

# Mécanismes de la perception visuelle du mouvement

Jean Lorenceau\*

## Introduction

Nos actions dans l'environnement -préhension d'objets, évitements d'obstacles, etc.- s'élaborent en conjonction avec une perception valide du monde physique, dans lequel les figures sont correctement individualisées, ségréguées du fond et dont les mouvements, absolus et relatifs sont correctement estimés. Ces processus perceptifs sont achevés, chez le sujet adulte, en moins de 200 msec., une durée en général inférieure à la latence de déclenchement de mouvements oculaires.

Une première partie de cet article sera consacrée à la présentation de données physiologiques, -architecture fonctionnelle, enregistrements cellulaires- concernant les traitements corticaux de stimuli dynamiques. Dans une seconde partie, on analysera les processus impliqués dans la perception du mouvement: détection, intégration et segmentation de mouvements. Enfin, nous aborderons les relations entre perception et mouvements oculaires, considérés comme actions adaptées en réponse à la perception du mouvement.

## L'analyse du mouvement

Les organismes biologiques dotés d'un système visuel présentent tous une mobilité étroitement associée à une sensibilité visuelle aux mouvements. Il est devenu classique de considérer que la vision est active et ne peut être envisagée comme un processus perceptif pouvant fonctionner indépendamment d'une activité de l'organisme. Voir ne peut alors que résulter d'un couplage Perception/Action qu'il faut appréhender comme système pour comprendre comment s'élaborent les comportements adaptés à l'environnement: orientation, fuite, poursuite, saccades oculaires, immobilité, recherche, etc. Cette idée séduisante se heurte souvent à une absence de définition claire de la notion d'Action. Une analyse rapide suggère pourtant que ces actions sont de nature diverse et que pour chacune l'on doit considérer des couplages perception/actions spécifiques dont les caractéristiques, constantes de temps, plasticité, "force" du couplage, sont parfois bien différentes. Le nystagmus optocinétique, mouvement de rappel de l'oeil qui constitue un bouclage réflexe dont on connaît bien les caractéristiques ne met pas en oeuvre des circuits comparables à ceux utilisés lors d'une recherche visuelle, typique d'un couplage perception/attention dans lequel la sélection des entrées visuelles suppose un contrôle descendant actif. Cette multiplicité des couplages perception/action remet en cause l'idée d'un système unique que l'on devrait appréhender dans sa globalité et sa complexité, et suggère une relative autonomie des termes des couplages: tout n'est pas couplé à tout de la même façon, certains découplages sont possibles tandis que d'autres sont relativement figés. La fécondité des recherches neuro-psycho-physiologiques de ces dernières décennies, concernant le terme "perceptif" de la relation perception/action témoigne de cette autonomie, même si les études développementales indiquent clairement que ni la perception, ni l'action n'arrivent à maturation si l'un des termes est inactivé. Nous résumons dans ce qui suit un ensemble de travaux qui permettent de mieux comprendre les différents mécanismes physiologiques impliqués dans l'analyse de mouvements visuels.

Les données expérimentales et l'analyse théorique suggère que chez les mammifères l'analyse du mouvement est réalisée en quatre étapes : 1.) un pré-traitement qui correspond essentiellement en un filtrage de la distribution spatio-temporelle et chromatique d'intensités lumineuses. 2.) une détection locale du mouvement réalisée par des détecteurs directionnels sélectifs (DDS). 3.) une intégration de mouvement qui consiste en une combinaison des réponses locales des DDS. 4.) une segmentation impliquant la sélection des signaux à intégrer. L'articulation des processus d'intégration et de segmentation, et du coup la distinction entre les étapes 3 et 4 reste un problème central dans l'analyse du mouvement, sur lequel nous reviendrons par la suite.

Comme l'on montré Exner (1881), puis Wertheimer (1912), à partir d'expérience sur le mouvement apparent (succession d'images statiques décalées), l'analyse de mouvements visuels ne résulte pas de l'analyse de déplacements successifs de l'image mais bien de l'extraction de certaines de ses caractéristiques élémentaires propres: direction et vitesse (ceci n'est plus vrai pour des vitesses infraliminaires: le mouvement des aiguilles d'une montre n'est pas "directement" perçu). Ces conclusions basées sur des expériences psychophysiques ont

été confortées et élargies à partir des années 50 grâce aux développements des techniques d'enregistrements électrophysiologiques et de marquage anatomique. On peut alors isoler des neurones sélectifs à certaines caractéristiques du mouvement et localiser les structures anatomiques auxquelles ils appartiennent. Nous commencerons par une synthèse des résultats physiologiques concernant la sensibilité au mouvement visuel, en décrivant les propriétés fonctionnelles des neurones et en donnant des éléments sur l'architecture des voies visuelles.

### **Aires corticales et analyse du mouvement:**

L'architecture fonctionnelle du cortex établie depuis les années 50 est constituée d'un ensemble d'aires (une trentaine à l'heure actuelle, Zeki, 1995) contenant des neurones sélectivement sensibles à différentes caractéristiques de stimuli visuels, et pour certains aux mouvements oculaires.

