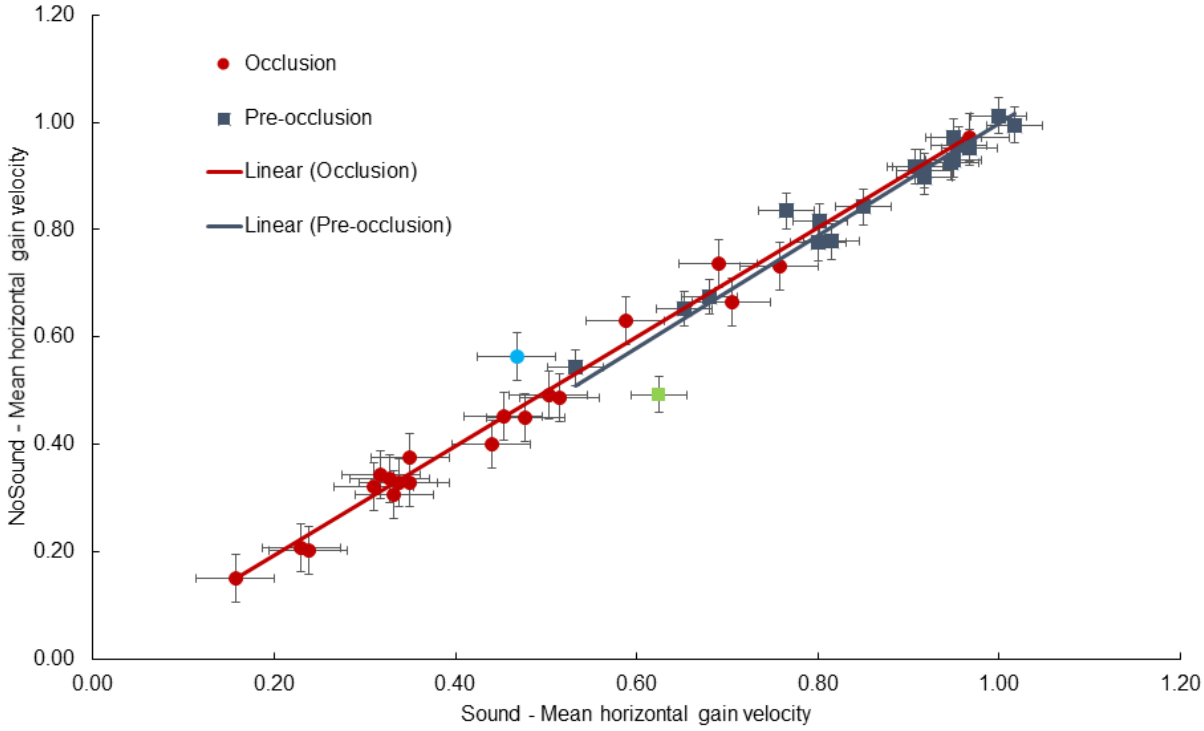


Figure 4.11 Distribution des gains moyens mesurés pour chaque sujet en fonction des conditions auditives, pour les deux périodes observées. Le symbole « ● » correspond aux gains mesurés pour la période d'occlusion. Le symbole « □ » correspond aux gains mesurés pour la période pré-occlusion. Le cercle turquoise représente le sujet (S8), le plus sensible à la présence du son pendant la phase de maintenance, le carré vert identifie le sujet le plus sensible à la présence du son pendant la période de pré-occlusion (S7).

3.3 Effet du son sur la fréquence des saccades pendant la maintenance de la poursuite en absence de cible.

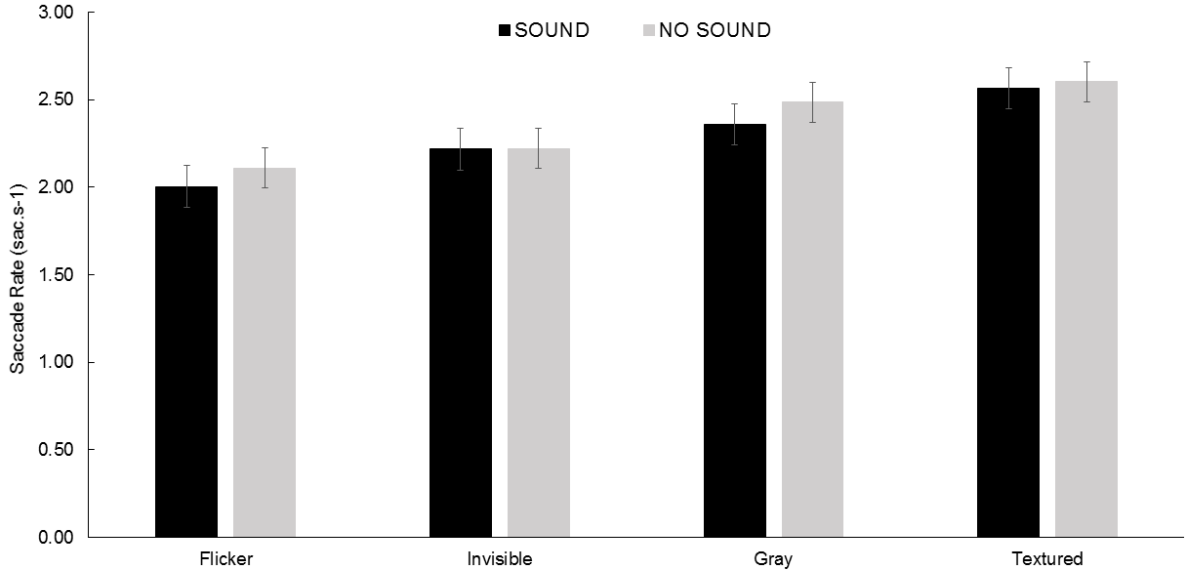


Figure 4.12. Illustre le taux de saccades pendant la période d'occlusion (rapporté ici taux de saccades par seconde)

L'ANOVA conduite sur l'effet du feedback auditif ne révèle aucune différence significative ($F(1,19) = 0.0898$, $p = 0.52$) sur le taux de saccades produit pendant la

période d'occlusion. On constate cependant sur la figure 4.12 un léger avantage, c'est-à-dire une production moindre de saccades lorsque le son est présent.

3.2 Effet des textures visuelles sur la poursuite de cible et la maintenance de la poursuite en absence de cible.

Comme nous pouvons le voir sur la Figure 4.13, les profils moyens de vitesse de l'œil pour chaque condition de texture présentent un pattern similaire. Les sujets atteignent la vitesse de la cible ou s'en rapprochent fortement en début d'essai, puis lorsque celle-ci disparait (pendant 700ms), la vitesse de l'œil chute rapidement pour atteindre un niveau résiduel. Ces profils de vitesse illustrent la vitesse moyenne de la poursuite oculaire, après suppression des saccades. Comme nous avons divisé l'aller-retour décrit par la cible en deux essais l'origine du mouvement ne se situe pas à zéro pour la vitesse, la vitesse constante de la cible et l'anticipation lié au rebond (début du trajet retour) fait que la vitesse de l'œil ne redevient jamais complétement nulle.

