



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par

l'Université Toulouse III - Paul Sabatier

Discipline ou spécialité :

Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Présentée et soutenue par

WAMAIN Yannick

Le Lundi 18 Juin 2012

Titre :

Quel est le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques?

Etudes comportementale et neurophysiologique

JURY

BESSION Mireille, Directrice de Recherche (LNC, Université de Provence)

Rapporteur

BIDET-ILDEI Christel, MCF (CeRCA-MSHS, Université de Poitiers)

Examinatrice

COELLO Yann, Professeur (URECA, Université Lille 3)

Rapporteur

DEMONET Jean-François, Directeur de Recherche (CHU Vaudois)

Examineur

LONGCAMP Marieke, MCF (LNC, Université de Provence)

Co-Directrice

THON Bernard, Professeur (PRISSMH, Université Toulouse 3)

Examineur

ZANONE Pier-Giorgio, Professeur (PRISSMH, Université Toulouse 3)

Directeur

Ecole doctorale :

ED CLESCO: Performance motrice, adaptation et sports

Unité de recherche :

*Programme de Recherche Interdisciplinaire en Sciences du Sport et du Mouvement Humain
PRISSMH-EA-4561*

Directeurs de thèse :

Marieke LONGCAMP et Pier-Giorgio ZANONE

Auteur : Yannick WAMAIN

Titre : Quel est le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques ? Etudes comportementale et neurophysiologique.

Directeurs de thèse : Marieke LONGCAMP et Pier-Giorgio ZANONE

Laboratoire : PRISSMH - Programme de Recherche Interdisciplinaire en Sciences du Sport et du Mouvement Humain (EA-4561), Faculté des Sciences du Sport et du Mouvement Humain (F2SMH), Université Toulouse 3

Discipline : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS)

Ecole Doctorale : Comportement, Language, Education, Socialisation et COgnition (CLESCO)

Résumé :

Depuis la fin des années 80, un grand nombre d'études comportementales ont démontré que nos représentations motrices participent à la perception visuelle du mouvement biologique ou de son résultat. Suite à la découverte des neurones miroir, un autre champ de recherche a révélé que la perception des stimuli impliquant un mouvement, active des régions corticales motrices telles que le cortex moteur primaire (M1). Bien que le rapprochement entre ces deux types de littérature soit facile et permette de spéculer sur un rôle direct de M1 dans la perception visuelle de stimuli impliquant un mouvement, cette relation causale mérite d'être directement testée. Afin d'étudier le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle, nous avons utilisé un paradigme de tâche duelle (motrice et perceptive) dans le but de manipuler directement le niveau d'activation de M1. Les conséquences de cette manipulation sur la perception visuelle de traces graphiques ont été mesurées sur le plan comportemental (Etudes 1 et 2) et neurophysiologique (Etudes 3 et 4).

Les études comportementales révèlent que la sensibilité de discrimination durant l'observation visuelle de traces graphiques évolue en fonction de deux paramètres : les propres préférences motrices du participant dans la production de traces graphiques, mais également en fonction de la « disponibilité » de M1 lors de la tâche perceptive.

Les études neurophysiologiques, quant à elles, ont réussi à mettre en évidence que M1 de l'observateur serait d'autant plus activé durant la perception visuelle d'une lettre, que cette dernière lui est familière sur le plan moteur. De plus, à travers cette notion de familiarité motrice, nos résultats ont révélé que M1 influence effectivement le traitement visuel des lettres. Cette influence se produit dès 300 ms après la présentation visuelle.

L'ensemble de ces résultats fournissent des arguments en faveur de l'implication de M1 dans le traitement visuel de formes graphiques.

Mots-clés : tâche duelle, interactions perceptivo-motrices, mouvement biologique, EEG, ellipse, lettre.

Abstract :

Since 80's, lots of behavioral studies demonstrated that motor representation participate to visual perception of biological motion or of its results. In the same time, with the discovery of mirror neuron system, another research field revealed that stimuli perception implying motion activate motor cortical region like primary motor cortex (M1). Although the combination between these two literatures is simple and allows us to speculate on the direct role of M1 on visual perception of motion implied stimuli, this relationship remain to be directly tested. To investigate the functional role of M1 in visual perception, we used a dual-task paradigm (perceptual and motor task) in order to manipulate the level of activation of M1. Consequences of this manipulation on visual perception of graphic traces were measured both at behavioral (studies 1 and 2) and neurophysiological levels (studies 3 and 4).

Behavioral studies revealed that during the visual discrimination task of graphic traces, the discrimination sensitivity evolved as function of two parameters: participants own motor preferences in production of graphic traces, but also M1 "availability" during perceptual task. Neurophysiological studies manage to highlight that the level of M1 activity during visual observation of letter is related to the motor familiarity of the letter observed. Moreover, thanks to the motor familiarity concept, we revealed that the M1 activity impacts visual processing of letter. This impact occurs around at 300 ms after letter presentation.

Together, these results give strong evidence of the involvement of M1 in visual processing of graphic traces

Keywords: dual-task, motor-perceptual interaction, biological motion, EEG, ellipse, letter

Remerciements

Tout d'abord, je souhaite adresser un immense MERCI à mes deux directeurs de thèse : Marieke Longcamp pour avoir su éveiller en moi cette curiosité scientifique qui m'a permis de me lancer dans cette belle aventure, mais également pour sa présence malgré l'éloignement géographique, qui m'a permis de l'achever.

Pier Giorgio Zanone pour ses conseils éclairés, son soutien sans faille, sa sympathie ainsi que pour la formidable liberté qu'il m'a laissée pour m'exprimer.

Ce travail ne serait pas tout à fait complet sans Mireille Besson et Yann Coello qui m'ont fait l'honneur d'expertiser ce manuscrit, ainsi que Chritel Bidet-Ildei et Jean-François Démonet qui ont accepté d'être membre de mon jury.

Je tiens également à remercier l'ensemble des membres du laboratoire pour leur accueil, leurs remarques et leurs conseils qui m'ont permis d'augmenter la pertinence de ce travail. Un Merci tout particulier à Jessica Tallet pour sa gentillesse, son aide et sa présence rassurante lors de chacune des étapes qui ont jalonné mon parcours de doctorant.

Merci encore à tous ceux qui ont donné un peu (voire beaucoup) de leur temps pour rendre ce travail possible, je pense notamment aux volontaires : Dans le désordre, Sarah, Jérémy, Eric, Jean, Stan, Marie-Charlotte, Anne-Ju, Cédric, Laura, Manon, Fabienne, Kevin, Jess, Marion, Fabien, Sylvain, Mattieu, Laurine, Sophie, Marieke, David, Nixon, Samuel, Laurent, Emilie, Amandine, Caroline, Hélène, Anne, Julien, Jeff, Amélie, Toto, Thomas, Simon, Gildas.

Je ne sais comment remercier la fine équipe de doctorants qui m'a accompagné durant ce qu'il convient d'appeler une olympiade...

...Merci à Eric, Philippe, Mathieu, Djé pour m'avoir montré la voie.

...Merci aux membres du bureau le plus « animé » de tout le pôle Sport. Sans vous, cela n'aurait sans doute pas été aussi agréable... Merci Fab, mon jumeau de thèse, pour avoir été là... Merci Lolo pour toutes nos discussions enflammées (merci à Bentham ;-) pour son panoptique), Merci Sylvain pour ta gentillesse et ta joie de vivre.

Vous êtes tous devenus bien plus que des simples collègues, vous êtes depuis bien longtemps des amis !!

Bon nombre apparaissent déjà dans ces remerciements, mais il est impossible que j'oublie de remercier mes amis pour avoir été là : pour écouter mes joies et mes déboires mais également pour m'avoir permis de relâcher la pression à chaque fois que c'était nécessaire ...

Une énorme pensée pour toute ma famille qui m'a soutenu pendant toutes ces années. Merci Papa, merci Maman, merci sœurlette...

Mes derniers remerciements iront à mon « P'tit Bout » pour avoir simplement, le mot est faible, su m'accompagner...

Publications issues de la thèse

Wamain Y., Tallet J., Zanone P.G., Longcamp M. (2011). “Biological Geometry Perception”: Visual Discrimination of Eccentricity Is Related to Individual Motor Preferences. *PLoS ONE*, 6(1): e15995.

Wamain Y., Tallet J., Zanone P.G. & Longcamp M. (2011). Dynamics of the interaction between the motor cortex activation and visual processing of handwritten letters: An ERP study in a dual task condition. *Perception*, 40, ECVF Abstract Supplement, p. 228.

Wamain Y., Tallet J., Zanone P.G., Longcamp M. (en révision). How moving impacts the visual processing of handwritten letters: an EEG investigation of the temporal dynamics of motor-perceptual interactions.

Wamain Y., Tallet J., Zanone P.G., Longcamp M. (en préparation). Does visual processing of letters depend on our ability to write them? An EEG study of the motor familiarity effect.

Liste des abréviations

AON : action observation network
dPMc : prémoteur cortex dorsal (dorsal prémotor cortex)
EEG : électroencéphalographie
EMG : électromyographie
ID : index de difficulté
IFG : gyrus frontal inférieur (inferior frontal gyrus)
IPL : lobule pariétal inférieur (inferior parietal lobule)
IRMf : imagerie par résonance magnétique fonctionnelle
M1 : cortex moteur primaire
MEG : magnétoencéphalographie
MEP : potentiel évoqué moteur (motor evoked potential)
MNS : système des neurones miroirs (mirror neuron system)
MST : aire temporale médiane supérieure (median superior temporal area)
MT : aire temporale médiane (median temporal area)
PE : potentiel évoqué
PR : phase relative
PrCG : gyrus précentral
ROI : région d'intérêt (region of interest)
SMA : aire motrice supplémentaire (supplementary motor area)
STS : sulcus temporal supérieur
TEP : tomographie par émission de positons
TM : temps de mouvement
TMS : stimulation magnétique transcrânienne (transcranial magnetic stimulation)
VWFA : aire visuelle de reconnaissance des mots (visual word form area)

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| INTRODUCTION GENERALE..... | 13 |
| CADRE THEORIQUE..... | 16 |
| Chapitre 1 :..... | 17 |
| Les interactions perceptivo-motrices | 17 |
| 1. Les précurseurs | 18 |
| 2. Les principales théories motrices de la perception | 19 |
| 2.1. La théorie de l'Event Coding | 19 |
| 2.2. Théorie de la simulation interne | 20 |
| 2.3. Résonances motrice et perceptive | 21 |
| 2.4. Les limites des théories motrices de la perception | 23 |
| 3. Corrélats cérébraux des interactions perceptivo-motrices | 24 |
| 3.1. Les réseaux corticaux activés durant la perception visuelle d'action : l'action observation network (AON)..... | 24 |
| 3.2. Système des Neurones Miroirs (MNS) | 25 |
| 3.2.1. Découverte des Neurones Miroirs chez le singe | 25 |
| 3.2.2. Existence d'un système miroir chez l'homme | 25 |
| 3.2.3. Neurones miroirs dans le cortex moteur primaire ? | 26 |
| 3.2.4. Le Niveau d'activation des neurones miroirs est corrélé avec l'expertise motrice dans l'action observée | 27 |
| 4. Les interactions perceptivo-motrices et le mouvement biologique..... | 28 |
| 4.1. Manifestations sur les principales lois du mouvement..... | 28 |
| 4.1.1. Le mouvement apparent et le corps humain | 28 |
| 4.1.2. La loi puissance 2/3 | 29 |
| 4.1.3. La loi de Fitts..... | 31 |
| 4.1.4. Statut particulier du mouvement biologique sur le plan perceptif | 33 |
| 4.1.4.1. Les interactions sont plus fortes pour les mouvements que l'on sait bien faire | 34 |
| 4.1.4.2. Effet d' « Authorship »..... | 35 |
| 5. Du mouvement biologique dans les images statiques?..... | 36 |
| 5.1. Images statiques induisant un mouvement: « implied motion »..... | 37 |

| | | |
|--|--|-----------|
| 5.2. | L'écriture : un parfait outil pour mettre en évidence les interactions perceptivo-motrices dans le cas de signaux statiques | 41 |
| 5.3. | Activation des régions motrices durant la perception visuelle des traces manuscrites | 43 |
| 6. | Synthèse intermédiaire et questionnement | 46 |
| Chapitre 2 | | 48 |
| Comment évaluer le rôle fonctionnel des activations cérébrales motrices dans la perception visuelle de mouvement humain ? | | 48 |
| 1. | Paradigmes existants s'intéressant au rôle fonctionnel des activations motrices durant la perception visuelle..... | 48 |
| 1.1. | Etudes en priming | 48 |
| 1.2. | Etudes en neuropsychologie | 49 |
| 1.3. | Etudes en TMS..... | 51 |
| 1.4. | Etudes en tâche duelle | 52 |
| 1.4.1. | Tâche de suppression articulatoire | 52 |
| 1.4.2. | Tâche motrice concurrente | 53 |
| 2. | Comment envisageons-nous de tester le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques statiques? | 54 |
| 2.1. | Les traces graphiques : des niveaux de préférences motrices distincts..... | 54 |
| 2.1.1. | Les Ellipses | 54 |
| 2.1.2. | Les Lettres..... | 56 |
| 2.2. | Le Paradigme de la tâche duelle | 58 |
| 2.3. | Les mesures utilisées..... | 59 |
| 2.3.1. | Corrélat comportementaux | 59 |
| 2.3.2. | Corrélat cérébraux | 60 |
| 2.3.2.1. | Réponses oscillatoires induites..... | 61 |
| 2.3.2.2. | Les Potentiels évoqués | 65 |
| PROBLEMATIQUE | | 70 |
| PARTIE EXPERIMENTALE | | 73 |
| Chapitre 3 | | 74 |
| Etudes comportementales : La discrimination d'ellipses est-elle affectée par l'exécution simultanée d'un mouvement manuel ? | | 74 |
| 1. | Introduction..... | 74 |

| | | |
|---|--|-----------|
| 2. | Etude chez les droitiers :..... | 76 |
| 2.1. | Méthode..... | 76 |
| 2.1.1. | Participants..... | 76 |
| 2.1.2. | Matériel..... | 76 |
| 2.1.3. | Procédure..... | 77 |
| 2.1.3.1. | Tâche grapho-motrice de contrôle..... | 78 |
| 2.1.3.1.1. | Tâche duelle..... | 78 |
| 2.1.4. | Traitement des données..... | 80 |
| 2.1.4.1. | Tâche grapho-motrice de contrôle..... | 80 |
| 2.1.4.2. | Tâche duelle..... | 81 |
| 2.1.4.2.1. | Tâche de discrimination..... | 81 |
| 2.1.4.2.2. | Tâche d'opposition pouce-doigt..... | 82 |
| 2.2. | Résultats..... | 82 |
| 2.2.1. | Tâche grapho-motrice de contrôle: L'évaluation des préférences motrices individuelles dans la production d'ellipses..... | 82 |
| 2.2.2. | Tâche duelle: interactions entre l'activation du système moteur et le traitement visuel des ellipses | 82 |
| 2.2.2.1. | Tâche de discrimination visuelle..... | 82 |
| 2.2.2.2. | Tâche d'opposition pouce-doigt..... | 85 |
| 2.3. | Discussion..... | 85 |
| 3. | Etude chez les gauchers :..... | 89 |
| 3.1. | Méthode..... | 89 |
| 3.1.1. | Participants..... | 89 |
| 3.1.2. | Matériel et Procédure..... | 89 |
| 3.2. | Résultats..... | 89 |
| 3.2.1. | Tâche grapho-motrice de contrôle: L'évaluation des préférences motrices individuelles dans la production d'ellipses..... | 89 |
| 3.2.2. | Tâche duelle: interactions entre l'activation du système moteur et le traitement visuel des ellipses | 90 |
| 3.2.2.1. | Tâche de discrimination visuelle..... | 90 |
| 3.2.2.2. | Tâche d'opposition pouce-doigt..... | 92 |
| 3.3. | Discussion..... | 92 |
| 4. | Synthèse..... | 95 |
| Chapitre 4 | | 97 |
| Etudes neurophysiologiques : L'activité du cortex moteur primaire a-t-elle un impact sur le traitement visuel de traces graphiques ? | | 97 |

| | | |
|----------|---|-----|
| 1. | Introduction | 97 |
| 2. | Le traitement visuel de lettres dépend-t-il de notre capacité à les produire : familiarité motrice et activation du cortex moteur primaire durant la perception visuelle de lettres d'imprimerie et manuscrites. 99 | |
| 2.1. | Méthode..... | 99 |
| 2.1.1. | Participants..... | 99 |
| 2.1.2. | Matériel | 99 |
| 2.1.3. | Procédure | 102 |
| 2.1.3.1. | Tâche motrice | 102 |
| 2.1.3.2. | Tâche de discrimination visuelle : session EEG..... | 103 |
| 2.1.3.3. | Tâche de discrimination visuelle : session comportementale..... | 103 |
| 2.1.4. | Traitement de données | 104 |
| 2.1.4.1. | Données EEG | 104 |
| 2.1.4.2. | Données EMG | 105 |
| 2.1.4.3. | Données comportementales | 106 |
| 2.2. | Résultats | 106 |
| 2.2.1. | Données EEG | 106 |
| 2.2.2. | Données EMG | 108 |
| 2.2.3. | Données comportementales | 109 |
| 2.3. | Discussion..... | 110 |
| 3. | Dynamique d'interaction entre activation du cortex moteur primaire et traitement visuel de lettre manuscrite : Etudes des potentiels évoqués en condition de tâche duelle | 115 |
| 3.1. | Méthode..... | 115 |
| 3.1.1. | Participants..... | 115 |
| 3.1.2. | Matériel | 115 |
| 3.1.3. | Procédure | 115 |
| 3.1.3.1. | Tâche motrice seule..... | 115 |
| 3.1.3.2. | Tâche duelle..... | 115 |
| 3.1.4. | Traitement des données..... | 116 |
| 3.1.4.1. | Tâche motrice seule..... | 117 |
| 3.1.4.2. | Tâche duelle..... | 117 |
| 3.2. | Résultats | 118 |
| 3.2.1. | Composante P100 | 119 |
| 3.2.2. | Composante N170 | 120 |
| 3.2.3. | Fenêtre 300-350 ms..... | 120 |
| 3.2.4. | Fenêtre 500-600 ms..... | 122 |
| 3.3. | Discussion | 124 |
| 3.3.1. | Que se passe-t-il entre 300 et 350 ms? | 124 |

| | |
|--|------------|
| 3.3.2. Que se passe-t-il après 500 ms? | 125 |
| 4. Synthèse..... | 127 |
| DISCUSSION GÉNÉRALE | 129 |
| 1. Résumé des principaux résultats obtenus et perspectives immédiates | 130 |
| 1.1. Principaux Résultats et rapport aux théories motrices de la perception | 130 |
| 1.2. Limites et Perspectives | 132 |
| 2. M1 au sein du système Miroir ? | 134 |
| 2.1. Quelle est la nature du message codé par M1 ? | 135 |
| 2.2. L'inhibition dans le système miroir ?..... | 138 |
| 3. Quelles conséquences fonctionnelles de l'activation motrice sur la perception visuelle ?..... | 140 |
| 3.1. Effets facilitateurs vs. effets délétères | 140 |
| 3.2. Fonction de M1 dans la perception visuelle de traces graphiques | 141 |
| 3.2.1. M1 et l'identification des caractéristiques physiques des traces graphiques | 141 |
| 3.2.2. M1 et l'identification du style d'écriture | 144 |
| 3.3. Applications possibles aux habiletés sportives | 146 |
| 3.3.1. Augmentation des capacités perceptives..... | 146 |
| 3.3.2. Anticipation des conséquences de l'action | 147 |
| CONCLUSION GENERALE | 150 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 151 |

« La perception n'est pas seulement une interprétation de messages sensoriels : elle est contrainte par l'action, elle est simulation interne de l'action, elle est jugement et prise de décision, elle est anticipation des conséquences de l'action. »

Le Sens du Mouvement, Berthoz (1997)

Introduction générale

L'écriture est sans doute l'une des habiletés motrices les plus remarquables acquises par l'être humain. Pour preuve, son apparition constitue la frontière entre la préhistoire et l'histoire. Elle est à la base, avec la parole, de l'ensemble des échanges entre les individus.