Cette spécialisation fonctionnelle se manifeste tout d'abord par l'existence de deux principales voies de traitement, partiellement confondues avec une dichotomie fonctionnelle entre neurones magno-cellulaires et parvocellulaires (Ungerleider et Mishkin, 1982; Maunsell et Newsome, 1987; Van Essen & De Yoe, 1995): Une voie temporale comprenant les aires V1/V2/V3/V4/IT dans lesquelles les neurones sont sensibles à des configurations complexes de caractéristiques spatiales et à la couleur des objets, et une voie pariétale comprenant les aires V1/MT/MST/LIP/VIP dans lesquelles les neurones répondent au mouvement et à la disparité binoculaire (aire MT), et sont pour certaines impliqués dans le contrôle des mouvements oculaires (aire MT, MST). Une caractéristique remarquable de cette architecture est que les neurones des aires extrastriées présentent des sélectivités à des configurations, statiques ou dynamiques de plus en plus complexes (Miyashita, 1993; Orban & al., 1994). Par exemple, certains neurones du cortex inféro-temporal (IT) répondent sélectivement à la présentation de photos ou dessins visages dans leurs champ récepteur (Rolls & al. 1987). D'une façon similaire, certains neurones de l'aire MST sont sélectivement activés par des configurations complexes de mouvements, correspondant à telle ou telle composante du flux optique produite par le déplacement d'un observateur dans son environnement (Orban & al., 1994; Duffy & Wurtz, 1991). Enfin, certains neurones de l'aire STP répondent sélectivement à des mouvements biologiques, comme la démarche d'un congénère (Perret & al., 1990; Oram & Perret, 1994). L'une des conséquences attendue d'une telle intégration spatio-temporelle est une augmentation progressive de la taille des champs récepteurs avec la complexité des traitements, entraînant une invariance d'échelle ou de position dans l'espace, caractéristiques qui sont effectivement observées, aussi bien dans les aires MT et MST que dans l'aire IT (Maunsell & Newsome, 1987; Duffy & Wurtz, 1991). Remarquons ici que les neurones décrits dans ces aires visuelles sont sélectifs à des caractéristiques essentielles pour la survie d'organismes vivants et que ces neurones "perceptifs" sont étroitement associés à certains neurones "moteurs".

### **Sélectivité directionnelle**

La sélectivité à la direction et à l'axe d'un mouvement est une caractéristique de certains neurones de la rétine chez le lapin (Barlow & Levick, 1964) qui n'est manifeste que dans le cortex visuel primaire chez le chat et les primates (Hubel & Wiesel, 1969; Orban, 1984). Chez ces derniers, c'est donc après un filtrage initial réalisé par les cellules ganglionnaires de la rétine et par les neurones du corps genouillé latéral (CGL) et sur lequel nous ne nous attarderons pas (Shapley, 1995; Imbert & Buser, 1987; De Valois & De Valois, 1988; Orban, 1984; pour des revues), qu'apparaissent des neurones présentant une sélectivité directionnelle marquée (Dans l'aire V1 ces neurones sont aussi sélectifs à la fréquence spatiale et à l'orientation d'une distribution de luminance). Cette sélectivité pour une direction privilégiée de mouvement, différente des réponses aux seules modulations temporelles, se caractérise par une réponse plus importante dans une direction donnée, dite préférée, (Dp) que dans la direction opposée (Dnp). Elle est le plus souvent estimée par un indice de directionnalité  $d = \frac{1 - R(Dnp)}{R(Dp)}$  ou R correspond à la fréquence d'émission de potentiels d'action obtenue avec un stimulus possédant une orientation, une taille et une fréquence spatiale optimales (Orban, 1984; Movshon, Thompson & Tolhurst, 1978; Snowden, 1994; ). La courbe des réponses obtenues pour un ensemble de directions présente une bande passante d'environ 60° bien que cette valeur dépende de façon importante de la vitesse et du type de stimulus utilisé (Skottun, Zhang & Grozof, 1994).

Selon le lieu d'enregistrement (stimulation fovéale ou parafovéale) et le type de stimulus test (point vs barre), les estimations concernant le nombre de ces cellules varient d'une étude à l'autre, mais en moyenne 25% à 40%

des neurones de l'aire V1 sont directionnels. D'une façon générale la direction préférée est orthogonale à l'orientation préférée des neurones. Cependant, on a pu montrer que la sélectivité directionnelle n'est pas une conséquence directe de leur sélectivité orientationnelle: des cellules non-orientées peuvent être sélectives à la direction (De Valois & al., 1982). Par ailleurs, certaines cellules (simples hypercomplexes), stimulées avec des points en mouvement répondent fortement pour des directions de mouvement colinéaires avec l'orientation préférée (Wörgötter & Eysel, 1989; Henry, Bishop & Dreher, 1972).

Cette sélectivité directionnelle s'accompagne d'une sélectivité à la vitesse plus ou moins marquée (Orban, 1984). Des études chez le chat font état d'une répartition en trois classes des cellules directionnelles: cellules passe-bas, (<2-20°/sec.), principalement dans l'aire 17; cellules passe-bande (entre 2 & 200°/sec.), et des cellules passe-haut (>100°/sec.; Orban, Kennedy & Maes, 1981). D'une façon générale on retrouve ces différentes classes chez les primates, malgré une plus faible proportion de cellules passe-haut dans l'aire V1 (Orban, Kennedy & Bullier, 1986). Cependant, étant donné la sélectivité à la fréquence spatiale de ces neurones, cette sélectivité reflète plus probablement une sélectivité à la fréquence temporelle de stimulation plutôt qu'une véritable sélectivité à la vitesse (Movshon & al., 1978). Notons enfin que la sélectivité directionnelle est observée sur des neurones corticaux possédant des caractéristiques fonctionnelles très différentes (cellules simples, complexes et hypercomplexes) et n'est pas distribuée de façon homogène dans les différentes couches du cortex (Maunsell & van Essen, 1983a).