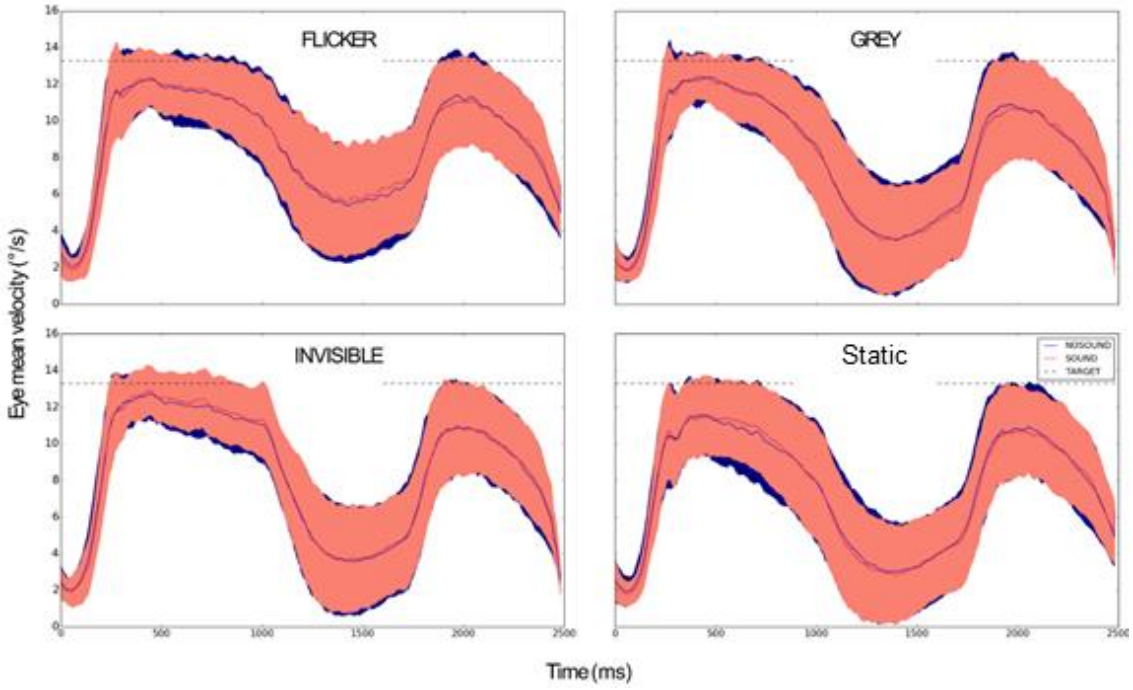


Figure 4.13 Illustre les profils de vitesse oculaires moyens pour chaque condition de texture et de sonification. Les vitesses ont été décontaminées des saccades puis moyennés au travers des blocs et des sujets. Pour chaque graphe, la ligne bleue illustre le profil moyen de vitesse obtenue dans la condition pendant laquelle le feedback auditif était absent. La courbe rouge illustre le profil moyen de vitesse obtenue lorsque le son est présent. Les aires bleue et rouge représentent l'écart-type moyen du profil respectivement en absence du son et en présence du son. La ligne noir pointillée représente la dynamique de la cible, et ses périodes de visibilité.

Les ANOVA conduites sur les gains moyens de vitesse obtenus pendant la période pré-occlusion et d'occlusion révèlent un effet des textures visuelles (pré-occlusion : $F(3,57) = 4.076$, $p<0.01$, $\eta^2 = 0.07$; occlusion : $F(3,57) = 6.743$, $p<0.001$, $\eta^2 = 0.12$). Une analyse approfondie menée à l'aide de test post-hoc (Test de Tukey HSD), nous a permis préciser les différences entre les textures visuelles. Elles ne diffèrent pas de la première expérience du chapitre 2. La présence de la texture « Flicker » permet de reporter des gains plus élevés que ce soit pour la période d'occlusion ou la période de pré-occlusion, relativement aux autres textures. La texture « Invisible », permet également un meilleur maintien de la poursuite. Comme pour la première expérience, le fond « Textured» a un effet délétère, reflétant un résultat en accord avec la littérature existante indiquant une diminution du gain en présence d'un contexte statique texturé (Figure 4.14).

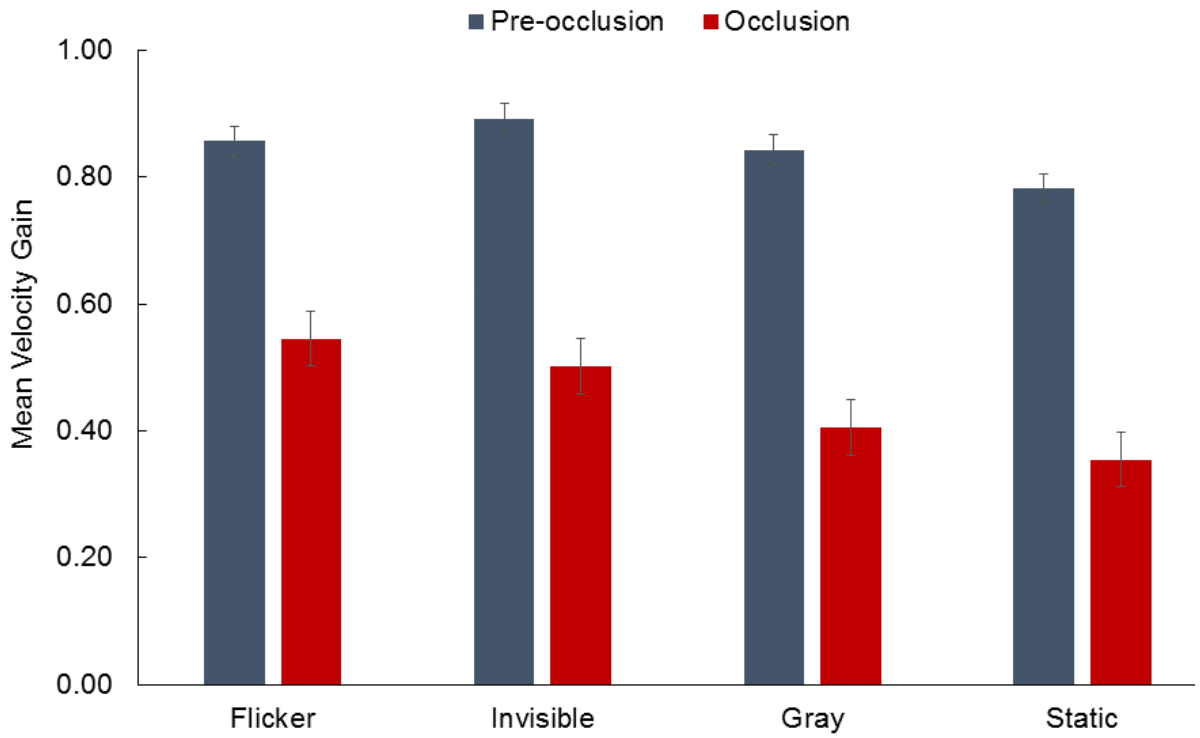


Figure 4.14 Gains de vitesse moyens mesurés pour chacune des textures indépendamment de la présence du son. Les barres rouges représentes les gains mesurés pendant la période durant laquelle la cible disparait.

Par comparaison avec les résultats de l'expérience 1 du précédent chapitre, les différences sont cependant moins fortes. En effet aucune différence significative n'est reportée entre la texture « Flicker » et la texture « Invisible », $p = 0.79$, alors qu'il y a un effet significatif entre la texture « Flicker » et les textures « Gray » et « Textured » ($p<0.01$). Les différences entre la texture « Invisible » et la texture « Gray » ne sont

pas significative ($p = 0.18$), mais une différence significative est reportée entre la texture « Invisible » et « Textured » ($p<0.05$). Enfin aucune différence n'est observée entre les textures « Gray » et « Textured » ($p = 0.70$).

3.2 Effet des textures visuelles sur le taux de saccades pendant la période d'occlusion.

Les résultats de l'ANOVA concernant les textures visuelles révèlent des différences significatives du nombre de saccades ($F(3,57) = 4.751$, $p <0.005$, $\eta^2 = 0.08$). L'analyse par comparaisons multiples a permis de préciser l'origine des différences entre les textures. Ainsi, une seule différence significative apparait entre la texture « Flicker » et la condition « Textured », $p<0.005$, qui confirme l'effet facilitateur de la texture « Flicker » se traduisant par un nombre moins important de saccades intrusives. Aucune différence n'est observée pour les comparaisons entre le reste des textures visuelles. Néanmoins, on constate une hiérarchie dans les textures, c'est-à-dire que la texture « Flicker » est celle qui minimise l'apparition des saccades pendant la période d'occlusion suivi de la texture « Invisible », « Gray » et en enfin « Textured ». Cette hiérarchie est identique en absence ou en présence du feedback (voir Figure 4.12).

4. Discussion

Les résultats observés dans cette expérience, semble confirmer qu'un retour auditif ne semble pas permettre l'amélioration de la maintenance de la poursuite dans la procédure que nous avons utilisée. Excepté deux sujets pour lesquelles nous avons observé une différence entre les sessions avec et sans son, la grande stabilité dans la performance des individus entre les conditions auditives témoigne que leur performance ne dépend pas du retour auditif.

Deux questions peuvent se poser : Cette absence de prise en compte est-elle due à un « mismatch » dans la compréhension de ce que représente le stimulus auditif ? Cette absence d'effet est-elle due à une étanchéité du système de poursuite à intégrer un signal extra-rétinien provenant d'une autre modalité ?

La réponse à la première question n'est pas claire, dans le sens où si la première étude à montrer un changement dans la cognition des sujets sur leur performance dès le premier contact avec le stimulus auditif, nous ne savons pas d'une part si les sujets dans le cas présent ont établi un lien fort entre leur performance ou l'évaluation ce

qu'ils sont en train de faire, et la perception du stimulus, et d'autre part si cette modulation de la cognition influe sur la performance oculomotrice. Dans le protocole utilisé ici, l'information auditive est ajoutée sans indice visant à guider l'attention vers l'utilisation de cette information en particulier.