La trace graphique constitue en quelque sorte le « produit fini » de l'action d'écrire. Cette trace a grandement évolué au cours des siècles, notamment de part la modification des outils permettant sa production. Alors que de nos jours, les progrès technologiques transforment encore et toujours les supports des écrits, nous aurions pu être inquiet pour les « anciennes » traces graphiques, c'est-à-dire nos vieux exemplaires manuscrits. Ces derniers sont-ils voués à disparaître pour être remplacés par des caractères d'imprimerie standards, par définition plus simples et donc plus facilement identifiables ? Force est de constater qu'aujourd'hui, ce n'est



Figure 1: Exemples de logo de marques célèbres utilisant une police d'écriture manuscrite

pas encore d'actualité. En effet, les caractères manuscrits sont encore et toujours présents dans notre environnement, et tout particulièrement dans des domaines tels que l'art (notamment contemporain) et la publicité (Mosbæk-Johannessen, 2010). Comme le présentent la figure ci-

contre, bon nombre de marques utilisent les exemplaires manuscrits au sein de leur logo afin de représenter leur produit. De la part de ces géants de la communication, il est peu probable que cette utilisation soit anodine. Même si ces lettres manuscrites sont plus difficilement reconnaissables que leur homologue d'imprimerie, elles ont un côté sympathique, accueillant voir même familier. De plus, elles incarnent parfaitement la touche personnelle que ces marques veulent représenter.

Ce caractère familier que possèdent ces exemplaires manuscrits par rapport à leur homologue d'imprimerie pourrait être le résultat du lien étroit qu'ils entretiennent avec le mouvement nécessaire à les former. En effet, le simple fait d'observer visuellement les lettres manuscrites composant ces logos nous renvoie à la séquence de mouvements qui a été nécessaire au scripteur pour les produire. Cette reconstruction du mouvement nécessaire à les produire n'est possible que parce que ces lettres portent en elles, tout un tas d'indices de pression et de vitesse renseignant spécifiquement sur le mouvement du scripteur. Ces indices que l'on nomme « l'empreinte du geste » (Longcamp et al., 2006) ne se reflètent pas uniquement dans les lettres mais dans l'ensemble des traces graphiques produites par l'homme.

L'idée d'une relation étroite existant entre la trace laissée (graphique ou non) et le mouvement nécessaire à la former est parfaitement illustrée par la photographie ci-contre. Elle représente Pablo Picasso en train de réaliser un dessin de lumière. La trace

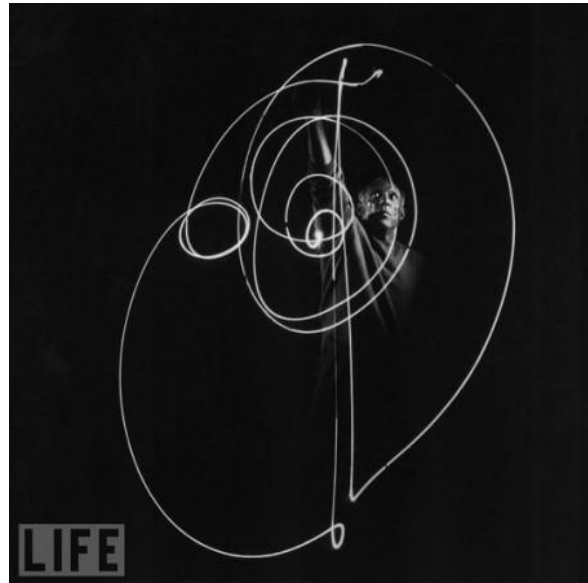


Figure 2: Photographie de Picasso par Gjon Mili (1949)

laissée par sa minuscule torche électrique sur la photographie de Mili nous évoque instantanément le mouvement qu'il a dû produire pour réaliser ce dessin.

Au cours de ce travail de thèse, nous essaierons de comprendre si cette évocation du mouvement nécessaire à former une trace graphique joue un rôle dans sa perception visuelle. Plus particulièrement, nous testerons le rôle des régions motrices et notamment du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques.

Cette idée que nos représentations motrices puissent avoir une influence sur la perception visuelle est postulée par les théories motrices de la perception. Celles-ci seront traitées dans la première partie théorique (chapitre 1). Nous y détaillerons les principaux modèles théoriques, ainsi que les corrélats cérébraux supportant ces différents modèles. De plus, nous évoquerons les principales conditions nécessaires à la mise en jeu d'interactions entre les propres représentations motrices de l'observateur et sa perception.

Au cours d'une seconde partie théorique (chapitre 2), nous exposerons les paradigmes expérimentaux ayant déjà été utilisés pour tester le rôle fonctionnel des régions motrices dans la perception visuelle. Nous justifierons par la suite l'emploi de notre paradigme expérimental avant de présenter brièvement les différentes techniques de mesures qui ont été utilisées dans les parties expérimentales.

Parce que la question posée était relativement nouvelle, nous avons fait le choix de la mener à la fois sur le plan comportemental et sur le plan neurophysiologique (chapitre 4). Ainsi, dans un premier temps, nous avons souhaité mettre en évidence que notre cortex moteur primaire influence effectivement les performances comportementales dans la perception visuelle de formes graphiques (chapitre 3). Ensuite, les expérimentations menées en EEG ont tenté d'identifier l'instant où le cortex moteur influence le traitement visuel de lettres.

Enfin, les réflexions plus générales et les perspectives amenées par nos résultats concluront ce manuscrit.

CADRE THEORIQUE

Chapitre 1 :

Les interactions perceptivo-motrices

L'ensemble des travaux que nous citerons dans ce manuscrit fait référence à un pan de la littérature que l'on nomme communément les théories de l'« embodied cognition ». Ces dernières s'opposent aux théories plus traditionnelles, telles que les approches computationnelles des théories de l'esprit (Horst, 2005). L'« embodied cognition » s'appuie sur l'idée que notre corps joue un rôle dans notre cognition. Selon ces théories, l'ensemble des processus cognitifs que nous utilisons pour nous représenter notre environnement ne s'exécute pas de manière désincarnée, mais au contraire en fonction des capacités associées à notre propre corps. Au cours de ce travail, nous nous centrerons plus particulièrement sur les théories modélisant les interactions entre le système perceptif et le système moteur. C'est Viviani (Viviani, 1990) qui est le premier à introduire le concept « d'interaction perceptivo-motrice » pour désigner l'ensemble des phénomènes qui attribuent à la motricité un rôle important dans la structuration et l'interprétation de nos percepts. Pour cet auteur, ce concept décrit aussi bien les interventions des représentations et/ou connaissances motrices sur la perception que l'action réciproque de la perception sur la motricité. Ici, nous nous centrerons principalement sur le rôle de nos représentations motrices sur notre perception visuelle du mouvement humain. La notion de représentation motrice « renvoie ici aux mécanismes cérébraux permettant d'une part la mise en œuvre d'une motricité intentionnelle (réelle, simulée ou imaginée) et d'autre part à l'anticipation des conséquences sensorielles, posturales et spatiales de cette motricité » (Bidet-Ildei, Orliaguet, & Coello, 2011, p. 411). Au cours de ce chapitre, nous développerons tout d'abord les principaux modèles décrivant ces interactions entre les représentations motrices et la perception avant de nous centrer sur leurs corrélats cérébraux. Par la suite, nous présenterons des preuves empiriques de la mise en œuvre d'interaction perceptivo-motrices lors de situations perceptives se référant à un mouvement biologique ou au résultat de celui-ci.

1. Les précurseurs

Malgré le fait que le concept « d'interaction perceptivo-motrice » n'ait vu le jour qu'au début des années 1990, les recherches concernant ce phénomène ne sont pas nouvelles. En effet, comme le souligne Paolo Viviani (2002), de nombreux chercheurs se sont intéressés à la manière dont notre motricité structure notre perception. Dès 1709, les travaux de Berkeley s'intéressant à la perception visuelle de la profondeur, ont montré que cette dernière ne s'effectue pas uniquement à partir du signal visuel. La perception de la profondeur ne peut apparaître en tant que telle sur une rétine bi-dimensionnelle. Berkeley fait alors l'hypothèse que ce sont des sensations provenant des muscles des yeux au moment de la mise au point et l'utilisation de connaissances pratiques (par exemple : taille respective des objets) qui permettent l'ajout de la profondeur à l'image rétinienne. Avec cette étude, Berkeley (1709 in Viviani, 2002) souligne le fait que la motricité des yeux semble jouer un rôle dans la reconstruction de la scène visuelle à partir des images rétinienne. La théorie de la copie d'efférence développée par Von Helmholtz (1867 in Viviani, 2002) fait une hypothèse comparable. Ce ne sont pas les sensations résultant du mouvement qui vont être recueillies pour interpréter la situation perceptive mais une copie de la commande motrice. Cette copie serait envoyée par les centres moteurs vers les centres perceptifs afin que ces derniers identifient un changement perceptif comme résultant d'une action des membres ou comme provenant de l'environnement.

Dans les années 50, Liberman a développé une théorie compatible avec les idées de Berkeley en partant du constat que des signaux acoustiques similaires associés avec des mouvements articulatoires sous-jacents différents sont perçus comme des signaux différents. Il développe alors la théorie motrice de la perception de la parole (Liberman, Cooper, Shankweiler, & Studdert-Kennedy, 1967; Liberman & Mattingly, 1985) et stipule que ce qui est reconnu dans la communication orale ne sont pas les sons composant les mots, mais les gestes articulatoires réalisés pour produire ces sons. Selon lui, la production et la perception de langage partageraient un répertoire moteur commun. Ainsi des gestes articulatoires de ce répertoire seraient non seulement générés chez l'auteur d'un message, mais les représentations de ces gestes seraient également activées chez le destinataire du message, ce qui lui permettrait de comprendre son contenu. Cette idée que la simple vue du résultat d'une action que nous connaissons, qu'elle soit associée ou non à la parole, évoque le mouvement nécessaire à la produire avait initialement été développée par William James (1890). Au sein de ce qu'il nomme des principes idéomoteurs, il postule que les actions sont codées en fonction des

conséquences sensorielles qu'elles engendrent mais également que l'association inverse est effective. Cette conception de la perception est largement reprise par les théories motrices de la perception actuelles. Nous développerons ici, les trois principaux modèles que sont: la théorie de l'*event coding* (TEC), la théorie de la simulation interne et la théorie de la résonance.

2. Les principales théories motrices de la perception

2.1. La théorie de l'Event Coding

Cette théorie développée par l'équipe du professeur Wolfgang Prinz (Hommel, Musseler, Aschersleben, & Prinz, 2001; Knoblich & Prinz, 2005; Prinz, 1984), est la généralisation des principes idéomoteurs initiés par William James (1890). Elle s'appuie sur l'idée que l'action et la perception doivent être placées à un même niveau puisqu'elles sollicitent un système de représentations communes. Ainsi les représentations que l'on associe à un stimulus visuel lors de sa perception et les représentations de l'action que nous souhaitons produire ne sont pas codées et stockées séparément mais ensemble, au sein d'un système de représentations communes sous la forme d'un « event code ». La principale conséquence de l'existence de ce système commun, qui constitue le cœur même de cette théorie, est que l'action est codée en fonction des effets perceptibles qu'elle produit sur l'environnement (Figure 4). Ainsi qu'elle soit imaginée, exécutée ou bien simplement observée, nous nous représentons l'action en fonction des conséquences qu'elle produit sur notre environnement et par conséquent en fonction de notre perception de ces conséquences.

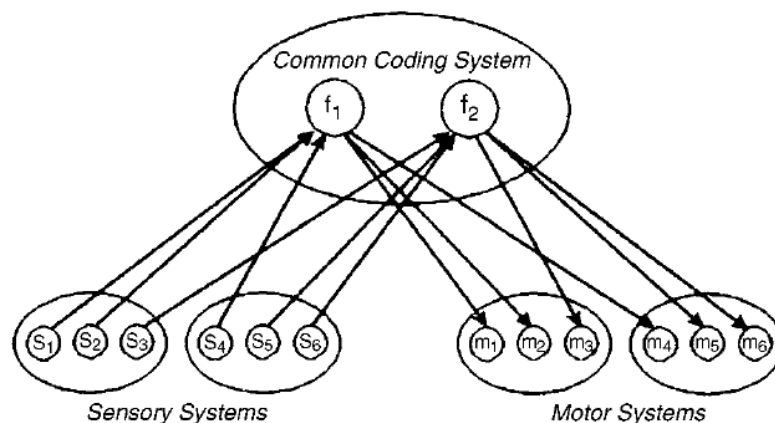


Figure 3 : Système de représentations communes selon la TEC. Dans cet exemple, différentes informations sensorielles provenant de deux systèmes sensoriels différents (S1, S2, S3 et S4, S5, S6, respectivement) convergent vers le système de représentations communes où elles sont codées sous la forme de deux « event codes » abstraits (F1 et F2). Cette activation de ces « event codes » se propage vers deux systèmes moteurs (M1, M2, M3 et M4, M5, M6, respectivement). (tirée de Hommel et al., 2001)

Bien que sur le plan anatomique, ce système de représentations communes ne soit pas clairement défini, il pourrait s'appuyer sur l'existence d'un réseau d'aires cérébrales s'activant aussi bien durant l'observation d'action que durant son exécution. Cependant, à notre sens, l'argument le plus marquant en faveur de cette théorie repose sur des expérimentations comportementales menées dans des conditions de double tâche. Par exemple, lorsque l'on demande à un participant de juger de la direction vers laquelle pointe une flèche présentée brièvement alors qu'il réalise de manière simultanée un mouvement d'appui sur une cible située de part et d'autre de l'écran, on observe un effet d'interférence de la tâche motrice sur la tâche visuelle. Cette interférence se manifeste de deux manières. Tout d'abord, on observe que les participants ont plus de difficultés à identifier la direction de la flèche dans les conditions de double tâche (Wuhr & Musseler, 2001) par rapport à des conditions où la tâche visuelle est réalisée isolément. De plus, si l'on observe les résultats de la double tâche, on constate que les participants ont des performances moins élevées pour les essais où une compatibilité existe entre la direction de la flèche à identifier et la localisation du lieu d'appui à réaliser (Musseler & Hommel, 1997). Il serait donc plus dur d'identifier une flèche pointant vers la droite, si nous produisons simultanément un mouvement dans cette direction. Tout se passe donc comme si l'*event code* DROITE était occupé par la tâche motrice et ne peut être disponible pour la tâche visuelle. Ces observations suggèrent donc l'existence d'un système de représentations communes qui pourrait être sollicité indépendamment par des entrées sensorielles.

2.2. Théorie de la simulation interne

La théorie de la simulation interne (Jeannerod, 2001), quant à elle, ne postule pas l'existence d'un système de représentation amodal. Au contraire, comme son nom l'indique, cette théorie repose sur l'idée que l'ensemble des objets visuels qui nous entourent sont naturellement codés en termes moteur, qu'une action intentionnelle soit envisagée ou non. Ainsi, lorsque nous percevons un outil, au même titre que lorsque nous nous le représentons mentalement, nous nous imaginons en train de l'utiliser. Il en est de même pour l'observation ou l'imagination d'une action. Selon cette théorie, lorsque l'on observe une action réalisée par un de nos congénères, nous allons littéralement nous mettre « à la place » de celui qui est en train de produire l'action et ce, dans le but de calquer notre activité mentale avec celle de l'agent (Figure 4). Cette stratégie, intitulée le « mind-reading » (Gallese & Goldman, 1998) serait utilisée dans le but de mieux comprendre et anticiper les conséquences de l'action observée. La théorie de la simulation repose principalement sur des données neurophysiologiques

révélant qu'un même réseau cortical serait à la fois mis en jeu lors de l'observation, de l'imagination ou de l'exécution d'une action (cf. chapitre 1, partie 3.2).