L'aire MT (ou V5) décrite d'abord par Dubner & Zeki (1971) contient des neurones qui, dans leur grande majorité (environ 90%) sont sélectifs à la direction et à la vitesse, ainsi qu'à la disparité binoculaire (Albright, 1984; Lagae, Raiguel & Orban, 1993; Maunsell & van Essen, 1983b). Cette aire, hautement myélinisée, reçoit principalement des afférences du système magno-cellulaire (couches IVb et VI de l'aire V1; Maunsell & van Essen, 1983; Logothetis, 1994) et présente une organisation en colonne de directions (Albright, Desimone & Gross, 1984). Les neurones de MT sont faiblement sélectifs aux caractéristiques spatiales de la stimulation (orientation, fréquence spatiale) et possèdent des champs récepteurs 10 à 100 fois plus larges que ceux de l'aire V1 (Zeki, 1974; Mikami, Newsome & Wurtz, 1986). Leur sensibilité au contraste est nettement meilleure que celle des neurones de V1 (Sclar, Maunsell & Lennie, 1990), une caractéristique principalement due à la taille importante des champs récepteurs qui permet une sommation spatiale des réponses. On distingue deux classes de neurones en MT, possédant pour les uns un large pourtour inhibiteur qui n'est pas observé pour les autres dont le champ récepteur est plus petit (Born & Tootell, 1992). Enfin, ces neurones répondent à des configurations variées de stimuli (mouvement de barres, de points aléatoires). Notons en particulier, qu'environ 30% des neurones de MT répondent sélectivement à la direction du mouvement de tartans (réseaux de fréquences spatiales superposés, Movshon, Adelson, Gizzi & Newsome, 1985; Rodman & Albright, 1989; Stoner & Albright, 1992).

Cet ensemble de caractéristiques suggère fortement que l'aire MT est impliquée dans l'intégration et la différenciation spatiale de mouvements visuels, et pourrait, en conjonction avec l'aire MST, correspondre aux étapes 3 et 4 mentionnée ci-dessus. En effet, les neurones de l'aire MST, (MSTd et MSTl), sont également sensibles dans leur majorité au mouvement de stimuli visuel, et plus particulièrement aux composantes de rotation et d'expansion induites par le mouvement de l'organisme (Saito, Yukie, Tanaka, Hikosaka, Fukuda & Iwai, 1986; Tanaka & Saito, 1989; Orban, Lagae, Verri, Raziguel, Xiao, Maes & Torre, 1992). Notons enfin ici l'existence de neurones impliqués à des degrés divers dans la réalisation de mouvements de poursuite oculaire dans les aires MT et MST (Komatsu & Wurtz, 1988).

Des observations cliniques sur des patients présentant des lésions de l'aire MT ou, chez le macaque, lors de lésions focales des aires de la voie dorsale, font état d'une vision dégradée du mouvement malgré une vision "statique" intacte et d'une perturbation profonde de l'activité oculomotrice, qui renforcent l'idée d'un rôle dominant, bien que non exclusif, de l'aire MT dans l'analyse du mouvement (Zihl, & al. 1983).

D'autres aires visuelles (V2, LIP, VIP) contiennent, dans des proportions variables, des neurones répondant sélectivement à la direction de mouvements. Dans l'aire V2, ces neurones sont regroupés dans les bandes larges observées lors d'un marquage à la cytochrome oxydase (Livingstone & Hubel, 1987; Logothetis, 1994). Ces neurones projettent ensuite sur l'aire MT et pourraient jouer un rôle important dans les processus de sélection et de segmentation (Wilson, 1994; Noest & van Den Berg, 1993).

Les neurones des aires LIP et VIP présentent également une sélectivité pour des mouvements complexes; de plus la réponse électrophysiologique de ces neurones, et en particulier la localisation de leur champ récepteur, est largement dépendante de l'imminence de la réalisation de saccades oculaires et semble anticiper le déplacement de l'image qu'elles induisent (Duhamel & al., 1994). Ces aires semblent donc jouer un rôle majeur dans les coordinations sensori-motrices.

Ce bref rappel indique clairement que l'analyse du mouvement est distribuée dans plusieurs aires corticales, fortement interconnectées, dans lesquelles les neurones répondent à des caractéristiques progressivement plus complexes de configurations de mouvements. Les neurones de l'aire V1 et V2 réalisent une détection locale (étape 2), ceux de l'aire MT effectuent une première intégration spatiale de mouvements (étape 3 & 4) tandis que les neurones de l'aire MSTd sont sensibles à des composantes de rotation et d'expansion et ceux de l'aire MSTl pourrait répondre sélectivement aux mouvements d'objets (étape 4 ?). Cependant la densité importante de connexions en retour (des aires MST sur MT de MT sur V1, etc.) rend difficile une localisation précise des traitements.