La réponse à la deuxième question est plus concrète puisque la poursuite d'un son dans le noir, notamment d'un son simulant le mouvement d'un pendule, a été démontrée dans la littérature (Gauthier & Hofferer, 1976). Ce résultat montre que l'information auditive peut être un signal modale, pertinent pour la génération de poursuite, et que le système de poursuite est susceptible de substituer l'information visuelle par un autre signal sensoriel, dès lors qu'il correspond à un mouvement. Dans notre cas, le conflit entre le son illustrant un mouvement, mais qui est dépendant même du sujet, rend peut être le traitement du stimulus auditif plus difficile. De plus, l'utilisation de cette méthodologie, comme évoqué dans l'étude précédente, fait que la perception du son pour le sujet est retardée (~50 ms) par rapport au mouvement en cours. Il serait intéressant de considérer la possibilité que ce délai empêche une prise en compte pertinente pour la génération du mouvement, car elle ne représente pas réellement une information anticipée ou actualisée du mouvement de poursuite en cours.

Enfin, l'absence d'effet pourrait être due, dans le cas de cette expérience, au fait que l'utilisation d'une nouvelle information n'est pas critique, quant à la bonne réalisation de la tâche. Aucune méthodologie particulière ayant pour but de guider précisément l'attention du sujet vers l'information auditive et son interprétation n'a été mise en place ici. Le contexte dynamique de l'expérience étant constant, les mécanismes prédictifs sont probablement dans le cas présent suffisant afin de réaliser la tâche.

CHAPITRE 5

Discussion générale

5.1 Synthèse des résultats

5.1.1 Chapitre 3

Les expériences présentées dans ce chapitre avaient pour but d'étudier l'influence d'un fond visuel « Flicker » induisant une illusion de mouvement reverse-phi, sur la maintenance de la poursuite. La première étude nous a permis de caractériser l'effet facilitateur de cette texture spécifique, indépendamment des différences interindividuelles observées dans la performance des sujets. Ces résultats viennent étoffer les mesures déjà contradictoires sur les effets d'un contexte visuel statique (Spering & Gegenfurtner, 2008). Nous avons montré que la texture « Flicker » permet de compléter ou de se substituer aux signaux extra-rétiniens mis en jeu pendant la disparition de la cible, et facilite la maintenance en comparaison à d'autres textures statiques texturées et homogènes. Ces résultats sont en accords avec les observations réalisées par Krekelberg et Albright (2005), montrant la sensibilité des neurones de MT à un mouvement reverse-phi, qui dans le cas de notre procédure contribue au maintien de la poursuite oculaire. Ces réponses sous-tendent l'induction du signal de mouvement dans le même sens que celui de la poursuite fournissant une information positive au mouvement de poursuite en cours. De plus, nous avons caractérisé le fait que des combinaisons spécifiques entre la vitesse de l'œil et la fréquence des changements de polarité de contrastes pouvaient favoriser les réponses des neurones sensibles au mouvement reverse-phi. Si la vitesse est oculaire est très rapide et la fréquence faible, cela provoque un déplacement de l'image des disques sur la rétine trop important pour conduire à une réponse IMRP. De la même manière, si la vitesse de l'œil est trop faible et la fréquence d'alternance élevée, alors le mouvement de l'image rétinienne de la texture n'est pas suffisant pour provoquer une réponse IMRP. Cette hypothèse est sous-tendue par l'observation de gains de vitesse plus faibles pour des combinaisons de valeurs extrêmes testées dans l'expérience 2 du chapitre 1 (26°/s couplé à une fréquence de 5Hz, 13.3°/s couplé à 5 Hz ou 30 Hz). Enfin nous avons déterminé que l'utilisation d'un contraste faible, favorisait l'influence de cette texture spécifique. Cette observation est surprenante au

vue de résultats antérieurs qui suggèrent qu'un contraste élevé augmente la vitesse de la poursuite (Spering et al., 2005). Dans notre cas, l'explication d'un effet facilitateur pour des contrastes faibles, repose sur le fait qu'un contraste plus fort favoriserait une réponse de la voie parvocellulaire plutôt que magnocellulaire, en augmentant la saillance des éléments statiques de la texture.

La seconde étude, plus exploratoire en l'état, avait pour but de tester la généralisation d'un apprentissage à générer de la poursuite libre sur un fond « Flicker », vers d'autres contextes « Flicker » et « Homogènes » et de questionner l'origine des différences interindividuelles observées dans le comportement de poursuite. Dans la sous-tâche portant sur la maintenance de la poursuite oculaire, nous avons reporté un effet de l'entrainement généralisé à toutes les textures pour trois sujets, tandis qu'un seul sujet semble avoir réalisé un apprentissage spécifique lié à la texture utilisée dans les sessions d'entrainement. Ces observations permettent de suggérer que l'utilisation d'une procédure d'apprentissage non-supervisé, peut conduire à des apprentissages spécifiques propres aux sujets. La généralisation suggère que le poids des signaux extra-rétiniens mis en jeu pendant la période d'occlusion, tels que la prédiction des dynamiques temporelles et cinétiques de la cible est devenu plus fort, comme Madelain et Krauzlis (2003) l'ont observé après leur tâche de renforcement. Les performances du sujet S1 après entrainement suggèrent un apprentissage basé sur l'information sensorielle, et l'utilisation de l'IMRP. Enfin, nous avons de nouveau confirmé que l'apprentissage à générer de la poursuite pour des durées et des vitesses élevées est possible en absence de signal de mouvement (Lorenceau, 2012), bien que les observations ne soient issues que d'un seul sujet. Si la distinction entre génération complète ou maintenance du glissement post-saccadique reste à préciser, ces observations témoignent d'une augmentation d'un contrôle volontaire du mouvement de poursuite pour le sujet S2.

5.1.2 Chapitre 4

Les expériences présentées dans ce chapitre visaient à caractériser l'effet de la sonification sur la poursuite oculaire. La première étude, nous a permis d'établir une nouvelle méthodologie permettant d'étudier l'influence d'un signal sonore induit par le mouvement des yeux sur la poursuite oculaire. Les résultats ne montrent pas d'effet indiscutable du couplage œil-son dans la procédure que nous avons utilisée,

néanmoins des observations nous ont permis d'établir au cas par cas des modulations provoquées par ce couplage, tant pour une procédure de poursuite de cible que de génération libre de poursuite oculaire. Les résultats semblent suggérer que le son peut être bénéfique pour deux aspects différents. Premièrement, les sujets ayant bénéficié du son dès les premières sessions montrent une tendance à générer des poursuites plus longues avec des gains plus élevés que les participants n'ayant pas bénéficié du stimulus auditif lors des 4 dernières sessions. Deuxièmement nous avons pu constater une influence sur la connaissance de la performance des sujets pour le groupe SA, qui ont bénéficié du son pour les 4 dernières sessions. L'évaluation de leur performance, a été modifiée par l'interprétation valide de l'information que leur fournissait le retour auditif sur leur performance. Néanmoins, nous n'avons pas confirmé l'effet de cette information sur le contrôle oculomoteur.

Dans la seconde étude, nous avons étudié l'effet immédiat d'un couplage œil-son, dans une procédure dans laquelle le contexte prédictif est constant. Les observations semblent établir dans ce genre de procédure, que ce couplage n'a pas été pris en compte par le sujet, puisque qu'aucune modulation, positive ou négative sur la performance, n'a été observée. Une des raisons avancées est que l'information fournie par le stimulus auditif n'est pas critique, à la fois pour la maintenance du mouvement de poursuite dans la procédure que nous avons utilisée, et parce qu'aucun guidage attentionnel spécifique vers la nécessité d'utilisation du son n'a été établi.

5.2 Observations générales

5.2.1 Propriétés émergentes et différences interindividuelles.

La majorité des études portant sur la poursuite oculaire implique un grand nombre de répétitions afin de minimiser le bruit, et la variabilité entre les sujets. Au cours de nos travaux nous avons étudié l'effet des contextes à la fois dans des procédures à court-terme (Etude 1 du chapitre 3, et Etude du chapitre 4), et des protocoles d'apprentissage impliquant des sessions réparties sur plusieurs jours (Etude 2, chapitre 3 et Etude 1 chapitre 4).

Une remarque préalable que nous pouvons faire, est que nous avons utilisé des procédures impliquant un apprentissage non-supervisé (Franklin & Wolpert, 2011). Ce type de procédure repose sur l'idée que l'apprentissage est guidé par un signal propre au sujet, et par son expérience de la tâche. Cela signifie qu'en fonction de l'individu, la même tâche peut conduire à des résultats différents. Néanmoins, les contextes que

nous avons étudiés possèdent une caractéristique commune, laquelle est : qu'ils émergent en fonction de l'activité de poursuite. Au regard de nos consignes, ces contextes peuvent devenir pour les sujets un signal de référence qui peut être interprété comme : « je perçois ce signal donc je réalise un mouvement de poursuite » qui peut conduire à une meilleure estimation sensorielle de leur mouvement de poursuite. Nos observations liées à la conscience de cette relation pour le contexte auditif a été établit chez les sujets, sans montrer qu'elle était corrélée au comportement oculomoteur.