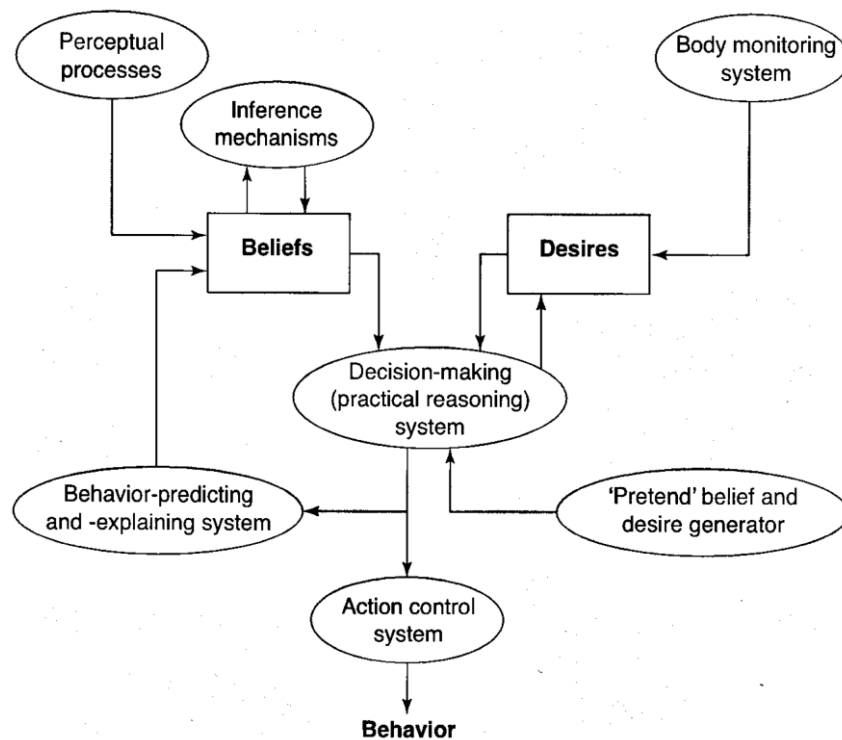


Figure 4: Modèle de la simulation interne. Les étapes cognitives chargées de la simulation interne de l'action observée sont décrites en bas de cette figure. La première étape consiste à simuler mentalement l'état dans lequel se trouve l'agent : ses intentions, ses croyances, ses préférences. Le fruit de cette simulation mentale est ensuite envoyé vers le propre système de décision de l'observateur, qui va prendre la décision qui est la plus appropriée. Mais au lieu d'envoyer ces informations vers le système de contrôle de l'action, cette décision sera utilisée par un système prédictif et explicatif pour prédire le comportement de l'agent observée. (tirée de Gallese et al., 1998)

2.3. Résonances motrice et perceptive

La dernière théorie que nous développerons ici constitue en quelque sorte un modèle hybride des deux précédentes. Cette théorie décrit les relations existantes entre la perception et l'action autour de la notion de *résonance* (initialement introduite par Gibson, 1979). Au contraire de la TEC, il n'existerait pas un système de représentations communes à la perception et l'action mais deux systèmes bien séparés. Mais ces systèmes perceptif et moteur fonctionneraient en parallèle (Viviani, 2002) et seraient en constante interaction (Figure 5).

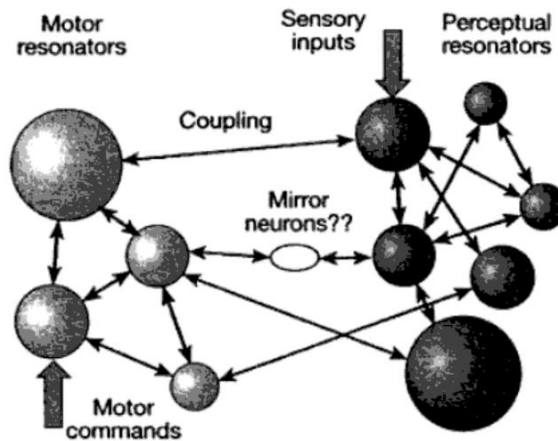


Figure 5: Modèle de la résonance. Lors de l'observation d'un mouvement, deux systèmes d'oscillateurs (l'un moteur et l'autre perceptif) fonctionneraient en parallèle mais seraient en constante interaction. Selon ce modèle, grâce au système permettant ces interactions entre ces deux systèmes d'oscillateurs (possiblement les neurones miroirs), les préférences perceptives de l'observateur correspondraient à ces préférences motrices dans la production du mouvement observé. (tirée de Viviani, 2002)

Ainsi, la simple sollicitation d'un des deux systèmes entrainerait de manière automatique la mise en jeu de l'autre (Rizzolatti, Fadiga, Fogassi, & Gallese, 1999). Par exemple, la simple perception d'un mouvement humain solliciterait de manière conjointe les processus perceptifs et moteur. Cette résonance motrice durant l'observation visuelle, qui ne se traduirait pas nécessairement par une simulation mentale de l'action observée, viendrait guider la perception de l'observateur en fonction de ses propres préférences motrices (Viviani, 2002). Cette notion de résonance a été complétée par Schütz-Bosbach (Schutz-Bosbach & Prinz, 2007) et permet de rendre compte à la fois des effets « on-line et off-line » d'une action sur la perception visuelle. Les effets « online » correspondent aux effets que la production d'une action peut avoir sur la perception visuelle simultanée. Par exemple, le simple fait de soulever une boîte lourde va biaiser nos capacités à évaluer visuellement le poids d'une boîte soulevée par autrui (Hamilton, Wolpert, & Frith, 2004). Dans la même logique, il a été constaté que le fait de porter un sac à dos lesté biaisait notre capacité à évaluer une distance (Proffitt, Stefanucci, Banton, & Epstein, 2003). Les effets « off-line », quant à eux, reflètent toutes les situations où aucune action ne biaise directement la perception visuelle mais où, ce sont les représentations motrices de l'individu, construites au cours d'actions antérieures, qui influencent la perception visuelle. De bons exemples de ces effets « off-line » sont les protocoles d'apprentissage moteur, au cours desquels les représentations motrices des participants sont modifiées par la pratique (Casile & Giese, 2006). Nous développerons ces exemples plus bas dans ce manuscrit, mais les résultats révèlent que ces modifications des représentations motrices ont des conséquences sur la reconnaissance visuelle de ces mouvements.

Enfin, pour Schütz-Bosbach, la notion de résonance, à l'instar des interactions perceptivo-motrices, ne doit pas être perçue comme unidirectionnelle. En effet, l'activation conjointe des deux systèmes se traduit par deux types de conséquences : notre manière de bouger peut faciliter les traitements perceptifs (résonance perceptive) mais l'inverse est également vrai, ces derniers guident également notre manière d'agir (résonance motrice).

2.4. Les limites des théories motrices de la perception

Bien que les travaux et les théories précédemment cités postulent une relation très étroite entre les représentations motrices des participants et leur perception visuelle d'une action, il convient de mentionner l'existence de travaux contradictoires qui tempèrent ces interprétations. Ces travaux se développent principalement autour de deux littératures distinctes : celle reliée au développement psychomoteur et celle reliée aux pathologies motrices. L'idée centrale de ces travaux était d'observer si la perception visuelle peut s'affranchir de l'influence de la motricité ou si au contraire un déficit sur le plan moteur s'accompagne systématiquement d'un trouble perceptif. La réponse est loin d'être évidente. Il a été montré que des patients privés de motricité dès leur naissance restent néanmoins sensibles au mouvement humain (Funk, Shiffrar, & Brugger, 2005; Pavlova, Staudt, Sokolov, Birbaumer, & Krageloh-Mann, 2003). De la même manière, les nouveaux-nés chez qui le développement des représentations motrices n'est pas encore achevé témoignent d'une sensibilité au mouvement humain (Fox & McDaniel, 1982; Meary, Kitromilides, Mazens, Graff, & Gentaz, 2007; Simion, Regolin, & Bulf, 2008; Vallortigara, Regolin, & Marconato, 2005). En effet, bien qu'ils n'aient pas encore eu la possibilité de développer leur système de représentations motrices, on observe une préférence pour des stimuli présentant un mouvement humain par rapport à des stimuli présentant des mouvements aléatoires. Ces résultats, sans pour autant remettre en cause l'ensemble des théories motrices de la perception, fournissent un éclairage différent. Bien que l'apport des représentations motrices dans la perception visuelle d'action semble indéniable, il est apparemment possible de s'en passer. Nous pouvons faire l'hypothèse qu'en l'absence de représentations motrices, des mécanismes de compensation sont mis en œuvre en s'appuyant uniquement sur les informations visuelles restantes (Bidet-Ildei et al., 2011).

Nous venons de le voir : ces théories diffèrent par certains aspects et notamment sur la manière dont sont stockées les représentations au sein de notre système nerveux. Existe-t-il un système de représentations communes comme le laisse entendre la théorie de l'event coding ?

Ou au contraire, ces représentations sont-elles stockées dans des systèmes séparés qui seraient activés indépendamment par les différentes modalités sensorielles ? Pour l'heure, il n'existe pas d'arguments permettant de conclure avec certitude sur ce débat. Cependant, outre ces différences existant entre ces théories, il est important de noter qu'elles postulent toutes que le système moteur joue un rôle prépondérant dans la perception visuelle de mouvement humain (Etzel, Gazzola, & Keysers, 2008). En effet, que ce soit par une simulation interne, une résonance motrice ou encore par l'activation de représentations communes, le système moteur semble systématiquement sollicité durant l'observation visuelle d'un mouvement. Au cours de ce travail, nous tenterons de mieux comprendre le rôle fonctionnel des représentations motrices dans l'observation visuelle de mouvement humain. Ce rôle fonctionnel sera étudié au cours de ce travail sous l'angle des théories de la résonance motrice, qui nous paraissent un bon compromis entre la TEC, qui prend assez peu en compte les aspects neuroanatomiques des interactions, et la simulation interne qui suppose une parfaite correspondance entre les activations motrices générées durant l'observation et l'exécution d'action.

3. Corrélats cérébraux des interactions perceptivo-motrices

Comme mentionné précédemment, ces théories se sont appuyées sur des données neurophysiologiques. Ces mesures directes de l'activité cérébrale rendues possible grâce à l'avènement des techniques de neurophysiologie et de neuroimagerie durant ces trente dernières années ont permis de mettre en évidence des corrélats cérébraux des interactions perceptivo-motrices.

3.1. Les réseaux corticaux activés durant la perception visuelle d'action : l'action observation network (AON)

Il est admis que l'observation visuelle d'une personne en train de réaliser une action engage chez l'observateur un vaste réseau d'aires cérébrales de manière relativement reproductible (Buccino et al., 2001; Grafton, Arbib, Fadiga, & Rizzolatti, 1996; Grezes & Decety, 2001; Hari et al., 1998; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996). Ce réseau appelé l'« action observation network » (AON) se compose principalement du sulcus temporal supérieur (STS), du lobule pariétal inférieur (IPL), du gyrus frontal inférieur (IFG), mais également du cortex prémoteur ventral et dorsal (Figure 6 issue de Kilner, 2011). Ces différentes régions hautement interconnectées (Keysers & Perrett, 2004) présentent la particularité de s'activer aussi bien durant la perception visuelle d'action que pendant l'exécution de cette dernière. Cette correspondance entre les aires activées durant l'exécution et l'observation d'action

(particulièrement IFG et IPL) fournit des arguments de poids en faveur de la théorie de la simulation motrice (Agnew, Bhakoo, & Puri, 2007; Blakemore & Frith, 2005; Graf, 2009; Grezes & Decety, 2001; Jeannerod, 2001, 2006; Rizzolatti & Sinigalia, 2007). Cette propriété repérée dans une partie de l'action observation network a été associée avec une possible existence de neurones dits « miroirs » dans ces régions (Gallese & Goldman, 1998).



Figure 6: Localisation des trois principales régions composant l'action observation network (AON) : le gyrus frontal inférieur (IFG en rouge), le lobule pariétal inférieur (IPL en bleu foncé) et le sulcus temporal supérieur (STS en bleu clair ; tirée de Kilner et al., 2011).

3.2. Système des Neurones Miroirs (MNS)

3.2.1. Découverte des Neurones Miroirs chez le singe

Les neurones miroirs sont une classe de neurones initialement découverts dans l'aire prémotrice F5 du cerveau des singes macaques (di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 1992). Ce type de neurones possède la particularité de décharger à la fois lorsque le singe exécute une action et lorsqu'il observe un autre individu (singe ou humain) exécuter cette même action (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996). La présence de ce type de neurones dans l'aire F5 du singe a été depuis largement confirmée (Caggiano et al., 2011; Gallese et al., 1996; Kraskov, Dancause, Quallo, Shepherd, & Lemon, 2009; Rizzolatti, Fogassi, & Gallese, 2001; Umiltà et al., 2001), alors qu'une autre région le lobule pariétal inférieur (IPL) semble également contenir ce type de neurones (Fogassi et al., 2005; Gazzola & Keysers, 2009).

3.2.2. Existence d'un système miroir chez l'homme

Depuis cette découverte chez le singe, de très nombreux travaux se sont attachés à démontrer l'existence de ce type de neurones chez l'humain. Il y a aujourd'hui peu de doutes sur la présence de neurones s'activant aussi bien durant l'observation d'action que pendant son exécution dans les régions homologues de F5 et IPL chez l'humain (Gazzola & Keysers,

2009; Kilner, Marchant, & Frith, 2009; Morin & Grezes, 2008; Rizzolatti & Craighero, 2004). C'est notamment le cas du cortex prémoteur ventral (BA44) et des aires du lobule pariétal inférieur. Cependant, comparé à ce qui a été observé chez le singe, le nombre d'aires cérébrales activées à la fois durant l'observation et l'exécution d'action semble beaucoup plus vaste et est encore partiellement décrit. C'est pour ces raisons que traditionnellement, on évoque l'existence d'un système de neurones miroirs (MNS) chez l'humain. Cette méconnaissance du système miroir chez l'homme est la conséquence de la difficulté d'y enregistrer directement l'activité neuronale. En effet, hormis dans quelques protocoles ayant enregistré l'activité neuronale grâce à des électrodes intra crâniennes chez des populations d'épileptiques (Peter-Derex, Comte, Mauguier, & Salin, 2012), les mesures directes de l'activité neuronale unitaire sont impossibles chez l'humain. Seules des preuves indirectes de l'existence de ce type de neurones chez l'humain sont fournies grâce à des techniques de neurophysiologie telles que l'IRMf, la MEG ou la TMS. Malgré ces limites, il est néanmoins établi que ce système comprendrait au moins la partie inférieure du cortex pré-moteur et la partie rostrale du lobe pariétal inférieur ainsi que le sillon temporal supérieur (pour revue, Grezes & Decety, 2001; Rizzolatti & Craighero, 2004). L'implication du cortex moteur primaire (M1) dans ce système est quant à elle encore controversée.

3.2.3. *Neurones miroirs dans le cortex moteur primaire ?*

Parmi les arguments avancés en faveur d'une possible implication de M1 dans le système miroir, nous pouvons évoquer les résultats d'une étude menée en MEG (Hari et al., 1998). Cette dernière révèle une modulation de l'activité oscillatoire du cerveau autour de 20 Hz à la fois durant l'observation et l'exécution d'une action. Cette activité est connue pour être originaire principalement de M1 (Salmelin & Hari, 1994). Ces résultats sont corroborés par des données obtenues en TMS (Fadiga, Fogassi, Pavesi, & Rizzolatti, 1995). Ils montrent que lorsque l'on applique une stimulation magnétique au-dessus du cortex moteur durant l'observation visuelle d'un mouvement manuel, on rencontre au niveau musculaire, un potentiel évoqué moteur (MEPs). Ce potentiel est plus important quand les participants observent un mouvement manuel par rapport à quand ils observent un objet ou une variation lumineuse. Cependant, face à ce faisceau d'arguments attestant d'une activation de M1 durant l'observation d'action, il n'existe pas à ce jour de preuve du rôle fonctionnel de cette activation dans la perception visuelle. Par exemple, de par les connexions anatomiques entre le cortex prémoteur et le cortex sensorimoteur (Dum & Strick, 2005; Matelli, Camarda, Glickstein, & Rizzolatti, 1986), il est possible que l'atténuation des oscillations autour de

20 Hz ne soit que le résultat d'une activation du MNS dans le cortex prémoteur qui se diffuse vers M1 (Rizzolatti & Craighero, 2004) Il convient donc de mener des études complémentaires afin de tester l'implication de M1 dans le système miroir ainsi que de déterminer son rôle fonctionnel dans la perception visuelle.

3.2.4. Le Niveau d'activation des neurones miroirs est corrélé avec l'expertise motrice dans l'action observée

Bien que sur le plan anatomique, ce système ne soit pas encore précisément défini chez l'humain, certaines de ces propriétés ont néanmoins été observées. Comme le souligne la théorie de la simulation et celle de la résonance, il semble que lors de l'observation d'un mouvement humain, l'observateur sollicite ses propres représentations motrices. Cela se traduit sur le plan neurophysiologique par l'activation de son système miroir. Dès lors, nous pouvons penser que cette activation du système miroir sera plus forte lors de la perception d'habiletés que nous sommes tous capables de produire mais pour lesquelles nous possédons des représentations motrices distinctes. En particulier, que se passe-t-il lors de l'observation d'habiletés complexes telles que certaines habiletés sportives pour lesquelles nous ne possédons pas de représentations motrices précises? En d'autres termes, le niveau d'activation du système miroir est-il dépendant de notre capacité à produire l'action observée? Un des premiers éléments de réponse a été fourni en 2005 grâce à une étude en IRMf sur la perception de mouvement de danse (Calvo-Merino, Glaser, Grezes, Passingham, & Haggard, 2005; Calvo-Merino, Grezes, Glaser, Passingham, & Haggard, 2006). Au cours de ce protocole, les expérimentateurs ont comparé l'activité cérébrale de participants experts en danse (classique ou capoeira) avec celle de participants novices lors de l'observation d'un pas de danse classique ou de capoeira. Bien qu'une activation d'un réseau pariéto-frontal similaire à celui impliqué lors de la production d'action soit repérée chez tous les participants, le niveau de cette activation apparaît comme étant dépendant de l'expertise des danseurs dans le mouvement observé. Par conséquent, lors de l'observation d'un pas de danse classique, une résonance motrice plus importante (cortex prémoteur et sulcus intrapariétal, lobe pariétal supérieur droit et partie postérieure du sulcus temporal supérieur gauche) a été constatée dans le cerveau des danseuses classiques par rapport à celui des capoeiristes. Ces résultats révèlent donc que le niveau d'activation des régions miroirs dépend de notre capacité à produire l'action observée. Ceci est confirmé par une étude menée sur la même habileté (i.e., la danse) et utilisant un protocole d'apprentissage (Cross, Hamilton, & Grafton, 2006). L'idée de cette étude était de mesurer grâce à l'IRMf l'activité cérébrale de danseur lors de l'observation et

l'imagination d'un pas de danse, au cours d'un protocole d'apprentissage de nouveaux mouvements. Lors de l'observation de pas de danse, une corrélation a été établie entre le niveau d'activité d'une partie du MNS (lobe pariétal inférieur et cortex prémoteur ventral) et l'habileté avec laquelle les participants produisent ces pas. Cet effet d'expertise motrice sur l'activation du système des neurones miroirs durant l'observation d'action a été constaté pour d'autres habiletés motrices. C'est notamment le cas chez des musiciens experts. On retrouve une plus forte activation du système miroir chez des pianistes experts écoutant ou simplement regardant le mouvement des doigts sur les touches par rapport à des non-experts (Bangert, Parlitz, & Altenmüller, 1999; Haslinger et al., 2005; Haueisen & Knoesche, 2001).