## **Perception du mouvement**

L'étude de la perception du mouvement avec des méthodes psychophysiques apporte un éclairage complémentaire de celui qui vient d'être résumé et permet souvent d'établir des corrélations étroites entre activités physiologiques et activités perceptives. Il serait vain de tenter une description exhaustive des recherches menées ce dernier siècle. Nous présenterons simplement quelques paradigmes importants et un résumé de certains résultats.

### **Sensibilité au mouvement**

Un premier ensemble de recherches a permis de déterminer la fonction de transfert (ou fonction de sensibilité spatio-temporelle) du système visuel. On cherche alors le contraste minimum entraînant une détection par l'observateur de certaines caractéristiques du stimulus (détection absolue, discrimination de l'orientation ou de la direction du mouvement d'un stimulus). Le résultat majeur de ces recherches est la mise en évidence de "deux systèmes" d'analyse de l'image, l'un plus sensible aux caractéristiques spatiales, l'autre aux caractéristiques temporelles. Ainsi, à faible contraste, des réseaux de fréquence spatiale basse ne seront pas détectés s'ils sont stationnaires mais seront perçus s'ils sont en mouvement (et réciproquement pour des fréquences spatiales élevées). Ces sensibilités différenciées sont généralement interprétées comme la manifestation des réponses des neurones magno- (pour les vitesses élevées et les fréquences spatiales basses du stimulus) et parvo-cellulaires (pour les vitesses lentes et les caractéristiques spatiales fines du stimulus). Cette interprétation est confortée par l'observation que la sensibilité au mouvement est bonne en vision périphérique dans laquelle on trouve majoritairement des cellules de la voie magno-cellulaire. Un autre argument, anatomique, est que la voie magno-cellulaire projette majoritairement sur l'aire MT, dont nous avons vu qu'elle est fortement impliquée dans l'analyse du mouvement, tandis que les neurones parvo-cellulaires projettent majoritairement sur les aires de la voie ventrale, impliquée dans l'analyse des caractéristiques spatiales et la reconnaissance des objets.

Ces études ont été complétées par d'autres, dont l'objectif est de caractériser les capacités discriminatives de sujets humains: discrimination de vitesses, de directions, etc.. Notons ici qu'aucune étude n'a permis de révéler une sensibilité spécifique à l'accélération.

### **Instabilité de la perception**

Une caractéristique frappante de la perception du mouvement est une certaine labilité de ses rapports avec le stimulus physique qui la suscite, labilité qui se manifeste dans différentes conditions expérimentales. Nous ne ferons ici qu'évoquer certaines de ces "illusions" de mouvement, en soulignant les rapports qu'elles entretiennent avec l'activité cérébrale.

### ***Mouvements consécutifs***

L'observation prolongée (>30 secondes) d'un mouvement visuel s'accompagne d'une diminution progressive de la vitesse apparente suivie, à la cessation du mouvement, d'une impression de mouvement dans la direction opposée à la direction observée qui s'estompe au bout d'une dizaine de seconde: c'est l'effet de la "chute d'eau", déjà rapporté par Lucrèce et qui n'a cessé d'être étudié depuis. La dynamique de ces effets consécutifs présente des similarités frappantes avec le décours temporel des réponses de neurones sélectifs à la direction du mouvement dans l'aire V1 ou MT, ce qui suggère une origine corticale de ces effets. Une étude quantitative de la sélectivité à la direction de ces effets indique que leur bande passante est comparable à celles de neurones isolés (environ 60°). Une interprétation plausible de ces phénomènes repose sur les différences, ou les rapports, entre les réponses des populations de neurones accordées à des axes de mouvement opposés: la fatigue neuronale produite par l'activité prolongée d'une sous population entraînerait au repos (sans stimulus) un déséquilibre entre les activités spontanées de chaque population se traduisant pour l'observateur par un mouvement virtuel dans une direction opposée à celle du stimulus inducteur.

Le paradigme de l'adaptation sélective utilisé pour caractériser ces effets consiste en trois phases expérimentales: la première est un test permettant de fixer un niveau de référence, la seconde une période d'induction, généralement longue (>30 secondes) pendant laquelle le sujet observe un stimulus fortement contrasté, et la troisième une phase test dite de récupération, au cours de laquelle les effets de la période d'induction sont évalués et comparés au niveau de référence. Ce paradigme repose sur l'hypothèse que si une population de neurones répond sélectivement aux caractéristiques de la stimulation elle sera sélectivement "fatiguée" ou adaptée pendant la phase d'induction. Dans cette hypothèse, la phase test permet d'évaluer les effets d'une telle adaptation. Ce paradigme, appliqué au mouvement, fait apparaître une baisse de sensibilité pour la direction d'adaptation, suivie d'une récupération progressive. Ces effets sont sélectifs, en ce qu'ils ne se manifestent pas si le stimulus test utilisé pendant la phase initiale et pendant la phase de récupération possèdent des caractéristiques différentes (à un degré qui nous renseigne sur la sélectivité des neurones recrutés) de celles utilisées pendant la phase d'induction. Ainsi, une baisse de sensibilité ne sera pas observée si la direction du mouvement test diffère de plus de 30 degrés de celle du stimulus d'adaptation. D'autres expériences d'adaptation ont permis d'isoler des détecteurs de mouvements d'expansion, de contraction ou de rotation, mouvements auxquels sont sensibles certains neurones de l'aire MST.