L'évaluation d'une telle relation pour la texture IMRP est plus compliquée, car elle nécessite de percevoir l'illusion, dont la construction est « interne » au sujet et non visible pour un observateur extérieur. A l'issu des procédures d'apprentissage, nous avons observé que quelques sujets étaient néanmoins parvenu à apprendre à générer des mouvements de poursuite oculaire pendant de longue durée, sans signal de mouvement. Il n'est pas à exclure que pendant l'apprentissage ces sujets ait établi une relation valide de leur perception fournie par l'IMRP et leur mouvement de poursuite oculaire, et que cette relation puisse être à l'origine de ces observations.

Certaines études rapportent le fait que la poursuite d'objets non-rigides (non préhensible) dont les dynamiques sont générées par le sujet lui-même, à l'aide de la main, améliore la poursuite oculaire (Steinbach, 1969 ; Gauthier & Hofferer, 1976 ; Landelle et al., 2016). Cette amélioration est sous-tendue par l'implication d'un autre système sensorimoteur simultanément à la poursuite pendant la tâche, dont les mécanismes de prédiction et de copie d'efférence bénéficieraient au système de poursuite. La poursuite oculaire basée sur la perception de l'IMRP n'implique pas d'autres systèmes sensorimoteurs, mais constitue un objet non-rigide déplacé par le sujet à l'aide des yeux. Etablir ce lien constitue un bon moyen de caractériser les conséquences de nos mouvements oculaire sur l'environnement perçu, et pourrait expliquer la capacité que nous avons rapportée, de certains sujets, à générer de la poursuite en absence de signal de mouvement explicite.

5.3 Limites

5.3.1 Limites de la sonification des mouvements oculaires dans le contrôle volontaire

Une remarque que nous pouvons faire dans la procédure d'apprentissage est que nous n'avons pas utilisé de procédure visant à établir de façon claire l'interprétation du signal auditif et à rendre critique son utilisation. La mise en place d'une procédure d'apprentissage non-supervisée peut être une des explications des différences interindividuelles constatées, puisqu'elles peuvent guider à des résultats différents. L'utilisation de procédures supervisées ou de renforcement permettrait de forcer le guidage de l'attention du sujet vers la relation entre le contexte auditif qui émerge en fonction des yeux. Cela pourrait être un moyen de caractériser plus objectivement l'accès à une connaissance améliorée du mouvement réalisé et de son influence sur le mouvement lui-même.

L'orientation de la tâche que nous avions choisi se focalisait sur la génération de mouvements de poursuite oculaire à l'aide du son (« movement oriented task » ; Bevilacqua et al, 2016). Il serait intéressant d'étudier l'influence d'une consigne telle que la production d'un son spécifique à l'aide des mouvements oculaires (« sound oriented task » ; Boyer et al., 2014) qui constitue une tâche plus intuitive que générer un mouvement oculaire spécifique à l'aide du son, les sujets ignorants généralement quel type de mouvement oculaire ils sont en train de réaliser.

Enfin, une critique commune peut être effectuée concernant les deux études portant sur la sonification. La méthodologie utilisée fait que le signal est perçu avec un délai d'environ 50 ms par rapport au mouvement produit. Ce délai est potentiellement problématique, dans la capacité d'intégrer de manière pertinente l'information qu'il représente du système de poursuite. L'étude de l'influence de latences variables entre le stimulus auditif et le mouvement de poursuite constitueraient un bon moyen de tester les limites temporelles de l'intégration du stimulus.

5.3.2 Limites de l'IMRP dans le contrôle volontaire des mouvements oculaires

Une remarque similaire peut être fait concernant la procédure d'apprentissage que nous avons utilisée dans le cadre de l'étude de la généralisation de la poursuite à d'autres textures. La mise en place d'une procédure d'apprentissage supervisé visant à guider cette interprétation est particulièrement compliquée puisque le signal perçu est interne au sujet, et non perceptible directement par d'autres observateurs. L'étude

de l'influence de la relation entre le percept IMRP et le mouvement oculaire, est conditionnée à la perception du mouvement par le sujet. Cette perception ne dépend pas uniquement du bon fonctionnement de l'organe senseur comme cela peut être le cas pour le stimulus auditif, mais également de la sensibilité des structures neuronales impliquées dans la perception de l'illusion. Or une partie de nos résultats semblent établir que cette perception est différente selon les sujets. L'utilisation d'une tâche perceptive, dans laquelle nous simulerions la réponse IMRP induite pourrait être un bon moyen de caractériser l'existence de sensibilités différentes au sein de la population, et qui au regard de l'ensembles des paramètres de fréquences, de contrastes et de vitesses que nous avons utilisés, laisse en suspens cette problématique. De plus, la relation entre perception et mouvements de poursuite établit des influences réciproques soulignant le caractère dynamique de cette relation (Krauzlis & Madelain, 2003b ; Lamontagne et al., 2002 ; Schütz et al., 2008). Le couplage de ces deux tâches pourraient nous donner une idée plus précise de l'interaction entre la texture « Flicker » et le mouvement de poursuite sur la réponse IMRP.

5.4 Perspectives

Les remarques effectuées dans le paragraphe précédent constituent en soi un nombre potentiel d'études supplémentaires, axées sur l'apprentissage de la génération de poursuite libre, en absence de signal de mouvement. Cette problématique peut sembler particulièrement curieuse, au regard de l'objectif premier de la poursuite, qui est de maintenir une cible en mouvement en vision centrale. Cependant, des observations ont montré d'une part que le contrôle volontaire de la poursuite est possible et d'autre part qu'il permet de reproduire des plans moteurs identiques à l'écriture cursive (Lorenceau, 2012). Cette capacité ouvre la perspective d'établir de nouveau moyen de communication (eye-writing), pour des gens privés de moyens de communication conventionnels, dues à des pathologies ou des accidents (paralysie, aphasie, maladies neurodégénératives).

De manière plus générale, nous avons constaté que les études du comportement oculomoteur en laboratoire reposent généralement sur l'étude de petits effectifs, très entrainés qui conduisant à réduire les différences interindividuelles. Ces recherches ont permis d'identifier les mécanismes-circuits neuronaux, comportementaux, les capacités plastiques et adaptatives des activités oculomotrices, ainsi que les

déterminants de leur déploiement (visuel, auditif, attentionnel…), à l'aide de méthodes qui pourraient jouer un rôle prépondérant dans d'autres domaines.

En clinique, de nombreuses observations rapportent que des pathologies neurodégénératives portent atteinte au contrôle oculomoteur volontaire. L'utilisation de méthodologies et de mesures validées dans les études sur le contrôle oculomoteur chez sujets sains, pourrait constituer une bon moyen d'objectiver ces troubles, et d'en déterminer les rôles de bio-marqueurs potentiels pour le diagnostic précoce de certaines de ces pathologies (Biotti & Vighetto, 2014). De plus, à la lumière de certaines de nos observations, qui montre un potentiel effet de la sonification sur l'activité oculomotrice chez des sujets sains, et d'études récentes montrant un effet de la sonification dans la réhabilitation motrice dans certaines pathologies (dysgraphie, Danna et al., 2013, 2015), l'étude de l'influence de la sonification dans la réhabilitation de troubles oculomoteurs est un axe à envisager.

Enfin, il semble que l'activité oculomotrice volontaire ne fait pas l'objet d'étude à grandes échelles. L'étude épidémiologique du contrôle oculomoteur permettrait de recueillir des données relatives à l'activité oculomotrice auprès de grandes populations, et de façon longitudinale. A l'aide de mesures objectives et au travers de tâches plus écologiques, elle permettrait de collecter une masse de données conséquente qui pourrait être traitée afin de déterminer les invariants et la variabilité au sein d'une population plus grande, et apporter un éclairage supplémentaire sur l'origine des différences interindividuelles.

ANNEXES

Chapitre 3

Etude 2 : Etude de l'influence de l'apprentissage sur le mouvement de poursuite oculaire

Figures supplémentaires de l'évolution du gains de vitesse après entrainement pour les sujets S3 et S4 dans la tâche de maintenance de la poursuite après la disparition d'une cible.