4. Les interactions perceptivo-motrices et le mouvement biologique

La littérature présentée jusqu'ici porte essentiellement sur la perception visuelle d'action. Le concept d'action regroupe à la fois l'intention, le but de cette dernière et également le moyen de la réaliser, c'est-à-dire le mouvement lui-même. Dans la partie qui va suivre, nous développerons spécifiquement les études mettant en évidence des preuves empiriques de l'existence d'interactions perceptivo-motrices durant la perception visuelle d'un mouvement biologique. L'une des lignes de recherche utilisée pour mettre en évidence la sollicitation des représentations motrices lors de la perception visuelle de situation mettant en jeu le corps humain est la suivante : si la perception d'un mouvement humain sollicite de manière conjointe les processus perceptif et moteur (comme l'affirment les modèles de la résonance ou ceux de la simulation interne), alors les lois qui régissent le comportement moteur devraient également influencer sa perception visuelle. Nous verrons comment les lois qui régissent le mouvement humain (Loi puissance 2/3, Loi de Fitts ou encore contraintes biomécaniques des segments du corps) se reflètent sur le plan perceptif. Par la suite, nous évoquerons les travaux menés par Johansson (1973) sur la perception du mouvement biologique afin de montrer le statut particulier que possèdent les mouvements humains sur le plan perceptif.

4.1. Manifestations sur les principales lois du mouvement

4.1.1. Le mouvement apparent et le corps humain

Les expériences sur le mouvement apparent (Shiffrar & Freyd, 1990, 1993) sont particulièrement pertinentes pour illustrer la contrainte imposée par les connaissances motrices sur la perception visuelle d'une situation mettant en jeu le corps humain. Le principe est le suivant : Si l'on présente successivement deux images statiques d'un même objet dans

des positions sensiblement différentes, le sujet va percevoir un mouvement de la position de la première image vers la position de la seconde (Figure 7). C'est ce que l'on nomme le mouvement apparent. Malgré la multitude de trajectoires possibles entre les deux points, le mouvement perçu va toujours respecter la règle de la plus courte distance entre les deux points (Korte, 1915). Shiffrar et Freyd (1990, 1993) ont mis en évidence une exception à cette loi : si l'on utilise des images du corps humain et si le temps entre les deux images est suffisamment long (entre 250 et 750ms), le mouvement perçu va respecter les contraintes anatomiques du corps humain, même si cela implique qu'il ne respecte pas forcément la loi de la distance la plus courte. La seule différence entre les deux situations que nous venons de décrire est la nature de l'objet présenté (biologique ou non). Ces résultats révèlent donc que l'individu va faire appel à ses représentations motrices pour interpréter la situation perceptive, conférant ainsi au mouvement biologique un statut particulier sur le plan perceptif par rapport à tous les autres mouvements.



Figure 7: Représentation schématique des stimuli utilisés par Shiffrar et Freyd, 1990, lors des expériences menées sur le mouvement apparent. (tirée de Shiffrar et Freyd, 1990)

4.1.2. La loi puissance 2/3

Parmi l'ensemble des lois de la motricité, la loi puissance 2/3 décrit la relation existante entre la vitesse d'un mouvement et sa courbure (Lacquaniti, Terzuolo, & Viviani, 1983). Selon cette loi, lorsque l'on veut produire une trajectoire courbe, par exemple pour dessiner une parabole, la vitesse du mouvement ne sera pas constante. En effet, les parties rectilignes (faible courbure) seront tracées avec une vitesse plus importante que les parties où la courbure est importante. La vitesse du mouvement s'adapte à la forme qu'il souhaite produire, ralentissant dans les parties courbes pour ré-accélérer lorsque la courbure diminue. Cette loi

régit l'ensemble des mouvements de l'être humain : des mouvements oculaires aux mouvements manuels. Ainsi lorsque l'on demande à un participant de réaliser une tâche de poursuite d'un mobile, sa performance se dégrade lorsque le mouvement du mobile ne suit plus la loi puissance $2/3$, que ce soit dans des conditions de poursuite manuelle (Viviani, 1990; Viviani & Stucchi, 1989) ou visuelle (deSperati & Viviani, 1997).

Afin de tester les conséquences de cette loi sur la perception de mouvement, Viviani et son équipe ont utilisé deux types de protocoles expérimentaux différents. Le matériel utilisé dans l'ensemble de ces études consiste en un point lumineux en mouvement décrivant une trajectoire elliptique. Au cours de l'un de ces protocoles (Viviani & Stucchi, 1992), les auteurs ont demandé aux participants de régler la vitesse de déplacement du point en mouvement afin que celle-ci paraisse la plus uniforme possible. De manière systématique, les participants choisissent la vitesse correspondante à celle observée lors de la production de ce même type de mouvement (respectant la loi puissance $2/3$) et jamais la vitesse de mouvement considérée comme constante sur le plan physique. De plus, lorsque l'on présente aux participants une vitesse de déplacement constante tout au long de la trajectoire, ces derniers perçoivent de brusques variations de vitesse (Viviani & Stucchi, 1992). Ces résultats démontrent que la loi puissance $2/3$ a une influence sur la perception d'un mouvement. Cette influence irait jusqu'à permettre au participant de juger si le mouvement observé est naturel ou non (Bidet-Ildei, Orliaguet, Sokolov, & Pavlova, 2006). Dans cette étude, les participants devaient juger à partir de la simple observation d'un mouvement si celui-ci était naturel ou non. Le mouvement en question était représenté sous la forme d'un point en mouvement décrivant une ellipse. La vitesse de déplacement de ce point était manipulée de sorte que la loi puissance $2/3$ soit respectée ou violée. Les résultats révèlent qu'indépendamment de la présence d'un corps humain dans l'image observée, les participants se réfèrent principalement aux informations cinématiques pour juger du caractère naturel du mouvement. Autrement dit, ils vont quasi-systématiquement juger un mouvement respectant la loi puissance $2/3$ comme naturel alors que le caractère non naturel sera attribué au mouvement ne respectant pas cette loi. Ces résultats confirment ceux d'un autre protocole utilisant le même type de stimuli (Viviani & Stucchi, 1989). Au cours de ce dernier, la forme et sa cinématique de traçage étaient manipulées indépendamment. Alors que des séries d'ellipses (cercle et ellipses d'excentricités différentes) étaient présentées aux participants en partant de l'ellipse qui a la plus grande excentricité, ces derniers devaient identifier l'axe majeur de la forme présentée (horizontal ou vertical). A chacune de ces séries de formes était appliquée une cinématique de

traçage choisie parmi 3 cinématiques respectant la loi puissance $2/3$: soit celle d'une ellipse horizontale, soit celle d'une ellipse verticale, soit celle d'un cercle. La forme pour laquelle on constate un changement de direction de l'axe majeur de l'ellipse était identifiée comme correspondante à un cercle. En comparant les formes perçues comme étant des cercles en fonction des différentes cinématiques de traçage, les auteurs montrent qu'elles ne sont pas identiques. Ils en déduisent l'existence d'une illusion perceptive créée par la cinématique de traçage de la forme. Un participant a tendance à identifier comme étant un cercle une ellipse horizontale dont la cinématique de traçage correspond à une ellipse verticale. Cette illusion est le résultat du conflit entre la variation de vitesse de traçage et la forme elle-même.

Des résultats comparables ont été observés sur d'autres modalités perceptives que la vision. En effet, l'apparition d'une illusion perceptive a été révélée dans la modalité kinesthésique, par exemple lorsqu'un robot actionne le bras d'un participant selon différentes trajectoires (Viviani, Baud-Bovy, & Redolfi, 1997). Dans ces expériences, l'apparition de l'illusion perceptive due à la cinématique de traçage de l'ellipse ne serait que le résultat de cette contrainte exercée par la motricité sur la perception. Cette hypothèse a été vérifiée à l'aide d'un protocole en neuroimagerie au cours duquel des stimuli « à la Viviani » ont été présentés (Dayan et al., 2007). L'objectif de cette étude était de repérer les régions cérébrales s'activant de manière plus importante lorsque le point en mouvement décrit un mouvement biologique (i.e. qui obéit à la loi puissance $2/3$) comparé à un mouvement non biologique (i.e. qui n'obéit pas à la loi puissance $2/3$). Ces données soutiennent l'idée selon laquelle la perception du mouvement biologique est liée à l'activation des régions motrices de notre cerveau. Une plus forte activation du cortex prémoteur, du gyrus frontal inférieur, de l'aire motrice supplémentaire ou encore du cortex moteur primaire et du cervelet a été notée lors de l'observation d'un mouvement biologique en comparaison à celle observée lors d'un mouvement non-biologique (Casile et al., 2010; Dayan et al., 2007; Saygin, 2007).

4.1.3. *La loi de Fitts*

La loi puissance $2/3$ n'est pas la seule loi modélisant le comportement moteur pour laquelle des conséquences perceptives ont été observées. C'est également le cas de la loi de Fitts. Cette loi décrit la relation qu'il existe entre le temps nécessaire à la production d'un mouvement et la précision requise par ce mouvement. (Fitts, 1954). Elle postule que le temps requis pour produire un mouvement aussi rapide et précis que possible entre deux cibles est déterminé, à la fois, par la largeur de ces cibles et par la distance qui les séparent. Ainsi quand la taille de la cible augmente, nous pouvons produire un mouvement plus rapide sans risquer de manquer

la cible. Au contraire, quand c'est la largeur entre les deux cibles qui augmente, nous aurons besoin de plus de temps pour effectuer le mouvement sans produire d'erreur. Cette loi exprime un compromis entre la vitesse et la précision du mouvement requis, une idée déjà émise par Woodworth (1899). Elle a pour équation :

$$TM = a + b \times ID$$

où TM représente le temps de mouvement, ID est l'indice de difficulté de la tâche motrice, alors que a et b sont des constantes empiriques dépendantes de la situation expérimentale. Cette équation décrit une relation linéaire entre le temps de mouvement (TM) et l'indice de difficulté de la tâche (ID). Comme le présente l'équation suivante, ce paramètre (ID) est dépendant de l'amplitude du mouvement à effectuer (D) et de la taille des cibles à atteindre (L) :

$$ID = \log_2(2D/L)$$

Cette loi est, sans aucun doute, l'une des plus robustes et des plus étudiées du comportement moteur puisqu'elle se vérifie pour différents types de mouvements (discrets ou continus) et quelque soit l'effecteur (bras, main, jambe). De plus, elle semble également régir la simulation mentale d'action. Decety et Jeannerod ont par exemple été les premiers à démontrer que la simulation mentale d'un mouvement respecte ce compromis entre la vitesse et la précision du mouvement imaginé (Decety & Jeannerod, 1995). En outre, cette loi affecte également la perception que l'on a d'un mouvement comme l'ont démontré Grosjean et al. (Grosjean, Shiffrar, & Knoblich, 2007) en utilisant le principe du mouvement apparent. Ils ont présenté alternativement à des participants des images statiques d'individu en train de réaliser une tâche de pointage simple (Figure 8 : tâche similaire à celle réalisée par Fitts). Ces observateurs devaient juger si le mouvement perçu pouvait être réalisé sans produire d'erreurs. Les expérimentateurs ont manipulé à la fois l'indice de difficulté de la tâche et l'intervalle de temps pendant lequel chaque image était présentée. Cette procédure a été utilisée dans le but de manipuler la vitesse de mouvement perçu. Le temps de mouvement perçu pour chaque indice de difficulté a été défini comme correspondant à la vitesse pour laquelle l'observateur donnait une proportion équivalente de mouvement « possible » vs. « impossible ». Les résultats révèlent une relation parfaitement linéaire ($r^2=0.96$) entre l'index de difficulté de la tâche et le temps de mouvement perçu comme étant possible. La nature de cette relation (linéaire) indique que ce compromis entre la vitesse et la précision s'exprimant

sur le plan de la production et de la simulation mentale d'actions, gouverne également la perception d'actions.

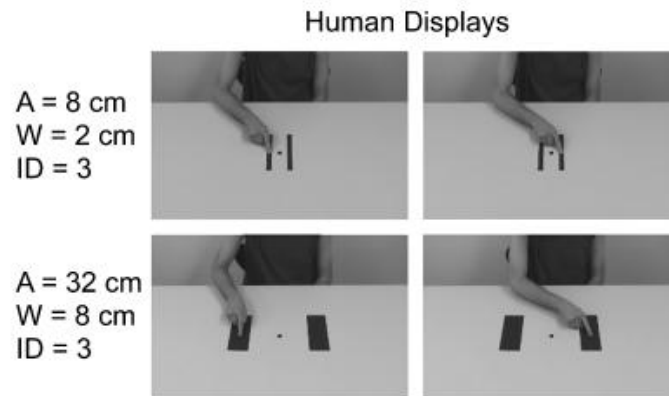


Figure 8: Exemple de stimuli présentés au cours de la tâche de Grosjean et al. (2007). Ces images statiques étaient présentées alternativement alors que les participants devaient juger de la faisabilité de la situation proposée. Sur chaque ligne sont représentées les différentes conditions où l'index de difficulté à été manipulé (ID) grâce à des valeurs d'amplitude de mouvement (A) et de la taille de cible à atteindre (W) différentes (tirée de Grosjean et al., 2007)

4.1.4. Statut particulier du mouvement biologique sur le plan perceptif

La sollicitation des représentations motrices qui régissent le comportement moteur lors de la perception visuelle d'un mouvement humain semble conférer à ce dernier un statut perceptif particulier. Ce statut a été mis en évidence par les expériences de Gunnar Johansson sur la perception du « mouvement biologique » (Johansson, 1973, 1975). Ce dernier qualifie de « biologique » l'ensemble des mouvements qui respecte les lois du mouvement humain. Afin de mettre en évidence le statut perceptif particulier de ce type de mouvement, il met en place une technique qu'il nomme le point-light display. Cette technique qui deviendra un classique de ce champ de recherche, consiste à résumer le corps humain par des pastilles phosphorescentes placées sur les principales articulations. Des films de participants en mouvement sont réalisés dans l'obscurité de manière à ce que seul le mouvement des pastilles apparaisse. Par la suite, ces vidéos seront présentées à d'autres participants afin que ces derniers identifient le stimulus. Les résultats révèlent que la présentation d'une image statique tirée des vidéos ne permet pas au participant de reconnaître ce qui lui est présenté. Par contre, dès la mise en mouvement des pastilles, les sujets peuvent reconnaître avec certitude qu'il s'agit bien d'un corps humain en mouvement et ce malgré le peu d'information contenue dans les images. Ce genre de stimulus a été utilisé à de nombreuses reprises afin de préciser les caractéristiques de la perception de ce type de mouvement. Ainsi, il a été montré que les observateurs sont capables de percevoir bien d'autres choses à partir de si peu d'information : Ils peuvent par exemple distinguer le sexe de l'acteur (Kozlowski & Cutting, 1977; Troje,

Sadr, Geyer, & Nakayama, 2006), son identité (Beardsworth & Buckner, 1981; Cutting & Kozlowski, 1977; Loula, Prasad, Harber, & Shiffrar, 2005) ou encore ses intentions motrices (Iacoboni et al., 2005).

Ce statut particulier du mouvement biologique sur le plan perceptif pourrait s'expliquer par un « matching » entre les règles du mouvement utilisées dans l'action observée et celles que nous possédons en mémoire. En d'autres termes, ce serait parce que nous possédons ces « connaissances » sur la manière et les règles de production d'une action que nous sommes capables de reconnaître ce type de mouvement.

4.1.4.1. Les interactions sont plus fortes pour les mouvements que l'on sait bien faire

Il semble naturel que l'on perçoive bien ce que l'on sait bien faire, comme l'illustre particulièrement bien l'exemple simple de la perception de notre propre démarche (Beardsworth & Buckner, 1981 ; Cutting & Kozlowski, 1977 ; Loula et al. 2005). Si l'on demande à un participant d'identifier l'auteur d'une démarche présentée sous la forme de point-light display (choix forcé entre lui-même, un ami et un étranger), il répond avec une plus grande précision lorsqu'il observe ses propres mouvements (environ 70% de bonnes réponses ; Loula et al., 2005). Or, la particularité de notre propre démarche est que nous avons rarement l'occasion de nous observer en train de bouger dans notre ensemble. Ce ne serait donc pas une familiarité visuelle qui nous permettrait de mieux identifier l'auteur du mouvement mais vraisemblablement nos propres représentations motrices. Cette hypothèse a été confirmée par une étude élégante utilisant un protocole d'apprentissage (Casile & Giese, 2006) au cours duquel les participants devaient apprendre de nouveaux mouvements de danse en ayant les yeux bandés. Le but de cet apprentissage était de modifier les représentations motrices des participants sans réaliser l'apprentissage visuel associé. Les résultats révèlent que les performances lors d'un test de discrimination visuelle progressent pour les mouvements appris, suggérant ainsi que le développement des représentations motrices est bien à la base d'une meilleure perception visuelle des mouvements humains.

Ces résultats sont corroborés par les travaux portant sur l'évaluation des qualités perceptives des sportifs en fonction de leur niveau de pratique. Il a été observé, que les experts dans une habileté sportive développaient outre la capacité à produire des actions complexes avec une grande finesse, de meilleures capacités perceptives (Abernethy, 1990; Starkes, 1987; Williams & Davids, 1998). Ils sont notamment capables de mieux prédire et anticiper les comportements des autres joueurs. Ainsi, à partir de la simple observation de la cinématique

du lancer du ballon, les basketteurs sont capables d'identifier si le ballon va atteindre le panier (Aglioti, Cesari, Romani, & Urgesi, 2008) ou si le porteur de balle réalise une feinte (Sebanz & Shiffrar, 2007). Cette capacité à mieux percevoir ce que nous sommes capables de bien produire a été attribuée à l'activation des représentations motrices lors de l'observation visuelle.