### *Mouvements induits*

Le mouvement induit (Duncker, 1921) correspond à la perception d'un mouvement d'un stimulus physiquement immobile, lorsque celui-ci est présenté dans le contexte d'un mouvement dans le champ visuel. Par généralisation on parlera de mouvement induit pour désigner les perceptions de mouvements dans des directions (ou avec des vitesses) qui ne correspondent pas à la direction "réelle" du stimulus cible. L'exemple classique est celui du mouvement apparent de la lune observé lorsque des nuages se déplacent dans son voisinage. De tels mouvements induits sont aussi observés lorsque que deux stimuli se déplacent dans des directions différentes: par exemple, un point oscillant verticalement à l'intérieur d'un carré oscillant horizontalement est perçu comme ayant un mouvement sur une trajectoire oblique. Ces effets pourraient refléter les interactions existant entre détecteurs de mouvements sélectifs à des directions différentes. Certaines classes de stimuli (des points aléatoires) ont permis de préciser les caractéristiques de processus d'assimilation ou de capture: un stimulus qui ne possède pas de direction particulière (le mouvement aléatoire d'un ensemble de points par exemple) paraît se déplacer dans la même direction qu'un stimulus directionnel spatialement proche. Une modification de l'arrangement spatial du stimulus inverse le phénomène: un stimulus "adirectionnel" est vu comme se déplaçant dans la direction opposée à celle d'un stimulus "directionnel" proche. Les transitions perceptives entre assimilation et contraste dépendent des distances entre les stimulus inducteur et induit; on peut rapprocher ces effets des effets observés lorsque deux ensembles aléatoires de points possèdent des mouvements dans des directions voisines: la direction de chaque ensemble est surestimée. Cet effet de répulsion pourrait résulter des interactions entre centre excitateur et périphérie inhibitrice de neurones de l'aire MT.

D'autres types de mouvement induits ont été étudiés: mouvement cycloïde (Johansson, 1973), "chopstick illusion" (Anstis, 1990). Dans le "line motion effect", la présentation brève d'un point lumineux, suivi après un délai de quelques centaines de millisecondes de la présentation d'une ligne continue, entraîne une perception d'un "traçage" dynamique de cette ligne. Le dispositif de Ternus, dans lequel un point est présenté alternativement à droite et à gauche de points statiques peut, selon les caractéristiques temporelles de la

stimulation, être perçu comme un mouvement global de quatre points oscillant ou comme le mouvement local d'un point sautant de part et d'autre des éléments statiques. Cet effet est souvent interprété comme reflétant l'activité d'un mécanisme à courte portée (short range) recruté lorsque les intervalles spatio-temporels sont brefs et un mécanisme à longue portée (long range) recruté pour des intervalles spatio-temporels importants (Braddick, 1974).

## **Perception du mouvement: contraintes et processus**

L'analyse visuelle du mouvement est difficile car les neurones des aires corticales telles que l'aire V1 procèdent à un traitement local du mouvement: la taille typique d'un champ récepteur de V1 est de 1 degré d'angle visuel. Cette localité des traitements entraîne des ambiguïtés que le système visuel doit lever. Deux classes d'ambiguïtés nous intéressent ici: le problème de l'ouverture et le problème des champs homogènes.

Le problème de l'ouverture désigne l'impossibilité de déterminer le mouvement réel d'un bord orienté en mouvement avec un capteur spatialement limité: celui-ci mesure la composante de mouvement perpendiculaire au bord mais est "aveugle" à la composante parallèle. La taille limitée des champs récepteurs corticaux introduit un problème comparable: un neurone de l'aire V1 stimulé par un contour en mouvement, ne peut analyser la direction "vraie" du contour mais seulement la composante perpendiculaire à ce contour. Il existe ainsi une incertitude locale, un neurone pouvant être activé par une direction de mouvement "erronée". Le problème du champ homogène se manifeste lorsqu'un neurone dont le champ récepteur "voit" la partie homogène d'une surface dépourvue de contraste ne peut répondre au mouvement. Cette zone homogène ne produit pas de réponse neuronale au mouvement et devrait donc paraître immobile par rapport aux bords qui la constituent.

Les solutions théoriques proposées pour surmonter ces ambiguïtés consistent essentiellement en une intégration des réponses locales. Un tel processus permet d'améliorer la précision des estimations en intégrant les réponses de détecteurs similaires, il est résistant aux fluctuations locales et rend cette estimation indépendante de la fréquence spatiale et temporelle en intégrant les réponses de détecteurs centrés sur plusieurs fréquences (Braddick, 1993). Cependant, le nombre, quasiment infini, des solutions possibles résultant de tels combinaisons de mouvements locaux impose que des contraintes supplémentaires soient définies. La contrainte de rigidité, qui stipule que l'objet dont on cherche à déterminer le mouvement ne se déforme pas, permet de limiter le nombre des solutions possibles mais n'est pas valide pour les être vivants ou plus généralement les objets non-rigides. Par ailleurs, ce processus d'intégration se heurte d'emblée à la question de savoir quelles réponses locales doivent être intégrées, et quelles réponses doivent être exclues de ce processus: c'est le problème de la segmentation. Ce conflit entre intégration et segmentation n'a pas de solution théorique évidente, et il n'existe pas de modèles satisfaisant d'un processus de sélection des "informations pertinentes".