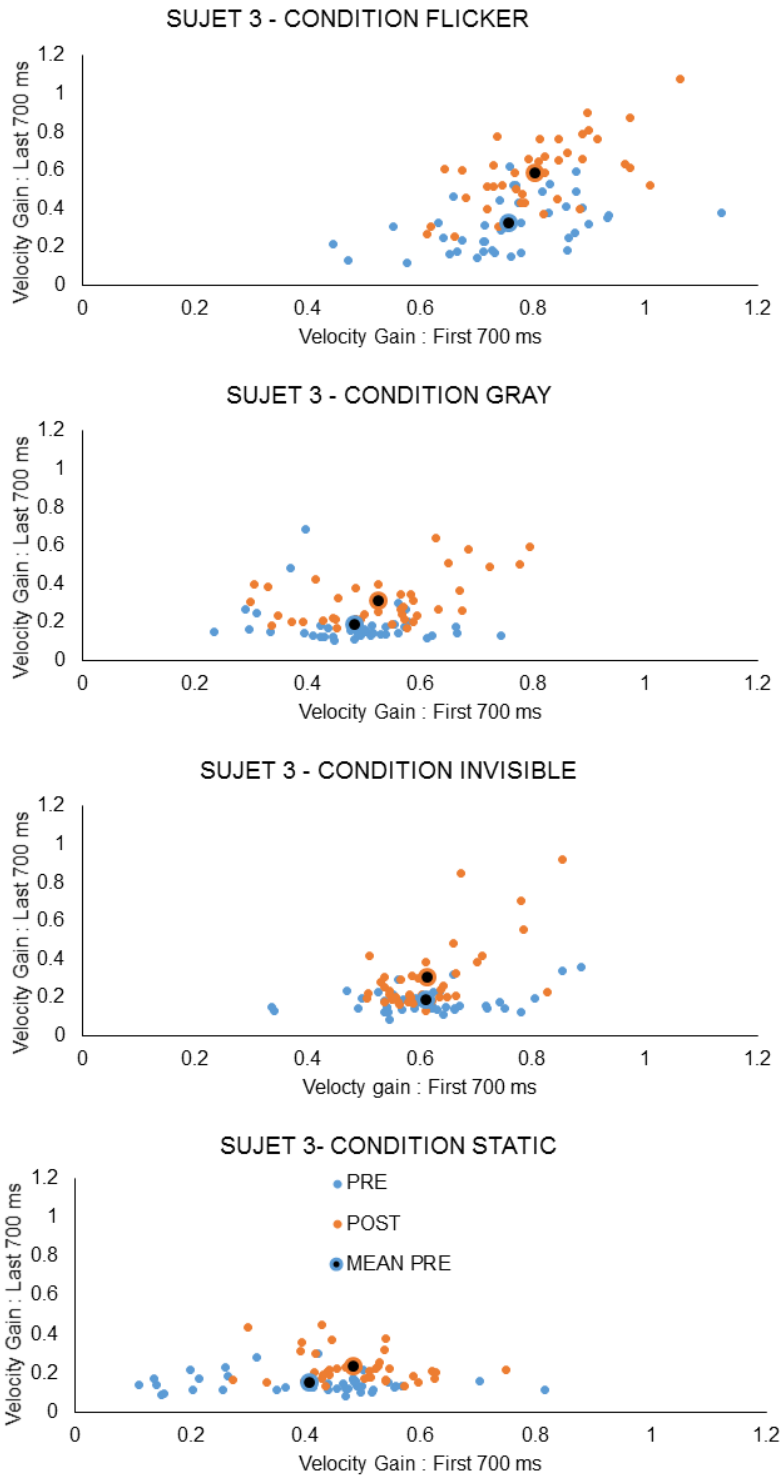


Figure 1 Evolution du gain de vitesse pendant la période d'occlusion entre la session pretest (données en bleu) et postest (données en orange) pour le Sujet 3. Respectivement, de haut en bas, pour les conditions "Flicker", "Gray", "Invisible" et "Static".

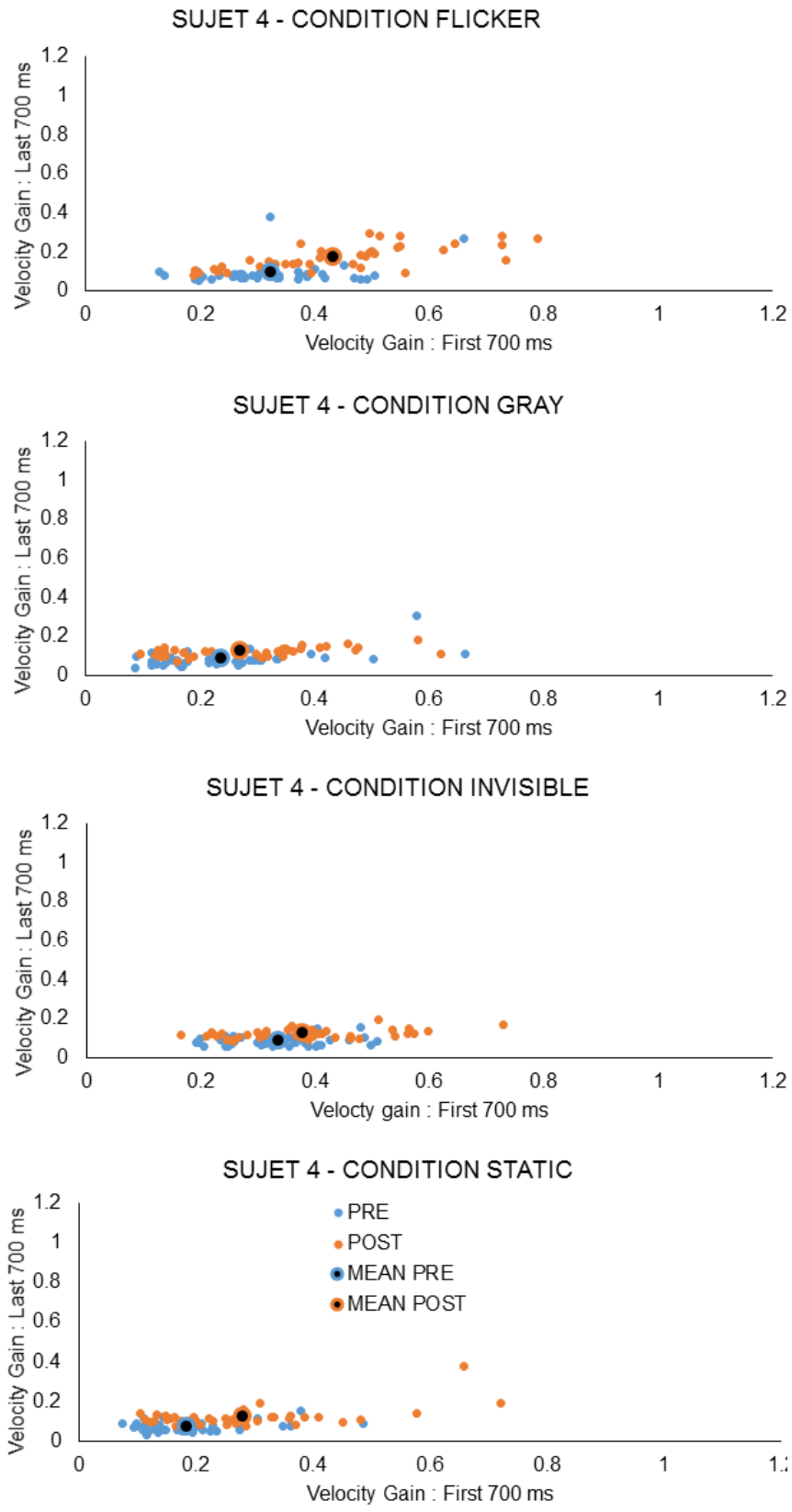


Figure 2 Evolution du gain de vitesse pendant la période d'occlusion entre la session pretest (données en bleu) et postest (données en orange) pour le Sujet 4. Respectivement, de haut en bas, pour les conditions "Flicker", "Gray", "Invisible" et "Static".

Financement et support technique

Ce travail a pu être mené grâce à une allocation doctorale de la région Ile-de-France, « Hors-Dim », et le support technique du Département d'études cognitives de l'Ecole Normale Supérieure, et du Laboratoire des Systèmes Perceptifs. Une partie des recherches a été réalisée en collaboration avec E.O Boyer et F.Bevilacqua de l'IRCAM - STMS CNRS UPMC.

Publications et communications scientifiques liées au travail de thèse

Publications Scientifiques

Portron, A., & Lorenceau, J. (2017). Sustained smooth pursuit eye movements with eye-induced reverse-phi motion. *Journal of Vision*, *17*(1), 5-5.

Boyer EO, Portron A, Bevilacqua F and Lorenceau J (2017) Continuous Auditory Feedback of Eye Movements: An Exploratory Study toward Improving Oculomotor Control. *Front. Neurosci*. 11:197. doi: 10.3389/fnins.2017.00197

Communications scientifiques

Portron, A., Boyer, E. O., Bevilacqua, F., & Lorenceau, J. (2016, August). Hearing one's eye movements: effects of online eye velocity-based auditory feedback on smooth pursuit eye movements after transient target disappearance. Perception (Vol. 45, pp. 148-148)

Portron, A., & Lorenceau, J. (2016). Maintaining smooth pursuit after target disappearance with eye-induced reverse-phi motion. Journal of Vision, 16(12), 1350-135

Portron, A., & Lorenceau J. (2015). Effect of mask characteristics on pursuit eye movement during target disappearance. Perception, (Vol. 44, pp. 132-132)

Portron, A., Boyer, E. O., Mirault, J., Bevilacqua, F., and Lorenceau, J. (2014). “Learning voluntary control of smooth pursuit with and without sound feedback,” in *Proceedings of 2014 GDR Forum* (Lyon).