4.1.4.2. Effet d' « Authorship »

Selon cette logique, plus l'action observée est proche de notre répertoire moteur et plus nos représentations motrices se mettront à résonner. Dans ce contexte, comme nous l'avons déjà mentionné, il existe une catégorie d'action qui possède un statut particulier, nos propres actions (Knoblich & Flach, 2003). En effet, percevoir les actions qui appartiennent à notre propre répertoire moteur doit effectivement se traduire par une activation maximale de nos représentations motrices, étant donné le haut degré de similarité existant entre l'action observée (en l'occurrence, la nôtre) et l'action que nous savons produire. Cette similarité a des conséquences sur le plan de la perception. C'est ce que Knoblich nomme l'effet d' « authorship », c'est à dire la capacité à mieux percevoir ou reconnaître les mouvements dont nous sommes l'auteur. Cet effet a été repéré dans l'observation de point en mouvement décrivant une démarche (Beardsworth et Buckner, 1981 ; Cutting et Kozlowski, 1977 ; Loula et al. 2005), lors de l'écoute d'une simple mélodie chez des musiciens (Repp, 1987) ou lors de la présentation cinématique de traçage d'une forme manuscrite (Knoblich & Prinz, 2001). Mais même si nous sommes capables de reconnaître que nous sommes l'auteur de l'action observée, pouvons-nous la percevoir de manière plus précise? C'est ce qui a été testé par Knoblich et al. (Knoblich, Seigerschmidt, Flach, & Prinz, 2002) sur la perception de mouvement graphique. Au cours de ce protocole, les participants ont été soumis à deux sessions expérimentales séparées d'une semaine d'intervalle. Lors de la première session, les participants devaient produire des symboles (par exemple le chiffre 2) ou des parties de ces symboles. Ces stimuli ont servi de base à la tâche de discrimination réalisée lors de la deuxième session expérimentale. Au cours de cette tâche, les participants devaient identifier si un segment de symbole présenté visuellement avait été produit lors de la réalisation du symbole complet ou au contraire de manière isolée. Deux cinématiques de traçage de ces stimuli ont été présentées: soit la cinématique propre du participant soit la cinématique d'un autre participant. Comme le révèlent les résultats reportés dans la Figure 9, les performances perceptives sont meilleures lorsque les participants observent des stimuli dont ils sont l'auteur. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle plus la forme observée se

rapproche de ce que nous sommes capables de produire, meilleure est notre capacité à les percevoir.

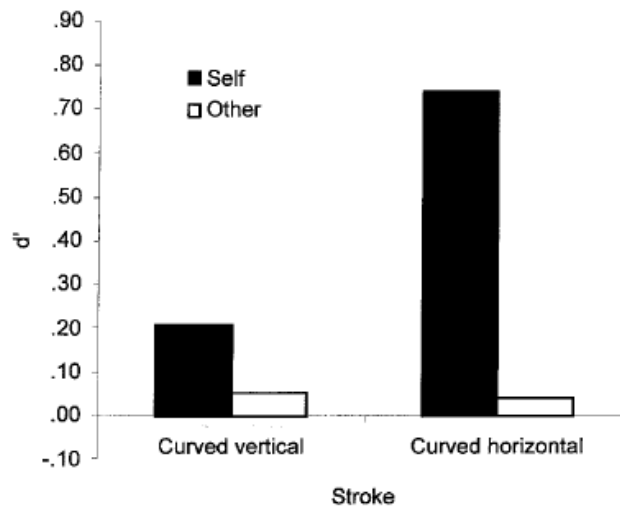


Figure 9: Résultats expérimentaux de Knoblich et al. (2002). Les participants devaient juger si le trait vertical du symbole 2 était produit isolément où au cours de l'écriture de ce symbole. Les stimuli présentés correspondaient pour moitié à la propre production des participants lors d'une session de recueil d'écriture indépendante. L'autre moitié correspondait à la production d'un sujet apparié. Chaque présentation décrivait en condition dynamique la trace produite par le participant lorsque le symbole devait être réalisé horizontalement et verticalement. Le graphique ci-dessus présente la sensibilité de discrimination des participants en fonction de l'auteur de la trace et de l'orientation dans laquelle cette dernière devait être produite. (tirée de Knoblich et al., 2002)

Cette sollicitation de nos représentations motrices lors de l'observation de mouvement biologique a des effets variés. Dans certains cas, elles semblent permettre une meilleure identification visuelle du mouvement mais également des personnes engagées dans ce mouvement (Beardsworth & Buckner, 1981; Cutting & Kozlowski, 1977). Dans d'autres cas, particulièrement lorsque la situation observée ne respecte pas les lois du mouvement, cette sollicitation de nos représentations motrices viendrait contraindre notre perception visuelle allant jusqu'à créer des illusions perceptives. Dans ce contexte, nous pouvons nous questionner sur les conditions nécessaires à la mise en œuvre des interactions entre motricité et perception visuelle. Cette influence des représentations motrices sur la perception du mouvement biologique est-elle circonscrite aux scènes présentant le corps en mouvement ou peut-on envisager des résultats comparables avec des images présentant seulement le résultat de l'action comme semble le révéler la dernière expérience ?

5. Du mouvement biologique dans les images statiques?

Dans l'ensemble des expériences que l'on vient de décrire, le mouvement du stimulus tient une part importante dans l'implication des représentations motrices dans la perception

visuelle. En effet, qu'il soit réel ou bien simplifié (point-light display), voire apparent (Shiffrar & Freyd, 1990, 1993), le mouvement des stimuli visuels observés semble être indispensable à la mise en jeu d'interaction entre motricité et perception. C'est notamment le cas pour la reconnaissance de l'ensemble des stimuli « à la Johansson ». Les images du corps symbolisé par des point-light displays ne sont effectivement reconnues que lorsqu'elles laissent apparaître le mouvement de ce dernier (Johansson, 1973, 1975). Cependant, il reste que certains stimuli même statiques peuvent fortement suggérer un mouvement. Par exemple, la simple observation de la Figure 10, nous renseigne sur l'action photographiée. De plus, il est clair que nous aurions tendance à l'imiter et ce de manière totalement inconsciente.



Figure 10: Homme photographié en train de bailler.

Ce phénomène que l'on attribue à l'activation du système miroir témoigne du fait qu'un mouvement simplement suggéré peut être suffisant pour mettre en jeu des interactions perceptivo-motrices (Schurmann et al., 2005). C'est cette idée qui sera développée tout au long de cette partie, à travers des travaux portant sur la perception visuelle d'images statiques de faces, d'objets ou encore de lettres.

5.1. Images statiques induisant un mouvement: « implied motion »

Comme le souligne la partie précédente, la perception du mouvement est une habileté cruciale pour que nous puissions interagir avec le monde qui nous entoure. Cette habileté semble si importante que les aires cérébrales lui sont dévolues : l'aire temporale médiane (MT) et l'aire temporale médiane supérieure (MST). Cette spécificité de ce réseau cérébral a été repérée dans un premier temps chez le singe (Britten, Newsome, Shadlen, Celebrini, & Movshon, 1996; Dubner & Zeki, 1971; Maunsell & Vanessen, 1983; Vanessen, Maunsell, & Bixby, 1981) puis chez l'humain (Dupont, Orban, Debruyn, Verbruggen, & Mortelmans, 1994;

Tootell et al., 1995; Watson et al., 1993; Zeki et al., 1991). Des activations dans ces régions ont été observées lorsqu'un mouvement est présent dans la scène visuelle, qu'il soit réel, apparent (Goebel, Khorram-Sefat, Muckli, Hacker, & Singer, 1998; Kaneoke, Bundou, Koyama, Suzuki, & Kakigi, 1997) ou imaginé (Goebel et al., 1998; O'Craven, 1997).

Dès lors, comme dans l'exemple cité plus haut, la présentation d'une image statique induisant un mouvement peut-elle être suffisante pour provoquer une activation de ces aires cérébrales ? C'est la question qui a été traitée par Kourtzi et Kanwisher (Kourtzi & Kanwisher, 2000) dans un protocole en neuroimagerie. Ils ont quantifié le niveau d'activité dans MT/MST lors de la présentation d'images statiques suggérant un mouvement ou non. Les résultats révèlent que le niveau d'activité MT/MST est supérieur lors de l'observation passive de stimuli induisant un mouvement, comme l'image d'un athlète en train de lancer un disque, en comparaison d'une image n'induisant pas de mouvement, comme l'image d'une maison. Ces résultats sont approfondis par une étude en EEG (Proverbio, Riva, & Zani, 2009) s'intéressant à la séquence des activations cérébrales lors de l'observation d'images statiques induisant un mouvement. Les auteurs ont utilisé une méthode de solution inverse (nommée LORETA) pour reconstruire les sources des signaux à partir de l'activité électrique enregistrée sur le scalp. Ils montrent qu'outre des activations repérées dans les aires visuelles (possiblement MT/MST), des sources sont également présentes dans des régions prémotrices (BA6) et motrices (BA4). Ces régions semblent s'activer plus fortement lorsque les actions impliquent une forte dynamique (athlètes en mouvement) par rapport à des actions moins dynamiques (Figure 11). Ces données indiquent que la simple présentation d'une image suggérant un mouvement peut être à la base d'une activation des réseaux traditionnellement impliqués dans la planification et l'exécution du mouvement observé.



Figure 11: Exemple de stimuli statiques utilisés par Proverbio et al (2009). Ces photographies d'actions humaines sont classées en fonction du croisement de deux variables : le sexe de l'agent (en ligne ; homme ou femme) et le type d'action présentée (en colonne) : dynamique (où tout le corps est en action) ou statique (où seule une partie du corps est en action). (tirée de Proverbio et al. 2009)

Elles viennent ainsi confirmer celles issues des travaux de Nishitani et al. (Nishitani & Hari, 2002). Ces derniers révèlent que la simple observation d'images de visages se traduit par une augmentation de l'activité magnétique (MEG) enregistrée dans les régions motrices. Au cours de cette expérience, les participants devaient simplement observer ou reproduire l'expression faciale présentée sous la forme d'une image statique (Figure 12). Pendant que leur activité cérébrale était enregistrée par MEG, différents types d'expressions ont été présentées aux participants : expression neutre, expression liée à un contenu verbal, ou expression non verbale. Le décours temporel de l'activation des différentes régions cérébrales a été localisé, de même que l'activité des muscles faciaux. Les résultats révèlent que dans les deux conditions (imitation et observation), le décours temporel des activations est comparable, progressant séquentiellement du cortex occipital, vers les régions temporales supérieures, puis vers le lobe pariétal inférieur, le lobe frontal inférieur et enfin vers le cortex moteur primaire (environ 300-350 ms après la présentation de l'image : Figure 12). Il est important de noter qu'aucune activité EMG n'a été constatée dans la condition observation.

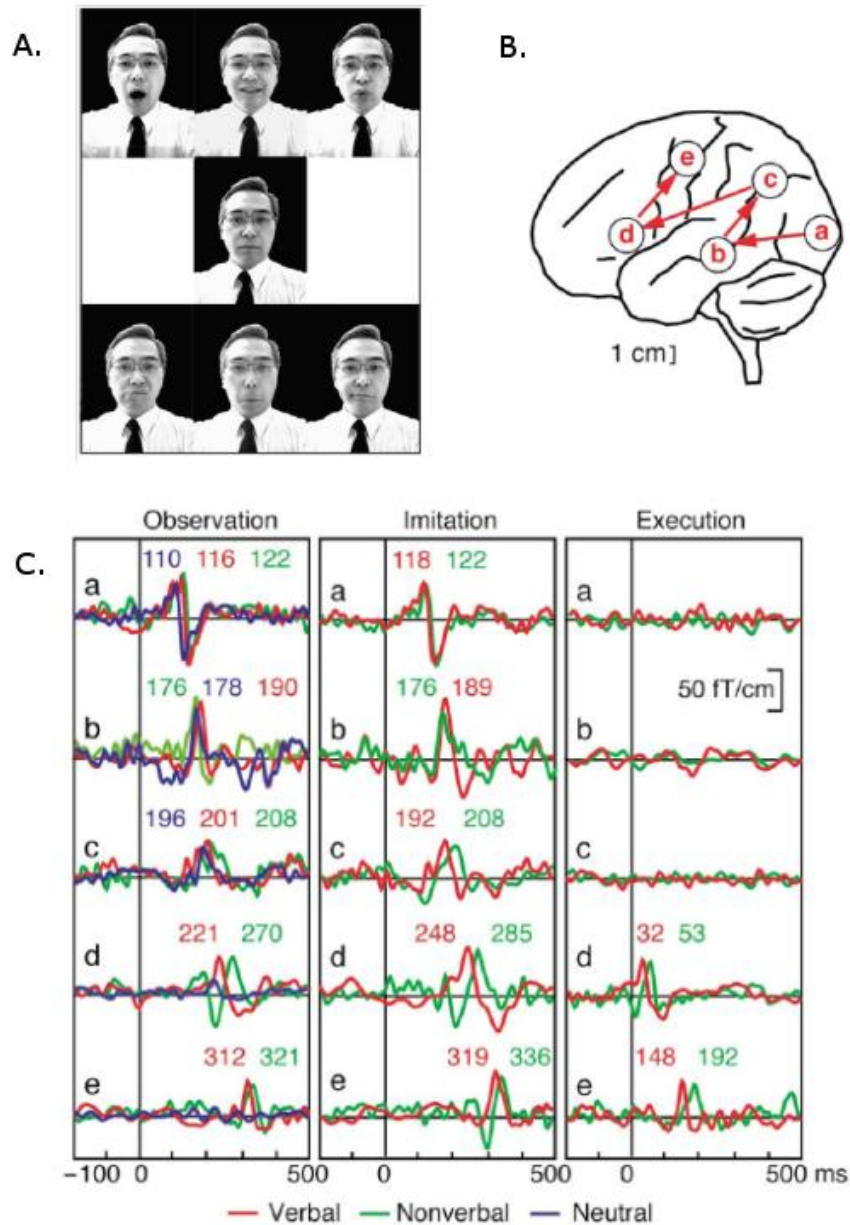


Figure 12: Illustration du protocole expérimental de Nishitani et al. (2002). (A) Exemple de stimuli présentés au cours des tâches d'observation, d'imitation ou d'exécution d'expression faciale. 3 types d'expressions faciales ont été présentées aux participants : verbale (en haut : voyelle japonais /a/, /i/ et /u/), neutre (centre) et non verbale (en bas). (B) Localisation des électrodes MEG à la surface du scalp (a, b, c, d, et e, respectivement au dessus du cortex occipital, STS, IPL, IFL et M1). (C) Signal MEG enregistré chez un sujet en dessous des 5 électrodes d'intérêts (a-e) en fonction des différentes expressions présentées pour les 3 types de tâches (Observation, Imitation et Execution). (adaptée de Nishitani et al., 2002)

Le phénomène de résonance motrice ne serait donc pas uniquement guidé par la présence physique d'un mouvement dans le stimulus observé. La simple suggestion d'un mouvement par une image statique apparaît comme étant une condition suffisante à l'apparition d'activation motrice lors d'une simple observation visuelle.

5.2. L'écriture : un parfait outil pour mettre en évidence les interactions perceptivo-motrices dans le cas de signaux statiques

Les traces graphiques sont sans aucun doute les stimuli qui sont le plus souvent observés en condition statique. Elles représentent de fait une catégorie de stimuli particulièrement pertinente pour l'étude des interactions perceptivo-motrices et sont, à plusieurs titres, beaucoup plus écologiques que des photos induisant un mouvement. Dans ce contexte, ces traces, qu'elles soient des lettres ou des formes plus abstraites, sont considérées comme résultant d'un mouvement spécifique nécessaire à les former. D'ailleurs, la relation qu'entretiennent les lettres avec le mouvement nécessaire à les former est à bien des égards beaucoup plus spécifique que celle qui peut exister entre les objets et leur mouvement de manipulation. Les idéogrammes chinois en sont une belle illustration puisqu'ils présentent la particularité d'être produit avec un « ductus » extrêmement précis et codifié. Or, cette séquence de mouvements nécessaires à la production de l'idéogramme semble influencer notre manière de le percevoir. Li & Ling-Yeh (Yeh & Li, 2003) montrent que lorsqu'on présente successivement la séquence de traits d'un idéogramme chinois à deux populations qui ne possèdent pas la même expérience motrice avec ces symboles (les populations américaine et chinoise), leur direction perçue de traçage du dernier trait est opposée. Ce phénomène a été attribué à l'utilisation des connaissances motrices dans la perception visuelle, puisque la direction de traçage perçue par les deux populations correspond à la direction avec laquelle chaque population produit le trait. Dans une même logique, en utilisant les propriétés de ces idéogrammes chinois, et notamment l'invariance dans l'ordre des mouvements nécessaires à les former, Flores d'Arcais (1994) révèle que cet ordre d'écriture affecte la reconnaissance de ces caractères. En distinguant des traits « précoces » et des traits « tardifs » au sein de mêmes idéogrammes, il fait l'hypothèse que leur brève présentation en amont de la présentation de l'idéogramme ne devrait pas avoir le même impact. En effet, si les représentations motrices sont automatiquement activées dans des traitements visuels des idéogrammes, alors les traits précoces seront activés plus rapidement que les traits tardifs et initieront plus facilement le rappel du caractère en mémoire. Les résultats obtenus confirment ces hypothèses montrant ainsi que la présentation brève de traits précoces avant le caractère entier constitue des amorces plus efficaces que les traits tardifs. Les auteurs révèlent également que les caractères qui partagent des traits précoces sont plus fréquemment confondus par les lecteurs de chinois que par des personnes n'ayant jamais appris cette langue, confirmant ainsi l'implication des représentations motrices dans la perception visuelle

de caractère. Des résultats comparables ont été obtenus avec des exemplaires issus des langues latines (Parkinson, Dyson, & Khurana, 2010; Parkinson & Khurana, 2007), ce qui laisse à penser que la sollicitation des représentations du mouvement nécessaire à produire le caractère n'est pas spécifique à ces formes un peu particulières que sont les idéogrammes chinois.