Les efforts expérimentaux réalisés pour démontrer la validité de cette approche en étapes distinctes (détection, intégration/segmentation/sélection) sont nombreux et nous les illustrerons par quelques exemples.

Lorsque deux réseaux superposés -constituant un tartan- se déplacent dans des directions différentes, le mouvement perçu peut être celui d'un mouvement unique et cohérent résultant d'une combinaison des mouvements composites ou celui de deux réseaux perçus en transparence. La perception d'une cohérence ou d'une transparence dépend essentiellement de la similarité des réseaux (même contraste, même fréquence spatiale, etc.), la cohérence étant d'autant plus forte que les réseaux sont similaires. Un second facteur de cohérence/transparence est la luminance des régions d'intersection: le mouvement perd sa cohérence si ces régions ont une luminance compatible avec une transparence physique. Ces résultats, révélateurs de l'existence de processus d'intégration fortement dépendants des caractéristiques des réseaux, suggèrent un mécanisme physiologique dans lequel les mouvements composites seraient d'abord détectés par des neurones de l'aire V1, dont les réponses seraient ensuite sélectivement combinées dans l'aire MT. Un tel mécanisme paraît compatible avec les données électrophysiologiques existantes.

Des figures partiellement visibles au travers "d'ouvertures" ont été utilisées pour démontrer le rôle essentiel de certaines caractéristiques locales sur l'intégration de mouvements, en particulier les jonctions formées par les bords des ouvertures et la figure. Dans ces situations, les mouvements locaux des contours de la figure sont

différents du mouvement d'ensemble, imposant au système -et à l'observateur- d'intégrer les mouvements locaux pour recouvrer le mouvement global. Lorsque les jonctions peuvent être perçues comme résultant d'occlusion, les processus d'intégration sont dominant -le mouvement global est perçu-, alors que la figure paraît segmentée en plusieurs mouvements composites indépendants dès lors que les jonctions ne résultent plus d'occlusions ou que l'observateur ne les perçoit plus comme telles. Des expériences complémentaires révèlent que la perception globale du mouvement est facilitée en vision périphérique, en vision fovéale lorsque le stimulus est faiblement contrasté lorsque la durée de mouvement est brève. Enfin la cohérence perçue dépend de l'organisation spatiale des contours: le mouvement global est cohérent si les contours sont disposés de façon à définir une forme close dont les coins seraient masqués mais paraît incohérent lorsque les contours s'écartent d'une telle disposition spatiale.

Pris dans leur ensemble ces résultats confortent l'hypothèse d'une analyse par étapes de mouvement visuels, mais indiquent que des contraintes fortes liées à la structuration spatiale des stimuli -des caractéristiques morphologiques- doivent être intégrées dans les modèles computationnels de ces processus.

Si ces incidences des caractéristiques structurales sont importantes, les incidences des caractéristiques du mouvement sur la perception des formes le sont également. C'est le cas des exemples classiques de perception de formes à partir du mouvement (Kinetic Depth Effect, KDE, Structure From Motion, SFM, Wallach & O'Connel, 1953; Braustein, 1994). Le mouvement de l'ombre portée d'un objet est suffisant pour induire une perception tridimensionnelle de cet objet. Dans les dispositifs expérimentaux classiques, un ensemble de points "attachés" à la surface d'un objet suscite la perception de cet objet si les points sont mobiles -chaque point possède alors un mouvement local compatible avec celui de l'objet- mais cette perception de forme disparaît lorsque les points sont stationnaires. Là encore le nombre élevé des recherches proscrit toute description exhaustive. Le questionnement expérimental concerne le degré de profondeur perçue, l'apport respectif d'indices stéréoscopiques, de parallaxe de mouvement et de mouvement relatif. Les capacités relativement pauvres de discrimination d'objets rigides ou non rigides, les perceptions tridimensionnelle d'objets non-rigides, indiquent que le système visuel ne fait pas un usage systématique de contraintes a priori, telle que la contrainte de rigidité, pourtant nécessaire aux modèles computationnels. Les enregistrements électrophysiologiques indiquent que l'aire MSTd, riche en neurones sélectifs au mouvement d'objets, pourrait jouer un rôle important dans ces capacités perceptives. Il faut rappeler ici la démonstration, faite initialement par Johansson (1973), qu'un individu sur lequel on a fixé des repères lumineux est aisément identifié dans l'obscurité. Il est possible dans ces conditions de déterminer le sexe d'un individu ou de reconnaître la démarche de personnes familières. Il est remarquable que l'on identifie sa propre démarche dont on a pourtant aucune expérience visuelle, mais seulement une expérience motrice. Notons encore que la physiologie a permis d'identifier une aire visuelle, l'aire STP, dans laquelle les neurones répondent à la présentation de mouvements biologiques (Perret & al., 1990).