Autres activités scientifiques

Animation d’un atelier à l’ICM lors de la semaine du Cerveau en 2014

Création du collectif SCALP! (2014 – en cours) : Collectif visant à établir des ponts entre des thématiques sociétales et les sciences cognitives :

- Organisation d’une conférence sur le thème de l’expertise (2014)
- Cycle de conférences à l’occasion de la COP 21 (2015)
- Organisation d’une conférence sur le thème de la place du spectateur au cinéma (2016)
- Organisation d’un projet Education, visant à mettre en relation des enseignants et chercheurs en sciences cognitives afin d’établir les apports que pourraient fournir un tel échange. (2016 – en cours)
- Organisation d’un projet Sciences Cognitives et Sociétés à l’occasion du Forum des Sciences Cognitives 2017

Animation d’un atelier expérimental lors de la rentrée des nouveaux étudiants de l’ENS en 2015 et 2016.

BIBLIOGRAPHIE

Adams, R. A., Perrinet, L. U., & Friston, K. (2012). Smooth pursuit and visual occlusion: active inference and oculomotor control in schizophrenia. *PloS One*, *7*(10), e47502.

Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, *2*(2), 284–299.

Adler, B., & Grüsser, O. J. (1979). Apparent movement and appearance of periodic stripes during eye movements across a stroboscopically illuminated random dot pattern. *Experimental brain research*, *37*(3), 537-550.

Albright, T. D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of neurophysiology*, *52*(6), 1106-1130.

Angel, R. W., & Garland, H. (1972). Transfer of information from manual to oculomotor control system. *Journal of experimental psychology*, *96*(1), 92.

Anstis, S. M. (1970). Phi movement as a subtraction process. *Vision Research*, 10, 1411–1430

Anstis, S. M., & Rogers, B. J. (1975). Illusory reversal of visual depth and movement during changes of contrast. *Vision research*, *15*(8), 957-IN6.

Bahill, A. T., & McDonald, J. D. (1983). Smooth pursuit eye movements in response to predictable target motions. *Vision research*, *23*(12), 1573-1583.

Barnes, G. R., & Asselman, P. T. (1991). The mechanism of prediction in human smooth pursuit eye movements. *The Journal of Physiology*, *439*, 439–461.

Barnes, G. R. (2008). Cognitive processes involved in smooth pursuit eye movements. *Brain and cognition*, *68*(3), 309-326.

Barr, C. C., Schultheis, L. W., & Robinson, D. A. (1976). Voluntary, non-visual control of the human vestibulo-ocular reflex. *Acta oto-laryngologica*, *81*(5-6), 365-375.

Becker, W., & Fuchs, A. F. (1985). Prediction in the oculomotor system: smooth pursuit during transient disappearance of a visual target. *Experimental Brain Research*, *57*(3), 562-575.

Behrens, F.,& Grüsser, O. J. (1979). Smooth pursuit eye movements and optokinetic nystagmus elicited by intermittently illuminated stationary patterns. *Experimental Brain Research*, 37, 317–336

Bennett, S. J., & Barnes, G. R. (2003). Human ocular pursuit during the transient disappearance of a visual target. *Journal of Neurophysiology*, *90*(4), 2504-2520.

Bennett, S. J., & Barnes, G. R. (2006). Combined smooth and saccadic ocular pursuit during the transient occlusion of a moving visual object. *Experimental Brain Research*, *168*, 313–321.

Berryhill, M. E., Chiu, T., and Hughes, H. C. (2006). Smooth pursuit of nonvisual motion. *J. Neurophysiol.* 96, 461–465.

Bevilacqua, F., Boyer, E. O., Françoise, J., Houix, O., Susini, P., Roby-Brami, A., & Hanneton, S. (2016). Sensori-Motor Learning with Movement Sonification: Perspectives from Recent Interdisciplinary Studies. *Frontiers in Neuroscience*, 10, 385.

Bevilacqua, F., Müller, R., and Schnell, N. (2005). "MnM: a Max/MSP mapping toolbox," in *Proceedings of the 2005 Conference on New Interfaces for Musical Expression* (Vancouver), 85–88.

Blohm, G., Missal, M., & Lefevre, P. (2005). Processing of retinal and extraretinal signals for memory-guided saccades during smooth pursuit. *Journal of Neurophysiology*, *93*(3), 1510-1522.

Born, R. T., & Tootell, R. B. (1992). Segregation of global and local motion processing in primate middle temporal visual area. *Nature*, *357*(6378), 497.

Born, R. T., Groh, J. M., Zhao, R., & Lukasewycz, S. J. (2000). Segregation of object and background motion in visual area MT: effects of microstimulation on eye movements. *Neuron*, *26*(3), 725-734.

Boyer, É. O., Bevilacqua, F., Susini, P., and Hanneton, S. (2017). Investigating three types of continuous auditory feedback in visuo-manual tracking. *Exp. Brain Res.* 235, 691–701.

Braddick, O. J., Ruddock, K. H., Morgan, M. J., & Marr, D. (1980). Low-Level and High-Level Processes in Apparent Motion [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *290*(1038), 137–151.

Braun, D. I., Schütz, A. C., & Gegenfurtner, K. R. (2010). Localization of speed differences of context stimuli during fixation and smooth pursuit eye movements. *Vision Research*, *50*(24), 2740–2749.

Churchland, M. M., Chou, I.-H., & Lisberger, S. G. (2003). Evidence for object permanence in the smooth-pursuit eye movements of monkeys. *Journal of Neurophysiology*, *90*(June 2003), 2205–2218.

Carl, J. R., & Gellman, R. S. (1987). Human smooth pursuit: stimulus-dependent responses. *Journal of Neurophysiology*, *57*(5), 1446-1463.

Cavanagh, P., & Alvarez, G. A. (2005). Tracking multiple targets with multifocal attention. *Trends in cognitive sciences*, *9*(7), 349-354.

Cirstea, C. M., Ptito, A., & Levin, M. F. (2006). Feedback and cognition in arm motor skill reacquisition after stroke. *Stroke*, *37*(5), 1237-1242.

Cohen, B., Matsuo, V., & Raphan, T. (1977). Quantitative analysis of the velocity characteristics of optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus. *The Journal of Physiology*, *270*(2), 321-344.

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

Danna, J., Paz-Villagrán, V., Capel, A., Pétroz, C., Gondre, C., Pinto, S., et al. (2013). "Movement sonification for the diagnosis and the rehabilitation of graphomotor disorders," in *Sound, Music and Motion, Lecture Notes in Computer Science, 10th International Symposium, CMMR 2013*, Vol. 8905, eds M. Aramaki, O. Derrien, R. Kronland-Martinet, and S. Ystad (Marseille: Springer International Publishing), 246–255.

Danna, J., Paz-Villagrán, V., Gondre, C., Aramaki, M., Kronland-Martinet, R., Ystad, S., et al. (2015). "Let me hear your handwriting!" Evaluating the movement fluency from its sonification. *PLoS ONE* 10:e0128388.

Deno, D. C., Crandall, W. F., Sherman, K., & Keller, E. L. (1995). Characterization of prediction in the primate visual smooth pursuit system. *Biosystems*, *34*(1-3), 107-128.

Derrington, A. M., & Goddard, P. A. (1989). Failure of motion discrimination at high contrasts: Evidence for saturation. *Vision research*, 29(12), 1767-1776.

Dodge R, 1903 "Five types of eye movement in the horizontal meridian plane of the field of regard" American Journal of Physiology 8 307–329

Fukushima, K., Yamanobe, T., Shinmei, Y., & Fukushima, J. (2002). Predictive responses of periarcuate pursuit neurons to visual target motion. *Experimental Brain Research*, *145*(1), 104-120.

Garbutt, S., & Lisberger, S. G. (2006). Directional cuing of target choice in human smooth pursuit eye movements. *Journal of Neuroscience*, *26*(48), 12479-12486.

Gauthier, G. M., & Hofferer, J. M. (1976). Eye tracking of self-moved targets in the absence of vision. *Experimental brain research*, *26*(2), 121-139.

Gauthier, G. M., Vercher, J. L., Mussa Ivaldi, F., & Marchetti, E. (1988). Oculo-manual tracking of visual targets: control learning, coordination control and coordination model. *Experimental Brain Research*, *73*(1), 127-137.

Gauthier, G. M., Nommay, D., and Vercher, J. L. (1990). The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science* 249, 58–61.

Gottlieb, Nickla, D. L., M. D., Marin, G., Rojas, X., Britto, L. R., & Wallman, J. (1994). The retinal targets of centrifugal neurons and the retinal neurons projecting to the accessory optic system. *Visual neuroscience*, *11*(02), 401-409.