L'ensemble de ces travaux corroborent des données de Babcock et Freyd (Babcock & Freyd, 1988; Freyd, 1983b) suggérant que l'observateur est capable d'extraire des informations sur la dynamique nécessaire à la production de la forme perçue à partir d'une image statique de cette forme. Cette hypothèse résulte d'observations issues de deux études. Dans la première étude (Freyd, 1983), les sujets apprenaient les caractères en les voyant tracés (sans toutefois les tracer eux-mêmes) sur un écran avec l'une ou l'autre méthode. Les deux séquences d'écriture conduisaient à de légères distorsions de la forme des stimuli produits. Ces distorsions étaient spécifiques à la séquence de traçage des caractères. Après l'apprentissage, les sujets reconnaissaient plus facilement les caractères dont les distorsions étaient compatibles avec la méthode de traçage qu'ils avaient apprise. Dans la seconde étude, les participants devaient apprendre de nouveaux caractères manuscrits, présentés visuellement sous forme statique, en les associant à des chiffres (Figure 13). Lors d'un test de reconnaissance, les participants devaient produire le caractère associé au chiffre demandé. Il s'est avéré que leur manière d'écrire le caractère était conforme à la manière avec laquelle les caractères appris avaient effectivement été produits. Tout se passe comme si en voyant simplement les caractères au cours de l'apprentissage, les participants avaient implicitement intégré la manière avec laquelle ils ont été tracés.

| | | Instructions | | | Handwritten Samples |
|----------------|------|--------------|--|--|---------------------|
| Drawing Method | Up | | | | |
| | Down | | | | |

Figure 13: Exemple de cartes proposées aux participants durant la tâche d'apprentissage de nouveaux caractères. (tirée de Babcock et Freyd, 1988)

5.3. Activation des régions motrices durant la perception visuelle des traces manuscrites

Si les représentations motrices du mouvement nécessaire à produire une forme sont effectivement sollicitées lors de leur simple observation visuelle, alors les techniques récentes d'imagerie cérébrale devraient nous renseigner sur une éventuelle activation des régions sensorimotrices de notre cerveau. Cette hypothèse a été testée par différentes équipes sur la perception de symbole japonais (Kato et al., 1999; Matsuo et al., 2003) et de lettres latines (James & Gauthier, 2006; Longcamp, Anton, Roth, & Velay, 2003). Dans une étude menée en IRMf, Longcamp et al. (2003) montrent que lorsqu'un participant observe des lettres sans produire le moindre mouvement, une activation de la zone pré-motrice de l'hémisphère gauche du participant (hémisphère controlatéral à sa main dominante) est repérée. Cette activation, observée dans le cortex pré-moteur lors de la lecture de la lettre, est comparable à celle qui a lieu lorsque le participant écrit cette lettre. Ces données apportent la preuve neurophysiologique de la mobilisation des informations motrices relatives au tracé d'une forme à partir de sa simple observation en condition statique. Elles sont corroborées par d'autres travaux réalisés en neuro-imagerie (Longcamp, Hlushchuk, & Hari, 2011) et en magnétoencéphalographie (Longcamp, Tanskanen, & Hari, 2006). Au cours de ces protocoles, les auteurs ont utilisé deux types de lettres pour identifier si cette activation des régions sensorimotrices était liée à la sollicitation des représentations motrices du mouvement nécessaire à produire la lettre: des lettres d'imprimerie et d'autres manuscrites. Le raisonnement était le suivant : puisque, par définition, nous possédons des représentations motrices beaucoup plus précises des lettres manuscrites que de leurs homologues d'imprimerie, ces deux types de lettres devraient donc solliciter les régions sensorimotrices de manière différente. De fait, si l'on compare l'observation passive de lettres manuscrites à des lettres d'imprimerie, on constate une activation plus importante du cortex moteur primaire (Figure 14 ; Longcamp et al., 2011) et une plus grande modulation du rythme β (Longcamp et al., 2006), connu comme étant le rythme caractéristique du cortex moteur primaire.

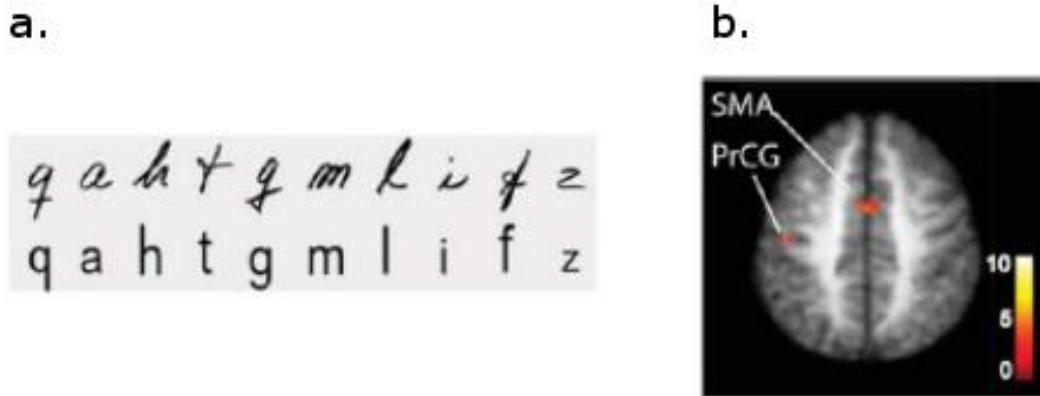


Figure 14: (a) Exemple des deux types de stimuli utilisés par Longcamp et al. (2011) : lettres manuscrites et lettres d'imprimerie. (b) Carte statistique révélant les régions motrices (gyrus pré-central = M1 et la SMA) plus activées durant l'observation visuelle de lettres manuscrites versus imprimées. (adaptée de Longcamp et al., 2011)

Ces résultats montrent que le recrutement du cortex moteur primaire par le système perceptif lors de l'observation passive de lettre, est dépendant des informations motrices contenues dans la lettre. Par conséquent, plus la forme de la lettre observée ressemble à ce que le sujet préfère faire dans ses caractéristiques géométriques, plus le cortex moteur primaire se met à résonner. Ainsi, parmi l'ensemble des régions cérébrales motrices, seul le niveau d'activité de M1 apparaît comme étant différent durant la perception visuelle de lettres pour lesquelles nos représentations motrices sont importantes (lettres manuscrites) ou faibles (lettres d'imprimerie). Dès lors, nous pouvons légitimement penser que les représentations motrices du mouvement nécessaire à produire la lettre observée sont étroitement liées à cette activité de M1. Il conviendra donc de s'interroger sur le possible rôle de cette activation dans la perception visuelle de lettre.

Nous avons pu voir que de nombreuses études évoquent l'existence d'interactions entre nos représentations motrices et notre perception visuelle dès lors que l'image présentée fait référence à un mouvement, que ce soit de manière explicite ou non. Dans ce contexte, les stimuli graphiques (lettres et formes en tout genre) sont particulièrement pertinents puisqu'ils présentent le double avantage d'être associés à un mouvement qui leur est hautement spécifique et de refléter des niveaux de préférences motrices distincts (je détaillerai cet aspect dans le chapitre 2 partie 2.1). D'autre part, l'ensemble des études citées ci-dessus utilisant une variété de techniques (IRMf, MEG, TMS) confirment que l'activation du cortex moteur primaire suite à la présentation visuelle de lettres est une donnée robuste. Reste à comprendre si cette activation « sert à quelque chose ». Bien que la relation entre ces deux types de littérature soit relativement évidente, très peu d'études se sont attachées à étudier de manière

directe le rôle fonctionnel des activations motrices dans la perception visuelle. La seule solution pour mettre en évidence ce rôle fonctionnel est de manipuler directement le niveau d'activation de ces régions motrices, afin d'en observer les conséquences sur la perception visuelle. Le chapitre suivant nous permettra de présenter de manière non exhaustive des paradigmes permettant cette manipulation avant de justifier nos propres choix méthodologiques.

6. Synthèse intermédiaire et questionnement

Comme nous l'avons vu dans la partie 4.1 du présent chapitre, depuis la fin des années 80, un grand nombre d'études comportementales, issues du domaine de la psychologie expérimentale, ont démontré que nos représentations motrices influent sur la perception d'un stimulus visuel impliquant le corps humain. Il a été montré que cette influence permet en général une meilleure reconnaissance du stimulus visuel (Beardsworth & Buckner, 1981; Cutting & Kozlowski, 1977; Johansson, 1973, 1975; Knoblich et al., 2002), mais aussi parfois qu'elle « biaise » le système perceptif, comme dans le cas de la loi de puissance 2/3 (Viviani & Stucchi, 1989, 1992). Globalement, on peut dire que la participation des représentations motrices à la perception du mouvement biologique est un fait bien établi qui s'applique également à des signaux visuels statiques, pour peu que ceux-ci contiennent des informations dynamiques, comme c'est le cas dans les traces graphiques (Babcock & Freyd, 1988; Freyd, 1983b, 1987).

En parallèle, suite à la découverte des neurones miroir, un autre champ de recherche gigantesque s'est développé dans le domaine de la neurophysiologie et de l'imagerie cérébrale, s'attachant à démontrer que la perception des stimuli impliquant un mouvement active des régions corticales connues pour être principalement dévolues au contrôle du mouvement (cf. Partie 5.1 de ce chapitre; James & Gauthier, 2006; Kato et al., 1999; Longcamp et al., 2003; Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006; Matsuo et al., 2003; Nishitani & Hari, 2002; Proverbio et al., 2009). Parmi ces régions cérébrales, nous avons remarqué que le cortex moteur primaire est fréquemment retrouvé (James & Gauthier, 2006; Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006; Nishitani & Hari, 2002; Proverbio et al., 2009).

Nous avons donc d'un côté des études qui montrent que nos représentations motrices, et principalement les lois qui régissent nos mouvements (avec tout ce que cela a d'abstrait) affectent notre comportement en réponse à la présentation visuelle de mouvements, et de l'autre des études qui montrent que les régions cérébrales qui contrôlent nos gestes sont fortement actives lorsque nous observons des mouvements. Le rapprochement entre ces deux types de littérature est facile et permet de spéculer sur un rôle direct de ces régions cérébrales dans la perception visuelle de stimuli impliquant le mouvement. Mais encore faut-il que l'hypothèse d'une relation causale entre activation du système moteur cortical et comportement perceptif (par exemple de formes graphiques) soit directement testée, ce qui est encore très peu fait actuellement. En effet, il se pourrait que les activations cérébrales

observées soient simplement un épiphénomène : la mise en jeu simultanée de la motricité et de la perception au cours du développement et des apprentissages, pourrait tout à fait résulter de la mise en place de réseaux formés d'assemblées de neurones localisés à la fois dans le système visuel et le système moteur, selon des règles d'apprentissage hebbien (Keysers & Perrett, 2004; Pulvermüller, 1999), sans que cette association ait un quelconque poids fonctionnel dans les mécanismes de reconnaissance visuelle. En fait, certains chercheurs se sont déjà posés cette question, et nous allons maintenant aborder leurs travaux, avant de présenter nos propres choix méthodologiques.

Chapitre 2

Comment évaluer le rôle fonctionnel des activations cérébrales motrices dans la perception visuelle de mouvement humain ?

1. Paradigmes existants s'intéressant au rôle fonctionnel des activations motrices durant la perception visuelle

1.1. Etudes en priming

La première technique que nous évoquerons est le paradigme du « priming » ou de l'amorçage. Elle consiste, comme son nom l'indique, à amorcer le traitement d'un événement cible par la présentation préalable d'un stimulus amorce. On considère qu'il y a un effet d'amorçage lorsque le temps nécessaire au traitement d'un stimulus cible est réduit par la présentation préalable de l'amorce. En général, cet effet est observé lorsque l'amorce et le stimulus cible possèdent des caractéristiques communes. Ce paradigme a été utilisé dans différentes modalités sensorielles (Kinoshita & Lupker, 2003) et apparaît comme étant pertinent pour tester si les représentations motrices participent à la perception visuelle d'action comme l'a réalisée une étude menée par Bidet-Ildei et collègues (Bidet-Ildei, Chauvin, & Coello, 2010). En utilisant différentes conditions de priming liées ou non à l'action observée, les auteurs ont manipulé la sollicitation des représentations motrices afin d'observer d'éventuelles conséquences sur la perception visuelle. Les participants ont été soumis à une tâche de jugement perceptif au cours de laquelle ils devaient identifier la direction de course d'un joggeur représenté sous forme de point-light display. Afin de rendre cette direction juste perceptible, un masque de points décrivant des mouvements aléatoires ont été ajoutés à chaque stimulus (méthode déjà utilisée par Cutting, Moore, & Morrison, 1988; Pavlova & Sokolov, 2000). Les performances perceptives des participants ont été calculées

selon différentes conditions d'amorçage : amorçage neutre (présentation d'une vidéo de course de voiture), amorçage visuel (présentation d'une vidéo de course à pied) et amorçage moteur (course à pied). Les résultats révèlent que les performances dans la tâche de jugement perceptif sont meilleures dans les conditions de priming visuel et moteur par rapport à la condition neutre. Tout se passe comme si l'activation des représentations motrices de l'action (ici, la course à pied) induite par la production ou l'observation d'une scène de course facilitait la perception de la direction de course. A noter qu'un effet spécifique au genre apparaît dans les résultats de cette expérience. Cela semble confirmer l'hypothèse selon laquelle plus l'action observée se rapproche de nos propres représentations motrices et plus ces dernières participent à la perception visuelle d'action. Les résultats obtenus par Guldenpenning et son équipe (Guldenpenning, Koester, Kunde, Weigelt, & Schack, 2011) corroborent cette hypothèse dans un paradigme comparable appliqué au saut en hauteur. Un effet d'amorçage n'est repéré que chez les experts en saut en hauteur lors de l'observation d'images statiques de cette action. Cet effet se manifeste seulement lorsque l'amorce, en l'occurrence une image de saut, présentée de manière subliminale, est compatible sur le plan temporel avec l'action décrite par stimulus cible.

Outre les habiletés sportives, ce paradigme expérimental a également été utilisé pour tester le rôle des représentations motrices dans la perception de traces graphiques (Parkinson et al., 2010; Parkinson & Khurana, 2007). Ces stimuli et plus particulièrement les lettres sont tout à fait pertinents car, comme nous l'avons mentionné précédemment, ils sont associés à des mouvements graphiques extrêmement précis et codifiés. Dans ce contexte, il a été montré que des lettres (ou des idéogrammes) sont identifiés plus rapidement lorsque l'amorce présente au préalable les traits qui sont traditionnellement formés en premier lors de la production de ces lettres (Flores d'Arcais, 1994; Parkinson & Khurana, 2007).

1.2. Etudes en neuropsychologie

Outre ce paradigme de priming, d'autres méthodes ont permis de tester le rôle des représentations motrices dans la perception visuelle d'action. C'est le cas notamment des études en neuropsychologie qui permettent d'établir un lien direct entre une région cérébrale lésée et un comportement (Rorden & Karnath, 2004). Ces études, contrairement aux expériences menées en neuroimagerie qui sont trop rarement couplées à des protocoles comportementaux, permettent d'observer le rôle fonctionnel de régions cérébrales impliquées dans une tâche particulière. Dans notre contexte de recherche, les patients présentant des

lésions du cortex moteur ou prémoteur constituent une population particulièrement adéquate pour étudier le rôle des représentations motrices dans l'observation d'action. De plus, ces protocoles nous permettent de raisonner non plus par rapport aux représentations motrices de l'action durant l'observation visuelle mais plutôt par rapport au rôle de certaines régions cérébrales. Notamment, ils nous renseignent sur le rôle fonctionnel des régions motrices dans la perception visuelle d'un mouvement humain.

Les tâches de reconnaissance du mouvement biologique sous la forme de point light displays ont été utilisées dans ce contexte. Il a été démontré que certaines pathologies telles que l'autisme (Blake, Turner, Smoski, Pozdol, & Stone, 2003), la schizophrénie (Kim, Doop, Blake, & Park, 2005) ou encore des lésions cérébrales (Lange et al., 2009) peuvent conduire à des troubles dans la reconnaissance de ce type de stimuli. Ces dernières années, plusieurs études se sont attachées à montrer la correspondance existant entre des lésions motrices ou pré-motrices et les capacités des patients à percevoir une action ou un mouvement biologique (Eskenazi, Grosjean, Humphreys, & Knoblich, 2009; Pazzaglia, Smania, Corato, & Aglioti, 2008; Saygin, 2007; Saygin, Wilson, Hagler, Bates, & Sereno, 2004; Serino et al., 2010). Il a par exemple été démontré que des lésions des aires pré-motrices et temporales supérieures seraient à la base de déficits observés dans la perception du mouvement biologique (Saygin, 2007; Saygin et al., 2004). De la même manière, il a été observé que des patients présentant des lésions du cortex frontal inférieur gauche (région impliquée dans la planification et l'exécution de l'action) présentent outre des troubles moteurs, des déficits dans la reconnaissance d'action ayant un sens (Pazzaglia et al., 2008). L'étude de ces patients apraxiques a permis de repérer que les lésions se localisant dans le cortex frontal inférieur gauche seraient spécifiquement associées avec des déficits dans la reconnaissance de gestes. Toutes ces études suggèrent que lorsque le système moteur ou prémoteur du patient est lésé, c'est l'ensemble de ses capacités dans la perception du mouvement biologique qui sont altérées.

Cependant d'autres données décrivent la relation entre les lésions du système moteur et les déficits observés dans la perception visuelle d'action comme étant beaucoup plus spécifique. Serino et collaborateur (2010) ont étudié les capacités perceptives de patients hémiplésiques. Ce type de patient présente des lésions dans le cortex moteur qui affecte spécifiquement le bras contralatéral. La tâche perceptive qui leur a été proposée est une tâche de reconnaissance visuelle d'action manuelle schématisée en point-light display. Outre le fait que la performance des patients est inférieure à celle de participants sains, les auteurs constatent que la

performance des patients varie en fonction du membre observé. Ils constatent que la reconnaissance d'action est meilleure lorsque les hémiplegiques observent une action réalisée par leur bras non affecté comparé à celle mobilisant leur bras lésé. Ces données suggèrent que des lésions localisées dans le cortex moteur de patient conduisent non seulement à des déficits du comportement moteur mais qu'elles s'accompagnent également de déficit quant à la perception de ces mouvements. Cette correspondance entre lésions motrices et déficit perceptif a été très peu étudiée dans le cas de la perception de traces graphiques. Seules quelques observations font état de certains patients présentant des lésions conduisant à des cas d'agraphie apraxique sous une forme « pure » (Anderson, Damasio, & Damasio, 1990) et présentant également une alexie, c'est-à-dire un trouble de la discrimination et de la reconnaissance de caractères (pour revue, Longcamp, Lagarrigue, & Velay, 2010).

Une des principales limites à ces études en neuropsychologie réside dans la difficulté à systématiser les résultats observés chez un patient à l'ensemble d'une population. Ceci pour deux raisons: La première réside dans le fait que le cerveau est un organe « plastique » qui s'adapte sans arrêt aux stimulations extérieures. Ainsi, même si une lésion affecte une région responsable d'un traitement particulier, il n'est pas rare que le lieu où se déroule ce traitement soit déplacé. La seconde raison réside dans le fait qu'il est difficile de trouver des populations de patients présentant des lésions et des troubles similaires.