## **Mouvements oculaires et perception de configurations de mouvements**

La perception du mouvement s'accompagne d'un ensemble de mouvements oculaires, volontaires ou non, qui modifient continuellement la distribution de vitesses sur la rétine et introduisent des modulations temporelles, par ailleurs indispensables à la perception. Depuis les années 1960, un ensemble d'études a permis de mieux comprendre les mécanismes de la saccade et de la poursuite oculaire (Rashbass, 1961, Young Forster & van Houtte, 1969). Le contrôle du regard est réalisé par deux sous-systèmes complémentaires qui jouent des rôles différents: le système saccadique change la position du regard d'une position à une autre, tandis que le système de poursuite permet de maintenir un objet en mouvement sur la fovéa. Rashbass (1961) a montré que la poursuite dépend du mouvement et non de la position. Par un lien mécanique direct, le mouvement de l'oeil affecte le mouvement de l'image sur la rétine, de telle sorte que la poursuite est un système impliquant un feed-back négatif. Young & al., (1969), ont montré qu'une stabilité et une précision plus grande pouvait être obtenue si un feed-back positif de la vitesse de l'oeil était ajouté au feed-back négatif pour maintenir la poursuite en absence d'entrées visuelles, une hypothèse confirmée par des études physiologiques et comportementales (voir par exemple Stone & Lisberger, 1990).

Les modèles actuels des mouvements de poursuite incorporent ces mécanismes et font l'hypothèse, implicite ou explicite que l'entrée visuelle qui guide la poursuite est le stimulus rétinien et plus précisément le glissement

rétinien ("retinal slip") que le système essaye de réduire à zéro. Peu de travaux ont étudié les relations entre intégration perceptive et mouvements de poursuite (Steinbach, 1976; Pola & Wyatt, 1979) et généralement pas de façon quantitative. Quelles sont les relations entre mouvements oculaires et perception de configurations de mouvement? Dans quelle mesure la cohérence perçue d'une configuration de mouvements affecte-t-elle la réalisation de mouvements de poursuite oculaire de cette configuration?

En utilisant des figures visibles au travers d'ouvertures (cf. ci-dessus) il est possible de moduler le degré de cohérence en modifiant le contraste de la figure ou la visibilité des ouvertures derrière lesquelles se déplaçaient des barres orientées, manipulations qui affectent de façon importante la cohérence perçue mais pas la distribution de mouvements elle-même. Les enregistrements des mouvements de poursuite oculaires réalisés dans ces conditions indiquent sans ambiguïté qu'il est très difficile de poursuivre la trajectoire de la configuration lorsque celle-ci ne paraît pas cohérente à l'observateur: les sujets poursuivent alternativement les segments de la configuration et une série de saccades oculaires désordonnées est observée. En revanche les tracés recueillis sont réguliers et dans le sens attendu dans les conditions qui favorisent l'intégration des mouvements composites.

La réalisation volontaire de mouvements de poursuite oculaires ne produit pas d'amélioration notable de la cohérence perçue des configurations. Ces résultats, associés à ceux des expériences décrites plus haut, suggèrent que la corrélation observée correspond à une relation causale dans laquelle le stimulus perçu sert d'entrée au système de contrôle des mouvements de poursuite oculaire. L'idée que les commandes oculomotrices des mouvements de poursuite sont sous le contrôle d'aires corticales impliquées dans l'intégration de mouvements élémentaires est confortée par l'observation d'une dégradation des performances oculomotrices observées après des lésions de ces aires (Newsome & al., 1986; Newsome & Paré, 1989). L'observation supplémentaire que l'activité de neurones de l'aire MT est étroitement corrélée aux performances psychophysiques mesurée simultanément dans des tâches de discrimination de direction (Newsome, Britten & Movshon, 1989) confirme le rôle des aires MT et MST dans la vision du mouvement.

## Conclusion

L'ensemble de travaux expérimentaux résumés ici suggèrent l'existence de mécanismes neuronaux précoces, sensibles aux caractéristiques locales, essentiellement visuelles, de stimuli du monde extérieur. L'intégration et la segmentation des réponses de ces neurones permet, à des étapes ultérieures de traitement, la formation d'entités perceptives bien individualisées qui constituent le substrat sur lequel s'organisent des conduites oculomotrices adaptées. Cette intégration sensori-motrice se manifeste dans des aires corticales distinctes, où les neurones sont sensibles à des mouvements complexes et dont les réponses sont modulées par le comportement oculomoteur, la direction du regard, la gravitation, la posture ou encore l'attention. C'est à ces niveaux que la copie efférente de commandes oculomotrices, les signaux vestibulaires ou les signaux issus d'autres aires sensorielles ou motrices modulent de façon importante les réponses neuronales. À cet égard la sensation de vertige ou de tournoiement, la sensation de mouvement du corps induite par une stimulation visuelle (vection), la "cécité" brève qui suit les saccades oculaires, les adaptations sensori-motrices observées lors du port prolongé de lunettes déformantes sont révélateurs de l'existence de ces mécanismes de couplage perception/action.