Groh, J. M., Born, R. T., & Newsome, W. T. (1997). How is a sensory map read out? Effects of microstimulation in visual area MT on saccades and smooth pursuit eye movements. *Journal of Neuroscience*, *17*(11), 4312-4330.

Grüsser, O. J. (1986). Interaction of efferent and afferent signals in visual perception A history of ideas and experimental paradigms. *Acta Psychologica*, *63*(1), 3–21. http://doi.org/10.1016/0001-6918(86)90039-9

Hartveld, A., & Hegarty, J. R. (1996). Augmented feedback and physiotherapy practice. *Physiotherapy*, *82*(8), 480-490.

Hattar, S., Liao, H. W., Takao, M., Berson, D. M., & Yau, K. W. (2002). Melanopsin-containing retinal ganglion cells: architecture, projections, and intrinsic photosensitivity. *Science*, *295*(5557), 1065-1070.

Heinen, S. J., & Watamaniuk, S. N. (1998). Spatial integration in human smooth pursuit. *Vision research*, *38*(23), 3785-3794.

Holmqvist, K., Nyström, M., Andersson, R., Dewhurst, R., Jarodzka, H., & Van de Weijer, J. (2011). *Eye tracking: A comprehensive guide to methods and measures*. OUP Oxford.

Ilg, U. J., & Thier, P. (2003). Visual tracking neurons in primate area MST are activated by smooth-pursuit eye movements of an “imaginary” target. *Journal of Neurophysiology*, *90*(3), 1489-1502.

Ilg, U. J., & Thier, P. (2008). The neural basis of smooth pursuit eye movements in the rhesus monkey brain. *Brain and cognition*, *68*(3), 229-240.

Ingram, H. A., Van Donkelaar, P., Cole, J., Vercher, J. L., Gauthier, G. M., and Miall, R. C. (2000). The role of proprioception and attention in a visuomotor adaptation task.

Jarrett, C. B., & Barnes, G. (2001). Volitional selection of direction in the generation of anticipatory ocular smooth pursuit in humans. *Neuroscience letters*, *312*(1), 25-28.

Kahlon, M., & Lisberger, S. G. (1996). Coordinate system for learning in the smooth pursuit eye movements of monkeys. *Journal of Neuroscience*, *16*(22), 7270-7283.

Kerzel, D., Born, S., and Souto, D. (2010). Inhibition of steady-state smooth pursuit and catch-up saccades by abrupt visual and auditory onsets. *J. Neurophysiol.*

Krauzlis, R. J. (2004). Recasting the smooth pursuit eye movement system. *Journal of neurophysiology*, *91*(2), 591-603.

Krauzlis, R. J. (2005). The control of voluntary eye movements: new perspectives. *The Neuroscientist*, *11*(2), 124-137.

Kowler, E., & Steinman, R. M. (1979). The effect of expectations on slow oculomotor control—I. Periodic target steps. *Vision research*, *19*(6), 619-632.

Krekelberg, B., & Albright, T. D. (2005). Motion mechanisms in macaque MT. *Journal of Neurophysiology*, *93*, 2908–2921.

Hawken, M. J., Parker, A., & Lund, J. S. (1988). Laminar organization and contrast sensitivity of direction-selective cells in the striate cortex of the Old World monkey. *Journal of Neuroscience*, *8*(10), 3541-3548.

Keller, E. L., & Khan, N. S. (1986). Smooth-pursuit initiation in the presence of a textured background in monkey. *Vision research*, *26*(6), 943-955.

Kerzel, D., Born, S., and Souto, D. (2010). Inhibition of steady-state smooth pursuit and catch-up saccades by abrupt visual and auditory onsets. *J. Neurophysiol.*

Kimmig, H. G., Miles, F. A., & Schwarz, U. (1992). Effects of stationary textured backgrounds on the initiation of pursuit eye movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, *68*(6), 2147-2164.

Kowler, E. (1989). Cognitive expectations, not habits, control anticipatory smooth oculomotor pursuit. *Vision research*, *29*(9), 1049-1057.

Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of neurophysiology*, *16*(1), 37-68.

Lamare M., 1892 “Des mouvements des yeux dans la lecture” Bulletin et Mémoire de la Société Française d'Ophthalmologie 10 354–364.

Landelle, C., Montagnini, A., Madelain, L., & Danion, F. (2016). Eye tracking a self-moved target with complex hand-target dynamics. *Journal of Neurophysiology*, *116*(4), 1859-1870.

Levine, M. W., & Shefner, J. M. (1991). Fundamentals of sensation and perception.

Lamontagne, C., Gosselin, F., & Pivik, R. T. (2002). Sigma smooth pursuit eye tracking: Constant k values revisited. *Experimental brain research*, *143*(1), 130-132.

Lindner, A., Schwarz, U., & Ilg, U. J. (2001). Cancellation of self-induced retinal image motion during smooth pursuit eye movements. *Vision research*, *41*(13), 1685-1694.

Lindner, A., & Ilg, U. J. (2006). Suppression of optokinesis during smooth pursuit eye movements revisited: The role of extra-retinal information. *Vision research*, *46*(6), 761-767.

Lisberger, S. G., Miles, F. A., Optican, L. M., & Eighmy, B. B. (1981). Optokinetic response in monkey: underlying mechanisms and their sensitivity to long-term adaptive changes in vestibuloocular reflex. *Journal of Neurophysiology*, *45*(5), 869-890.

Lisberger, S. G., & Westbrook, L. E. (1985). Properties of visual inputs that initiate horizontal smooth pursuit eye movements in monkeys. *Journal of Neuroscience*, *5*(6), 1662-1673.

Lisberger, S. G., Morris, E. J., & Tychsen, L. (1987). Visual motion processing and sensory-motor integration for smooth pursuit eye movements. *Annual review of neuroscience*, *10*(1), 97-129.

Lisberger, S. G., & Ferrera, V. P. (1997). Vector averaging for smooth pursuit eye movements initiated by two moving targets in monkeys. *Journal of Neuroscience*, *17*(19), 7490-7502.

Lisberger, S. G. (2010). Visual guidance of smooth-pursuit eye movements: sensation, action, and what happens in between. *Neuron*, *66*(4), 477-491.

Lisberger, S. G. (2015). Visual guidance of smooth pursuit eye movements. *Annual Review of Vision Science*, *1*, 447-468.

Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth-Anatomy, physiology, and perception. *Science*, *240*(4853), 740-749.

Livingstone, M. S., & Conway, B. R. (2003). Substructure of drection-selective receptive fields in Macaque V1. *Journal of Neurophysiology*, *89*(5), 2743–2759.

Loewenfeld, I. E., & Lowenstein, O. (1999). The Pupil: Anatomy. *Physiology, and Clinical Applications: Butterworth-Heinemann*.

Lorenceau, J. (2012). Cursive writing with smooth pursuit eye movements. *Current Biology*, *22*(16), 1506-1509.

Lynch, J. C., & Tian, J. R. (2006). Cortico-cortical networks and cortico-subcortical loops for the higher control of eye movements. *Progress in brain research*, *151*, 461-501.

MacAvoy, M. G., Gottlieb, J. P., & Bruce, C. J. (1991). Smooth-pursuit eye movement representation in the primate frontal eye field. *Cerebral Cortex*, *1*(1), 95-102.

Mackay, D. M. (1961). Visual effects of non-redundant stimulation. *Nature*, Lond. 192, 739.

Madelain, L., & Krauzlis, R. J. (2003a). Effects of learning on smooth pursuit during transient disappearance of a visual target. *Journal of neurophysiology*, *90*(2), 972-982.

Madelain, L., & Krauzlis, R. J. (2003b). Pursuit of the ineffable: perceptual and motor reversals during the tracking of apparent motion. *Journal of Vision*, *3*(11), 1-1.

Masson, G., Proteau, L., & Mestre, D. R. (1995). Effects of stationary and moving textured backgrounds on the visuo-oculo-manual tracking in humans. *Vision research*, *35*(6), 837-852.

Maunsell, J. H., & Van Essen, D. C. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *Journal of neurophysiology*, *49*(5), 1127-1147.

Meyer, C., Lasker, A., and Robinson, D. (1985). The upper limit of human smooth pursuit velocity

Merigan, W. H., & Maunsell, J. H. (1990). Macaque vision after magnocellular lateral geniculate lesions. *Visual neuroscience*, *5*(04), 347-352.

Mo, C.-H., & Koch, C. (2003). Modeling reverse-phi motion-selective neurons in cortex: double synaptic-veto mechanism. *Neural Computation*, *15*, 735–759.

Morris, R. E. (1984). Manipulation of stimulus onset delay in reading: evidence for parallel programming of saccades

Newsome, W. T., & Pare, E. B. (1988). A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). *Journal of Neuroscience*, *8*(6), 2201-2211.