1.3. Etudes en TMS

Les protocoles en rTMS représentent un bon complément aux études neuropsychologiques. En effet, ils permettent de tester et de généraliser le rôle fonctionnel des régions motrices dans la perception visuelle d'action chez des populations saines. Cette technique consiste en l'application d'une stimulation magnétique transcranienne répétée au dessus d'une région cérébrale particulière, dans le but de la rendre momentanément indisponible. L'application de ces stimulations magnétiques induit au niveau cérébral une succession de phases de dépolarisation/hyperpolarisation des neurones de la région concernée. La répétition de ces phases entraîne une baisse durable de l'excitabilité de ces neurones. Cet effet qui s'estompe après quelques minutes passées sans stimulation s'explique par une baisse de l'efficacité des connexions synaptiques. Au cours des protocoles utilisant cette technique, la performance des participants dans des tâches spécifiques est comparée entre une condition contrôle (sans stimulation) et une condition où la stimulation magnétique empêche la réalisation de traitement par la région concernée. Dans le contexte de recherche des interactions perceptivo-

motrices, ces stimulations ont été appliquées à différentes aires composant le système moteur cortical dans le but de tester leur rôle dans la perception visuelle d'action. Grâce à cette technique, l'équipe d'Urgesi a mis en évidence le rôle fonctionnel du vPMc (cortex pré-moteur ventral) dans la discrimination visuelle d'action manuelle ou impliquant le corps (Candidi, Urgesi, Ionta, & Aglioti, 2008; Urgesi, Calvo-Merino, Haggard, & Aglioti, 2007). L'implication d'autres régions telles que l'IFG ou le dPMc dans la perception visuelle d'action a également été mise en évidence par des protocoles similaires (respectivement Pobric & Hamilton, 2006; Stadler et al., 2012).

1.4. Etudes en tâche duelle

Le paradigme de la tâche duelle a également été utilisé pour tester le rôle fonctionnel des régions motrices dans la perception visuelle. Ce paradigme consiste, un peu à la manière de la stimulation magnétique, à rendre le cortex moteur indisponible, mais cette fois par l'introduction d'une tâche motrice durant la perception visuelle, afin d'observer les conséquences sur la perception visuelle. Il a essentiellement été utilisé pour observer les effets comportementaux de l'implication de ce système sur la perception visuelle d'action.

1.4.1. Tâche de suppression articulatoire

L'une des premières expériences marquantes utilisant le paradigme de la tâche duelle est celle menée par Baddeley (1974). Les participants devaient mémoriser une liste d'items tout en réalisant simultanément une tâche interférente. Il a mis en évidence que les performances en rétention de la liste d'items sont significativement réduites lorsque la tâche interférente mobilise le système verbal. En effet, la simple répétition de « blabla » par le participant pendant la présentation d'une liste d'item ne lui permet pas de les mémoriser de manière optimale. C'est ce qu'il nomme l'effet de suppression articulatoire. Cet effet est attribué au fait que les deux tâches (perceptive et interférente) utilisent le système verbal. Bien qu'ici mené sur une tâche de mémorisation afin de définir les caractéristiques de la mémoire de travail, ce paradigme expérimental apparaît comme particulièrement pertinent pour tester l'effet du cortex moteur primaire dans la perception.

C'est ce qui a été entrepris par l'équipe de Marc Sato dans le cadre de la perception de la parole (Sato et al., 2011). Ils ont testé le rôle du cortex moteur primaire relié à l'appareil orolabial (langue, lèvres) dans la perception de la parole. Au moyen d'une tâche motrice réalisée de manière répétée en amont de la tâche perceptive, ils ont augmenté, de manière temporaire,

le niveau d'excitabilité des motoneurones spécifiquement associés au mouvement des lèvres et de la langue (Boudreau et al., 2007). Les participants ont par la suite été soumis à une tâche de discrimination de syllabe ambiguë (ta//pa). Les résultats révèlent que les réponses des participants sont biaisées par le type de tâche motrice réalisée au préalable. En l'occurrence, si ils ont effectué au préalable une tâche motrice impliquant spécifiquement un mouvement des lèvres, ils auront une propension à répondre la syllabe qui sollicite le plus cet effecteur, à savoir le « pa ». Au contraire, si l'entraînement préalable sollicitait spécifiquement la langue un biais de réponse vers le « ta » a été observé.

1.4.2. *Tâche motrice concurrente*

Des travaux comparables ont été mis en oeuvre pour étudier les interactions entre les systèmes moteur et perceptif lors de la perception visuelle du mouvement humain. Il a été montré que l'ajout de contraintes, telle que du poids conduisant à une modification d'état du cortex moteur primaire, a des conséquences sur le jugement perceptif (Hamilton et al., 2004; Proffitt et al., 2003; Wexler, Panerai, Lamouret, & Droulez, 2001). De la même manière, il a été constaté que la réalisation d'un mouvement compatible avec la situation perceptive proposée augmente les performances des participants dans une tâche de discrimination visuelle (Kinsbourne & Hicks, 1978; McFarland & Ashton, 1978b, 1978c; Miall et al., 2006; Zwickel, Grosjean, & Prinz, 2010). Tout porte donc à croire que l'activation du cortex moteur primaire lors de la réalisation d'une tâche motrice a des conséquences sur les performances des participants dans une tâche visuelle. Ces conséquences peuvent être de deux natures selon le degré de compatibilité qu'il existe entre le mouvement réalisé et la tâche perceptive (Christensen, Ilg, & Giese, 2011; James & Gauthier, 2009; Schutz-Bosbach & Prinz, 2007). Par exemple, un effet facilitateur est observé lorsqu'il existe un haut degré de compatibilité spatio-temporelle entre le mouvement réalisé et celui observé. A l'inverse, lorsque la compatibilité spatio-temporelle est moindre, on observe un effet inhibiteur ou d'interférence (Christensen et al., 2011; Schutz-Bosbach & Prinz, 2007) se traduisant par une dégradation des performances perceptives. L'objectif de notre travail sera d'appliquer ce type de paradigme (tâche duelle) à la perception visuelle de traces graphiques dans le but d'observer d'éventuels effets de facilitation ou d'interférence, témoignant ainsi d'un rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de trace graphique.

2. Comment envisageons-nous de tester le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques statiques?

Comme en témoignent les travaux évoqués dans la partie précédente, le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle d'action semble être une problématique particulièrement actuelle. Nous avons fait le choix de l'étudier à l'aide du matériel expérimental particulier que sont les traces graphiques. Ces traces, qu'elles représentent des lettres ou des formes plus abstraites, sont considérées comme une catégorie de stimuli pertinente pour l'étude des interactions perceptivo-motrices en raison de l'étroite relation qu'elles entretiennent avec le mouvement nécessaire à les former. En effet, leur simple observation renseigne l'observateur sur le mouvement spécifique qui a été utilisé pour les produire.

Dans ce cadre, nous avons mené une série d'études visant à établir les corrélats comportementaux et cérébraux des interactions perceptivo-motrices dans la perception visuelle de formes graphiques. Plus particulièrement, nous avons testé le rôle fonctionnel de M1 non pas dans l'observation d'action, mais dans l'observation du résultat de cette dernière. L'objectif était de comprendre si cette activation de M1 repérée lors de la perception de stimuli graphiques présentés en condition statique (Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006) pouvaient être à la base du statut perceptif particulier accordé aux formes que l'on préfère produire sur le plan moteur. Dans ce chapitre, nous présenterons les choix méthodologiques qui ont été effectués afin d'atteindre cet objectif.

2.1. Les traces graphiques : des niveaux de préférences motrices distincts

Durant nos expérimentations, nous utiliserons deux types de formes graphiques : soit des formes graphiques sans signification (ellipses, cercles, trait), soit des lettres. Bien que ces formes soit relativement distinctes, elles nous permettront de manipuler les préférences motrices des participants afin d'en observer les conséquences sur leur traitement visuel.

2.1.1. Les Ellipses

Outre le fait qu'elles aient déjà été utilisées dans des paradigmes mettant en évidence les interactions perceptivo motrices (Viviani & Stucchi, 1989, 1992), l'utilisation d'ellipses dans une partie de notre étude, a été guidée par le fait qu'elles présentent l'avantage de ne pas être toutes produites avec la même facilité par notre système moteur. Ces formes, qui sont le résultat d'une habileté motrice apprise par tous (l'écriture), semblent présenter des niveaux de préférences motrices bien distincts en fonction de leur excentricité. Essayez de dessiner une ellipse sur une feuille de papier. Vous verrez que vous n'allez pas produire n'importe quelle

excentricité. Recommencez l'expérience sur une autre feuille: vous constaterez que la deuxième ellipse produite ressemblera étrangement à la première: Ces préférences motrices dans la production d'une trace graphique ont été étudiées chez une grande variété de populations allant des enfants de 2 ans (Lurçat, 1974) aux primates (Polyakov, Drori, Ben-Shaul, Abeles, & Flash, 2009; Polyakov, Stark, Drori, Abeles, & Flash, 2009; Reina & Schwartz, 2003; Schwartz, Moran, & Reina, 2004) en passant par l'adulte sain (Sosnik, Hauptmann, Karni, & Flash, 2004; Sosnik, Shemesh, & Abeles, 2007). La mise en relation de ces différentes études révèle que des formes elliptiques semblent être les premières à apparaître dans notre comportement graphique, et constituent ce que l'on peut nommer des « primitives » du mouvement graphique (comparable à un « alphabet » du geste). Or, il semble que, parmi l'ensemble des formes elliptiques (allant du trait au cercle en passant par des excentricités intermédiaires), toutes ne possèdent pas la même valeur pour notre système moteur. En ce sens, les données tirées des expériences de Lurçat (1974) sont très révélatrices : les traits et les ellipses d'excentricité intermédiaire sont les premières à faire leur apparition sur les dessins des jeunes enfants apprenant à écrire ou dessiner, confirmant ainsi que certaines formes sont plus ancrées dans notre système moteur. Ces différences dans la production de formes se retrouvent également chez l'adulte, qui pourtant a appris à produire des ellipses de différentes excentricités. Ainsi plusieurs études montrent que la production de certaines excentricités, similaires aux « formes primitives » observées chez les enfants sont plus résistantes à l'ajout de contraintes telles que la vitesse (Buchanan, Kelso, & Fuchs, 1996; Dounskaia, Van Gemmert, & Stelmach, 2000; Sallagoity, Athènes, Zanone, & Albaret, 2004) ou à des accidents vasculaires-cérébraux (Dipietro, Krebs, Fasoli, Volpe, & Hogan, 2009; Dipietro et al., 2007). Ces observations ont été interprétées comme reflétant une plus grande stabilité de certains patrons de coordination de notre système moteur. Cette étude des patrons de coordination dans la production de formes graphiques a été systématisée dans une étude d'Athènes et al. (Athènes, Sallagoity, Zanone, & Albaret, 2004) afin d'identifier les préférences motrices existantes dans la production de formes graphiques simples. Ce travail développé selon l'approche dynamique du comportement moteur (Kelso, 1981, 1984, 1995) tente de modéliser le mouvement grapho-moteur suivant deux oscillateurs théoriques non linéaires (Athènes et al., 2004). Cette modélisation du mouvement d'écriture permet une simplification du comportement puisqu'il peut être décrit au moyen d'un seul paramètre : la phase relative (PR). Elle correspond au décalage temporel existant entre les deux oscillateurs

au cours d'un cycle oscillatoire. En manipulant ce seul paramètre, nous pouvons décrire un éventail de formes elliptiques d'excentricité différente allant du trait au cercle (Figure 15).

| | | | | | | | |
|---------------------|------|------|------|------|------|------|---|
| Orientation à 1h30 | | | | | | | |
| PR requise | 0° | 15° | 30° | 45° | 60° | 75° | |
| Orientation à 10h30 | | | | | | | |
| PR requise | 180° | 165° | 150° | 135° | 120° | 105° | |
| Excentricité | 1 | 0.99 | 0.96 | 0.91 | 0.81 | 0.64 | 0 |

Figure 15: Exemple de formes obtenues grâce à la manipulation de la PR (entre 0 et 180°) ainsi que leur valeur d'excentricité correspondante.

L'étude menée par Athènes et collaborateurs s'est attachée à vérifier si l'ensemble de ces formes sont produites avec la même stabilité par le système moteur. Les auteurs ont donc demandé à chaque participant de reproduire les différentes formes présentées (Traits, Ellipses et Cercle) sur une tablette graphique. La phase relative produite a été calculée et comparée à la phase relative requise dans le but d'obtenir des informations sur la précision et la stabilité du mouvement produit. Les résultats révèlent que toutes les formes ne sont pas produites avec la même précision et la même stabilité. En effet, les auteurs repèrent ce qu'ils nomment des patrons de coordinations préférentiels, c'est-à-dire des formes qui sont produites avec une précision et une stabilité importante (faible variabilité). Ainsi, il semble que les formes décrites par des phases relatives de 0°, 45°, 120-135° et 180° sont mieux reproduites que l'ensemble des autres formes.

2.1.2. Les Lettres

L'utilisation de lettres dans l'autre partie de ce travail a, quant à elle, été guidée par le fait que les différentes étapes de traitement visuel de formes telles que des ellipses n'est pour le moment pas encore bien documenté, alors que ces processus ont été beaucoup plus étudiés dans le cas des lettres (Grainger & Holcomb, 2009; Grainger, Rey, & Dufau, 2008; Holcomb & Grainger, 2006; Madec, Rey, Dufau, Klein, & Grainger, 2012; Massol, Grainger, Dufau, & Holcomb, 2010; Petit, Midgley, Holcomb, & Grainger, 2006; Rey, Dufau, Massol, & Grainger, 2009). L'idée principale de ces études est que le traitement visuel des lettres repose sur une activation séquentielle de représentations de taille et de complexité croissantes. Une des études qui a mis en évidence cette hiérarchisation utilisait à la fois des lettres et des

pseudo-lettres partageant les mêmes caractéristiques physiques (Rey et al., 2009). Alors que les participants devaient observer visuellement les lettres qui leur étaient présentées, les auteurs mesuraient grâce à l'EEG, les variations de potentiels électriques qu'elles évoquaient sur le scalp de l'observateur. Ils constatent qu'aucune différence n'apparaît avant un délai de 130 ms après la présentation de la lettre. Cette absence de différence est interprétée comme reflétant les processus d'analyse des traits constitutifs des caractères. Ces derniers ne diffèrent pas puisque les lettres et les pseudo-lettres étant composées des mêmes caractéristiques physiques. Après 130 ms, l'apparition de différences dans la réponse évoquée par les lettres et les pseudo-lettres a été interprétée comme reflétant les processus d'identification abstraite de l'identité de la lettre (autour de 170 ms). De plus, grâce à la quantité de polices et de styles existants, les lettres nous permettent, au même titre que les ellipses, de manipuler les préférences motrices des participants. Ces préférences sont directement corrélées avec les indices qu'elles portent en elles, sur le mouvement nécessaire à les produire. Dans ce cadre, deux types de lettres ont particulièrement été comparées : les lettres manuscrites et les lettres d'imprimerie. Cependant, une critique importante que nous pouvons faire aux études visant à comparer le traitement visuel de lettres manuscrites à celui de leurs homologues d'imprimerie est la suivante : en plus des informations motrices contenues dans la lettre, les lettres manuscrites sont visuellement beaucoup moins familières que leurs homologues d'imprimerie.

L'ajout d'une autre catégorie de lettres nous permettrait de manipuler plus sûrement et de manière indépendante la familiarité visuelle des lettres et ce que nous appellerons la familiarité motrice. Aux deux types de lettres traditionnellement utilisées, nous ajouterons donc une catégorie : les lettres manuscrites par soi. Ces lettres présentent la particularité d'être visuellement plus familières que les lettres écrites par un autre scripteur et sans doute tout aussi familières que les lettres d'imprimerie. Il a également été démontré (Knoblich & Prinz, 2001; Knoblich et al., 2002) que lorsqu'un observateur voit son propre mouvement d'écriture par rapport à un mouvement réalisé par une tierce personne, il perçoit les informations motrices contenues dans le mouvement de manière beaucoup plus nette. Ainsi comme le montre le Tableau 1, grâce aux 3 types de lettres utilisées, ce que nous appelons la familiarité motrice diffère clairement de la familiarité visuelle. Elle est importante pour les propres lettres du participant, moyenne pour les lettres formées par un tiers, et faible (voir quasi-nulle) pour les lettres d'imprimerie.

Tableau 1 : Tableau récapitulatif présentant les niveaux de Familiarité Motrice et Visuelle estimés pour les 3 Types de lettres (manuscrite par soi, manuscrite par autrui et d'imprimerie).

| | Soi | Autrui | Imprimerie |
|----------------------|-------|---------|------------|
| Familiarité Visuelle | Forte | Faible | Forte |
| Familiarité Motrice | Forte | Moyenne | Faible |

2.2. Le Paradigme de la tâche duelle

Afin d'étudier la question du rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle de traces graphiques, nous avons longuement envisagé la possibilité d'utiliser la TMS. Cependant, cette dernière technique ne nous satisfaisait pas pleinement, notamment en raison du caractère artificiel de la manipulation du niveau d'activité du cortex moteur primaire par une stimulation extérieure. De plus, nous souhaitons placer le participant dans une tâche la plus écologique possible. Il est indéniable que nous sommes tous quotidiennement confrontés à des situations au cours desquelles nous devons réaliser simultanément des tâches perceptives et motrices plus ou moins reliées. Conduire une voiture en est un parfait exemple. Pour faire avancer le véhicule, nous devons sans cesse produire des tâches motrices, telles qu'accélérer, embrayer, changer de vitesse tout en restant attentif sur l'environnement qui nous entoure. Dans ce contexte, nous avons donc fait le choix d'utiliser un paradigme de tâche duelle au cours duquel le participant devait à la fois réaliser une tâche motrice simple, et observer des traces graphiques. Un peu à la manière de la stimulation magnétique, la tâche motrice a été introduite dans le but de manipuler le niveau d'activation du cortex moteur primaire et d'en observer les conséquences sur la perception visuelle. En comparaison de la TMS, la situation expérimentale proposée au participant est bien plus écologique.

Une étude récente (James & Gauthier, 2009) a commencé à aborder cette question en utilisant un paradigme comparable à celui que nous avons adopté dans notre travail. Les participants avaient pour objectif d'identifier des lettres ou des formes qui leur étaient présentées visuellement tout en réalisant simultanément une tâche motrice concurrente. Cette tâche motrice consistait à dessiner des lettres ou des formes simples. Les résultats ont permis de mettre en évidence que seule la perception visuelle de lettre est affectée par la production simultanée d'une tâche d'écriture, suggérant ainsi que le cortex moteur primaire est engagé seulement dans la perception visuelle de lettres. Au cours de nos travaux, nous tenterons d'approfondir ces observations en apportant à la fois des preuves comportementales et neurophysiologiques du rôle du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques. Nous étudierons particulièrement comment la production d'une tâche motrice non

spécifique à l'écriture, mais engageant le cortex moteur primaire du participant peut influencer la perception visuelle de formes graphiques simples. En effet, à notre avis, l'utilisation d'une tâche motrice aussi spécifique que celle utilisée par James et collaborateurs n'est pas utile. Au contraire, nous pensons qu'elle aurait tendance à « forcer » les interactions entre processus moteurs et perceptifs.