## Bibliographie

- Adelson, E. H. & Movshon, J. A. (1982). Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, 300, 523-525.
- Albright T.D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 52, 1106-1130.
- Anstis, S., (1990). Imperceptible intersections: the chopstick illusion. *AI and the eye*. John Wiley & Sons Ltd.
- Barlow, H & Levick, W.R. (1965). The mechanism of directionally selective neurons in rabbit's retina. *J. Physiol. Lond.*, 178, 477-504.
- Braddick, O.J. (1993). Segmentation versus integration in visual motion processing. *Trends in Neuroscience*, 16, 263-268.
- De Valois, R.L. & De Valois, K.K. (1988). *Spatial vision*. Oxford University Press.
- De Valois, R.L., Yund, E.W. & Hepler, N.(1982). The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Research*, 22, 531-544.

- Duffy C.J. & Wurtz R.H. (1991). Sensitivity of MST neurons to optimal stimuli.II. Mechanisms of response selectivity revealed by small stimuli. *J. of Neurophysiol.* 65, 1346-1359.
- Gross et al. (1969). Visual receptive in infero temporal cortex of the monkey. *Science*, 166, 13203-1306.
- Henry, G.H., Bishop, P.O. & Dreher, B. (1972). Orientation , axis and direction as stimulus parameters for striate cells. *Vision Research*, 14, 767-777.
- Hubel, D. & Wiesel, T. (1968). Receptive fields and functional architecture of the monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, 195, 215-243.
- Maunsell, J.H.R., & Newsome, W.T. (1987) Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 10, 363-401.
- Maunsell, J.H.R., & Newsome, W.T. (1987) Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 10, 363-401.
- Mikami, A., Newsome, W.T., & Wurtz, R.H. (1986). Motion selectivity in macaque visual cortex. II. Spatiotemporal range of directional interactions in MT and V1. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1328-1339.
- Miyashita, Y. (1993). Inferior temporal cortex: where visual perception meets memory. *Annual review of Neuroscience*, 16, 245-263.
- Movshon, A. J., Adelson, E. H., Gizzi, M. S. & Newsome, W. T. (1986). The analysis of moving visual patterns. *Experimental Brain Research*, 11, 117-152.
- Movshon, A. J., Thompson, I.D. & Tolhurst, D.J. (1978). Spatial & temporal contrast sensitivity of neurons in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 283, 101-120.
- 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, 2201-2211.
- Oram, M. & Perrett, D. (1994). Responses of anterior superior temporal polysensory (STPa) neurons to "biological motion" stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6, 99-116.
- Orban, G.A., Lagae, L., Verri, A., Raiguel, S., Xiao, D., Maes, H. & Torre, V. (1992). First-order analysis of optical flow in monkey brain. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.*, 89, 2595-2599.
- Perrett, D., Smith, P., Mistlin, A., Chitty, A., Head, A., Potter, D., Broennimann, R., Milner, A., & Jeeves, M. (1985). Visual analysis of body movements by neurons in the temporal cortex of the macaque monkey: A preliminary report. *Behavioral Brain Research*, 16, 153-170.
- Pola, H. & Wyatt, J. (1979). The role of perceived motion in smooth pursuit eye movements. *Vision Research*, 19, 613-618.
- Shapley, R. (1995). *Parallel neural pathways and visual function*. in : The cognitive neurosciences, ed. M. Gazzaniga, MIT Press.
- Snowden, R.J., Treue, S., Erickson, R.G. & Andersen, R.A. (1991). The response of area MT and V1 neurons to transparent motion. *J. Neurosci.*, 11, 2768-2785.
- Steinbach, M. (1976). Pursuing the perceptual rather than the retinal stimulus. *Vis. Research*, 16, 1371-1376.
- Stone, L.S. & Lisberger, S.G. (1990). Visual responses of Purkinje cells in the cerebellar flocculus during smooth pursuit eye movement in monkeys: I. Simple spikes. *J. Neurophysiol.*, 63, 1241-1261.
- Stoner, G. & Albright, T. (1993). Image segmentation cues in motion processing: Implications for modularity in vision. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 129-149.
- Stoner, G.R. & Albright, T.D. (1992). Neural correlates of perceptual motion coherence. *Nature*, 358, 412-414.
- Ungerleider L.G., Mishkin M. (1982). *Two cortical visual systems*. In : IngleD.J. Goodale M.A., Mansfield R.J. (eds). Analysis of visual behavior. MIT Press, Cambridge Mass., 549-580.
- Van Essen, D. C. & DeYoe, E. A. (1995). *Concurrent processing in primate visual cortex*. In M. Gazzaniga (Ed.), The Cognitive Neurosciences (pp. 383-400). MIT Press.
- Wallach, H., O'Connel, D.N. (1953), The kinetic depth effect. *Journal of Experimental Psychology*, 45, 205-217.
- Wertheimer, M. (1912). Experimentelle studien uber das Sehen von Beuegung. *Zeitschrift fuer Psychologie*, 61, 161-265.
- Wilson H.R. & Kim J. (1994) A model for motion coherence and transparency. *Visual Neuroscience*, 11, 1205-1220.
- Wörgötter, F. & Eysel, U.T. (1989). Axis of preferred motion is a function of bar length in visual cortical receptive fields. *Experimental Brain Research*, 76, 307-314.
- Yasui, S. & Young, L.R. (1975). Perceived visual motion as effective stimulus to pursuit eye movement system. *Science*, 190, 906-908.
- Zeki S.M., (1994). *A vision of the brain*. Blackwell Sc. Pub. (Oxford).
- Zihl, J., Von Cramon, D., & Mai, N. (1983) Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 106, 313-340.