Niemann, T., & Hoffmann, K. P. (1997). The influence of stationary and moving textured backgrounds on smooth-pursuit initiation and steady state pursuit in humans. *Experimental brain research*, *115*(3), 531-540.

Nicolai, S., Mirelman, A., Herman, T., Zijlstra, A., Mancini, M., Becker, C., et al. (2010). Improvement of balance after audio-biofeedback. *Z. Gerontol. Geriatr.* 43, 224–228.

Ono, S., & Mustari, M. J. (2009). Smooth Pursuit–Related Information Processing in Frontal Eye Field Neurons that Project to the NRTP. *Cerebral Cortex*, *19*(5), 1186-1197.

Osborne, L. C., Lisberger, S. G., & Bialek, W. (2005). A sensory source for motor variation. *Nature*, *437*(7057), 412-416.

Owsley, C., Sekuler, R., & Siemsen, D. (1983). Contrast sensitivity throughout adulthood. *Vision research*, *23*(7), 689-699.

Paillard, J. (1985). Les niveaux sensori-moteur et cognitif du contrôle de l'action. *Recherches en activités physiques et sportives*, *1*, 147-163.

Parseihian, G., Gondre, C., Aramaki, M., Ystad, S., and Kronland-Martinet, R. (2016). Comparison and evaluation of sonification strategies for guidance tasks. *IEEE Trans. Multimedia* 18, 674–686

Pola, J., & Wyatt, H. J. (1997). Offset dynamics of human smooth pursuit eye movements: effects of target presence and subject attention. *Vision Research*, *37*(18), 2579–95.

Pomerantz, J. R. (1970). Eye movements affect the perception of apparent (beta) movement. *Psychonomic Science*, *19*(4), 193–194.

Portron, A., and Lorenceau, J. (2017). Sustained smooth pursuit eye movements with eye-induced reverse-phi motion. *J. Vis.* 17:5.

Rashbass, C. (1961). The relationship between saccadic and smooth tracking eye movements. *The Journal of Physiology*, *159*(2), 326-338.

Robinson, D. A. (1965). The mechanics of human smooth pursuit eye movement. *The Journal of Physiology*, *180*(3), 569.

Rosati, G., Oscari, F., Spagnol, S., Avanzini, F., and Masiero, S. (2012). Effect of task-related continuous auditory feedback during learning of tracking motion exercises. *J. Neuroeng. Rehabil*

Rottach, K. G., Zivotofsky, a Z., Das, V. E., Averbuch-Heller, L., Discenna, a O., Poonyathalang, a, & Leigh, R. J. (1996). Comparison of horizontal, vertical and diagonal smooth pursuit eye movements in normal human subjects. *Vision Research*, *36*(14).

Sato, T. (1989). Reversed apparent motion with random dot patterns. *Vision Research*, *29*(12), 1749–1758.

Savitzky, A., & Golay, M. J. (1964). Smoothing and differentiation of data by simplified least squares procedures. *Analytical chemistry*, *36*(8), 1627-1639.

Shapley, R., Kaplan, E., & Soodak, R. (1981). Spatial summation and contrast sensitivity of X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of the macaque. *Nature*, *292*(5823), 543-545.

Shapley, R., & Perry, V. H. (1986). Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends in Neurosciences*, *9*, 229-235.

Sharpe, J. A., & Sylvester, T. O. (1978). Effect of aging on horizontal smooth pursuit. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, *17*(5), 465–468.

Schütz, A. C., Braun, D. I., Kerzel, D., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Improved visual sensitivity during smooth pursuit eye movements. *Nature neuroscience*, *11*(10), 1211-1216.

Schütz, A. C., Braun, D. I., Movshon, J. A., & Gegenfurtner, K. R. (2010). Does the noise matter? Effects of different kinematogram types on smooth pursuit eye movements and perception. *Journal of vision*, *10*(13), 26-26.

Schwarz, U., & Ilg, U. J. (1999). Asymmetry in visual motion processing. *Neuroreport*, *10*(12), 2477-2480.

Schwartz, J. D., & Lisberger, S. G. (1994). Initial tracking conditions modulate the gain of visuo-motor transmission for smooth pursuit eye movements in monkeys. *Visual neuroscience*, *11*(03), 411-424.

Sigrist, R., Rauter, G., Riener, R., and Wolf, P. (2013). Augmented visual, auditory, haptic, and multimodal feedback in motor learning: a review. *Psychon. Bullet. Rev.* 20, 21–53.

Spering, M., & Gegenfurtner, K. R. (2007). Contextual effects on motion perception and smooth pursuit eye movements. *Brain research*, *1225*, 76-85.

Spering, M., Montagnini, A., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Competition between color and luminance for target selection in smooth pursuit and saccadic eye movements. *Journal of vision*, *8*(15), 16-16.

Spillmann, L., Anstis, S., Kurtenbach, A., & Howard, I. (1997). Reversed visual motion and self-sustaining eye oscillations. *Perception*, *26*(7), 823-830.

Steinbach, M. J. (1976). Pursuing the perceptual rather than the retinal stimulus. *Vision research*, *16*(12), 1371-1376.

Stone, L. S., Beutter, B. R., & Lorenceau, J. (1996). On the visual input driving human smooth-pursuit eye movements.

Stone, L. S., Beutter, B. R., & Lorenceau, J. (2000). Visual motion integration for perception and pursuit. *Perception*, *29*(7), 771-787.

Subramanian, S. K., Massie, C. L., Malcolm, M. P., and Levin, M. F. (2010). Does provision of extrinsic feedback result in improved motor learning in the upper limb

poststroke? A systematic review of the evidence. *Neurorehabil. Neural Repair* 24, 113–124.

Tajadura-Jimènez, A., Liu, B., Berthouze, N., and Bevilacqua, F. (2014). “Altering touch behavior perception with sonification,” in *Proceedings of the 8th Nordic Conference on Human-Computer Interaction (NordiCHI'14)* (Helsinki), 199–202.

Tanaka, K., Hikosaka, K., Saito, H. A., Yukie, M., Fukada, Y., & Iwai, E. (1986). Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, *6*(1), 134-144.

Tychsen, L., & Lisberger, S. G. (1986). Visual motion processing for the initiation of smooth-pursuit eye movements in humans. *Journal of Neurophysiology*, *56*(4), 953-968.

Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). ‘What’and ‘where’in the human brain. *Current opinion in neurobiology*, *4*(2), 157-165.

Van Donkelaar, P., Gauthier, G. M., Blouin, J., and Vercher, J. L. (1997). The role of ocular muscle proprioception during modifications in smooth pursuit output

Van de Grind, W. A., Koenderink, J. J., Van Doorn, A. J., Milders, M. V., & Voerman, H. (1993). Inhomogeneity and anisotropies for motion detection in the monocular visual field of human observers. *Vision Research*, *33*(8), 1089-1107.

Von Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, *37*(20), 464-476. (article traduit : The Principle of Reafference: Interactions Between the Central Nervous System and the Peripheral Organs)

Wade, N., & Tatler, B. W. (2005). *The moving tablet of the eye: The origins of modern eye movement research*. Oxford University Press, USA.

Ward, R., and Morgan, M. J. (1978). Perceptual effect of pursuit eye movements in the absence of a target. *Nature* 274, 158–159.

Watson, A. B., Ahumada Jr., A. J., & Farrell, J. E. (1986). Window of visibility - A psychophysical theory of fidelity in time-sampled visual motion displays. *Journal of the Optical Society of America*, *3*(3), 300.

Wilmer, J. B., & Nakayama, K. (2007). Two Distinct Visual Motion Mechanisms for Smooth Pursuit: Evidence from Individual Differences. *Neuron*, *54*, 987–1000.

Wyatt, H. J., & Pola, J. (1978). Position and velocity: the stimuli for smooth-pursuit eye movements. *Invest. Ophthal. visual Sci*, *17*, 139.

Wyatt, H. J., & Pola, J. (1979). The role of perceived motion in smooth pursuit eye movements. *Vision Research*, *19*(6), 613-618.

Wyatt, H. J., & Pola, J. (1983). Smooth pursuit eye movements under open-loop and closed-loop conditions. *Vision research*, *23*(10), 1121-1131.

Wyatt, H. J., Pola, J., Fortune, B., & Posner, M. (1994). Smooth pursuit eye movements with imaginary targets defined by extrafoveal cues. *Vision research*, *34*(6), 803-820.

Yarbus, A. L. (1967). *Eye movements during perception of complex objects* (pp. 171-211). Springer US.

Zee, D. S., Yamazaki, A., Butler, P. H., & Gucer, G. (1981). Effects of ablation of flocculus and paraflocculus on eye movements in primate. *Journal of Neurophysiology*, *46*(4), 878-899.