Outre le paradigme de la tâche duelle, nous utiliserons à la fois des méthodologies empruntées à la psychophysique, telle que la théorie de détection du signal, et d'autres empruntées aux neurosciences cognitives, telles que les analyses en potentiels évoqués du signal cérébral.

2.3. Les mesures utilisées

2.3.1. Corrélats comportementaux

L'un des objectifs de nos expérimentations est d'apporter des preuves comportementales du rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques. Pour ce faire, nous avons soumis nos participants à une tâche duelle au cours de laquelle ils devaient réaliser de manière simultanée une tâche de discrimination visuelle de formes graphiques et une tâche motrice simple. Comme mentionné précédemment, la tâche motrice a été introduite dans le but de manipuler le niveau d'activation du cortex moteur primaire. L'impact de cette manipulation sur les performances de discrimination visuelle a été mesuré à l'aide de méthodes psychophysiques. Ainsi, afin de mesurer la sensibilité des participants aux formes graphiques présentées de la tâche de discrimination visuelle, la méthode des constantes a été utilisée. Cette dernière consiste à présenter un stimulus étalon et un stimulus test tiré au hasard parmi une liste de stimuli variables (Bonnet, 1986). Après la présentation de ces deux stimuli, le participant indique s'il perçoit ou non une différence. Dans le but de rendre compte des performances perceptives des participants, nous avons fait le choix d'utiliser les méthodes proposées par la théorie de détection du signal (Green & Swets, 1966 in Abdi, 2007).

Ces méthodes permettent d'analyser les réponses provenant de tâches de catégorisation de stimuli ambigus. Plus particulièrement, elles permettent de distinguer et donc de prendre en compte les différents types d'erreur que le participant peut produire. Par exemple, les participants peuvent ne pas percevoir une différence entre les deux stimuli alors qu'elle est effectivement présente (Omission : OM), ou bien inversement percevoir une différence qui n'existe pas en réalité (Fausse alarme : FA). Ces différents types d'erreur sont pris en compte

par la théorie de détection du signal de la même manière que les deux types de bonnes réponses : lorsque le participant détecte une différence qui est effectivement présente (Acceptation correcte : AC) et au contraire lorsqu'il détecte qu'il n'y a pas de différence et qu'il a raison (Rejet Correct : RC). Cette théorie nous permettra d'évaluer la sensibilité de discrimination (d') des participants, c'est-à-dire l'écart existant entre ce que le participant perçoit comme étant identique versus ce qu'il perçoit comme étant différent. Cette variable est obtenue à partir d'une modélisation des réponses des participants en fonction de deux courbes : La première de ces courbes correspondant à ce qui était perçu comme identique pour les participants qu'il existe ou non une différence (probabilité de RC + FA), alors que la seconde courbe correspondant à ce qui était perçu comme différent (probabilité de AC + OM). La sensibilité de discrimination (d') est la distance entre les deux courbes de probabilité (Figure 16). Elle peut être obtenue à l'aide de l'équation suivante :

Avec μ_1 et μ_2 correspondant aux valeurs associées respectivement pour la probabilité d'acceptation correcte et de fausse alarme dans la table des z (loi normale centrée réduite).

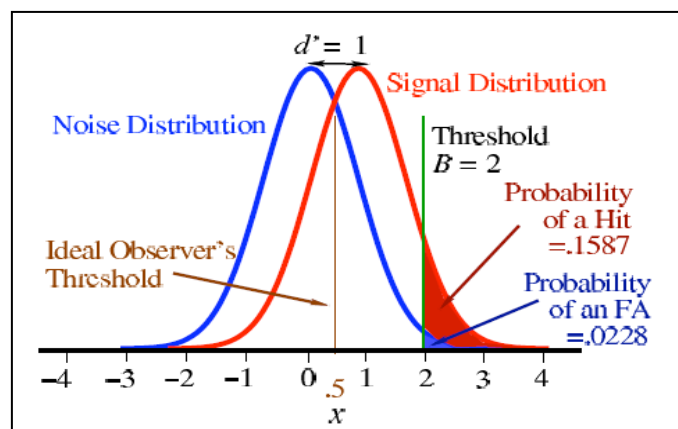


Figure 16: Modèle de la théorie de détection du signal. d' correspond à l'intervalle entre ce que le participant perçoit comme étant identique (en bleu) versus ce qu'il perçoit comme différent (en rouge) (tirée de Abdi et al., 2007)

Nous tenterons de repérer si cette sensibilité de discrimination est dépendante de la trace graphique observée mais également du niveau d'activation du cortex moteur primaire.

2.3.2. Corrélats cérébraux

Le second objectif de ce travail est de fournir des arguments neurophysiologiques du rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans l'observation visuelle de traces graphiques. Pour atteindre cet objectif, nous souhaitons mesurer l'activité cérébrale des participants. Ce type de mesures s'appuie classiquement sur trois techniques : l'électroencéphalographie (EEG), la

magnétoencéphalographie (MEG) et l'Imagerie à Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf). Les deux premières techniques sont dites directes puisqu'elles mesurent, à la surface du scalp, les micro-champs électriques ou magnétiques générés par la dépolarisation simultanée de larges populations de neurones. L'IRMf, quant à elle, est une mesure indirecte, puisque l'activité du cerveau est reconstruite à partir des variations de la réponse hémodynamique. Parmi ces techniques, nous avons fait le choix d'utiliser l'EEG car cette dernière possède au contraire de l'IRMf une forte résolution temporelle, de l'ordre de la milliseconde. Cette propriété de notre appareil de mesure est fondamentale pour atteindre notre objectif. En effet, pour tenter de comprendre le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques, nous souhaitons repérer à quelle étape il agit sur le traitement visuel du stimulus. Dans la suite de ce chapitre, nous développerons donc les techniques qui nous ont permises : 1) de quantifier le niveau d'activation du cortex moteur primaire et 2) d'identifier l'instant où cette activité du cortex moteur primaire impacte le traitement visuel de lettres.

2.3.2.1. Réponses oscillatoires induites

Le signal EEG contient des composantes oscillatoires très typiques, appelées rythmes (Herrmann, Grigutsch, & Busch, 2005; Niedermeyer & Lopes da Silva, 2005). Le premier à avoir été mis en évidence est le rythme alpha qui fut découvert par Berger (1930). Ce rythme, dont la fréquence caractéristique se situe entre 8 et 12 Hz, est modulé par une action simple telle qu'ouvrir les yeux. En effet, Berger constate que l'activité oscillatoire alpha diminue lorsque son patient passe d'un état de repos les yeux fermés vers un état d'attention plus important. Depuis cette découverte initiale, de nombreux autres rythmes cérébraux ont été définis et étudiés (delta: < 3 Hz, thêta: 3-7 Hz, beta : 12-28 Hz et gamma : >28 Hz). La particularité de ces réponses oscillatoires est qu'au contraire des potentiels évoqués, elles ne sont pas synchronisées, en phase avec le stimulus qui les déclenche : elles ne peuvent donc pas être mises en évidence par une simple technique de moyennage et on dit alors que les réponses sont induites (Figure 17).

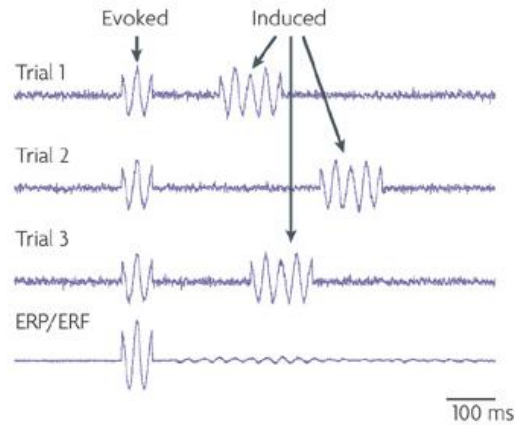


Figure 17: Différences entre la réponse évoquée et la réponse induite dans le signal EEG : L'activité évoquée apparaît toujours au même instant par rapport à une stimulation interne ou externe indépendamment des essais. La réponse induite ne possède pas cette propriété. Un moyennage (dernière ligne) de l'activité EEG n'aura donc pas les mêmes conséquences sur ces deux types d'activités. (tirée de Uhlhaas & Singer, 2010)

Dans ce cas, l'étude de la réactivité du signal EEG par rapport à un stimulus n'est possible qu'en réalisant une décomposition des fréquences contenues dans le signal. La puissance spectrale mesure l'amplitude du signal oscillatoire pour chacune des fréquences données. Parmi les premiers travaux s'intéressant de manière systématique à ces réponses induites, on trouve dans le domaine du contrôle moteur l'approche de Pfurtscheller et collaborateurs (Neuper & Pfurtscheller, 1996; Pfurtscheller & Aranibar, 1977; Pfurtscheller & da Silva, 1999; Pfurtscheller, Stancak, & Neuper, 1996). Cette approche a consisté à mesurer l'évolution temporelle de la puissance du signal EEG, grâce à des transformées de Fourier rapide (FFT : Fast-Fourier Transform) sur des fenêtres temporelles glissantes, dans une bande de fréquence donnée, avant, pendant, et après un événement, qui est la plupart du temps, un mouvement brusque d'un segment corporel. Dans la majorité des travaux plus récents, les auteurs utilisent des transformations par ondelettes du signal EEG qui consistent à comparer une ondelette à divers morceaux du signal EEG (Figure 18). Au contraire des transformations de Fourier en fenêtre glissante, ce type d'analyse tient compte des caractéristiques des différentes composantes fréquentielles en y adaptant la taille de l'ondelette (Bernard, 2006; Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1996). Ainsi comme le présente la Figure 18, la transformée en ondelette est caractérisée par une fenêtre dont la largeur diminue lorsque l'on se focalise sur les structures de petite échelle (haute fréquence) ou s'élargit lorsque l'on s'intéresse au comportement à grande échelle (basse fréquence). Cette procédure de multi-résolution apparaît être optimale pour visualiser les modulations de rythme contenus dans le signal EEG.

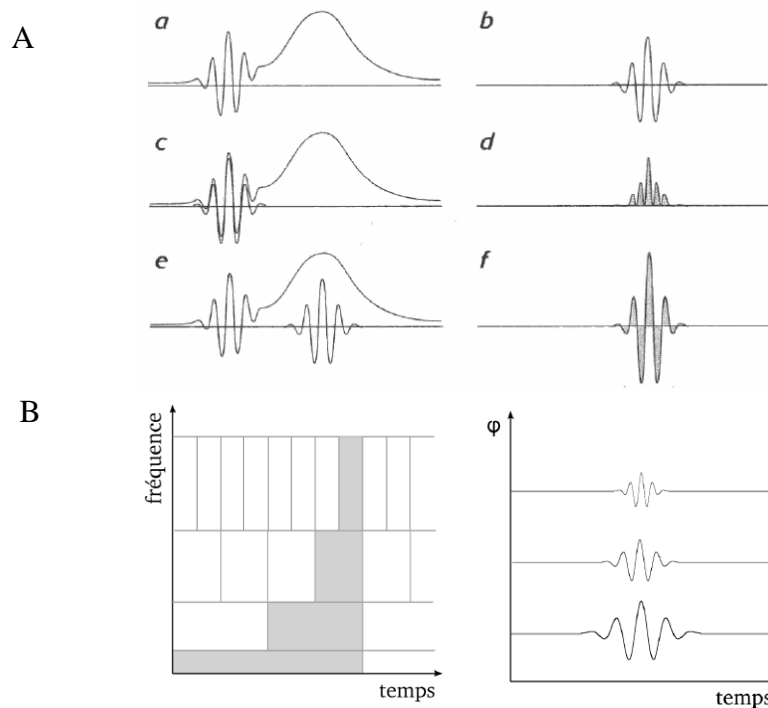


Figure 18: A. Principe de la transformée en ondelette. La transformation d'une ondelette du signal compare une ondelette (b) aux divers morceaux du signal (c et e). Le produit d'un morceau du signal et de l'ondelette donne une courbe (d et f); l'aire sous cette courbe est égale au coefficient d'ondelette. Un morceau de signal qui ressemble à l'ondelette (c) donne un coefficient important car le produit de l'ondelette et du signal est positif. Au contraire, un morceau qui n'y ressemble pas et change lentement (e) donne un faible coefficient car les valeurs négatives (f) compensent presque les valeurs positives. B. Illustration montrant que la taille de la fenêtre et de l'ondelette s'adapte à la fréquence considérée. (adaptée de Bernard, 2006)

Dans ce contexte, l'activité oscillatoire émanant de M1 est relativement bien connue. Elle peut être mesurée dans une bande de fréquence autour de 20 Hz (parfois appelée oscillations bêta) au dessus du cortex moteur primaire (Mima, Nagamine, Nakamura, & Shibasaki, 1998). Les travaux de Pfurtscheller et son équipe, et avant cela, ceux de neurologues comme Jasper (1949) ou Gastaut (1954), ont établi que lors de la production d'un mouvement volontaire, le signal EEG continu subit des variations visibles à l'œil nu, qui se caractérisent par une modulation de l'amplitude des oscillations autour de 20 Hz.

Deux états successifs ont ainsi été identifiés : Un état d'activation du cortex moteur, associé à une suppression des oscillations autour de 20 Hz, et un état de repos, associé à un rebond des oscillations autour de 20 Hz (Figure 18, pour plus de détails voir Pfurtscheller & da Silva, 1999; Pfurtscheller et al., 1996; Salmelin & Hari, 1994). Salmelin et Hari ont mesuré ces oscillations en MEG dans une tâche de flexion spontanée de l'index et ont localisé leurs sources en utilisant des dipôles de courant équivalents. La localisation était prédominante en avant du sillon central, dans une région correspondant tout à fait au cortex moteur primaire. Ces données ont ensuite été confirmées pour d'autres effecteurs (Salmelin, Hamalainen,

Kajola, & Hari, 1995) et avec d'autres méthodes de localisation (Taniguchi et al., 2000). Etant donné leur fréquence caractéristique, leurs fortes variations reliées à la tâche, et leur topographie, il est apparu assez rapidement que la mesure de la puissance de ces oscillations est l'outil idéal pour analyser l'état fonctionnel du cortex moteur primaire. En effet, on estime que la diminution de l'amplitude des oscillations constitue un signe fiable d'activation des populations de neurones.

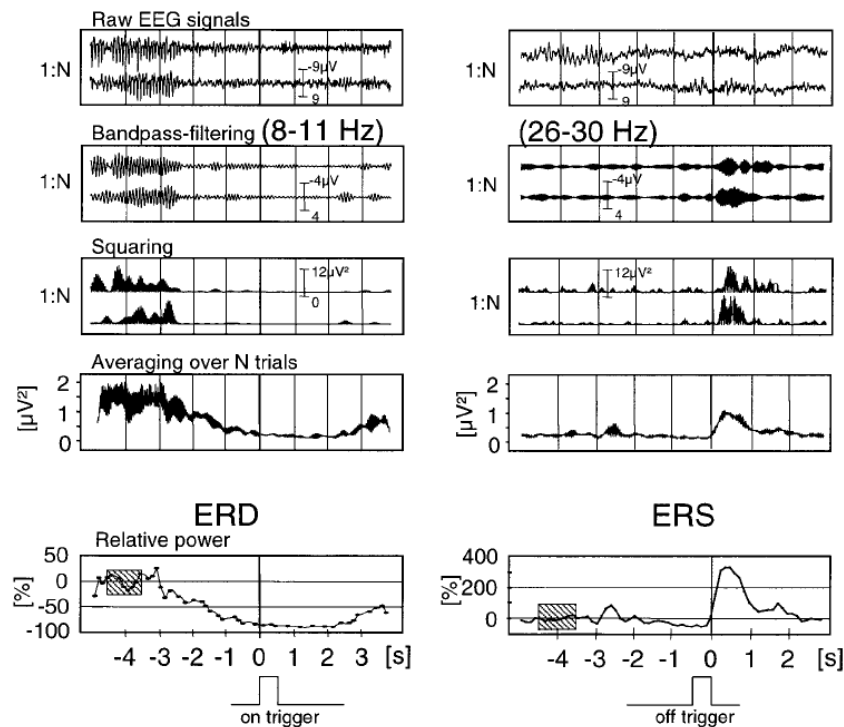


Figure 19: Les deux états successifs des oscillations autour de 20 Hz induit par l'exécution d'un mouvement : A gauche, la phase de désynchronisation (ERD : Event-Related Desynchronisation) caractéristique d'un état d'activité débutant avant le début du mouvement. A droite, la phase de resynchronisation (ERS : Event-Related Synchronisation) caractéristique d'un retour au repos débutant dès la fin du mouvement. Pour chacune de ces périodes sont présentées le signal EEG brut, puis filtrés, redressés et moyennés selon les différents essais. C'est seulement après ces étapes qu'est réalisée la transformée de Fourier rapide (FFT) sur les fenêtres coulissantes. L'ERD et l'ERS sont calculées par rapport à un niveau d'activation de base matérialisé par le rectangle hachuré. (tirée de Pfurtscheller et al., 1999)

Or, comme le mentionne pour la première fois Hari et collaborateurs (1998), cette diminution des oscillations autour de 20 Hz apparaît également durant l'observation visuelle d'un mouvement réalisé par autrui. Au cours de cette expérience, les participants devaient soit manipuler un petit objet, soit regarder autrui réaliser cette manipulation, soit ne rien faire du tout. Les participants devaient réaliser ces différentes conditions expérimentales après une stimulation de leur nerf médian droit et gauche. Cette manipulation provoque une augmentation de l'activité oscillatoire autour de 20 Hz (rebond) qui est classiquement

associée à une augmentation de l'inhibition dans le cortex moteur. Ces auteurs ont constaté que ce rebond était moins important durant la manipulation d'objet, que durant la phase où les participants ne devaient produire aucune tâche. De plus, ils repèrent également une diminution du rebond lorsque les participants observent l'action réalisée par autrui (Figure 20). Puisque l'activité oscillatoire autour de 20 Hz est connue pour provenir essentiellement du cortex moteur primaire, ces résultats sont les premiers à mettre en évidence une implication du cortex moteur primaire durant l'observation visuelle d'action.

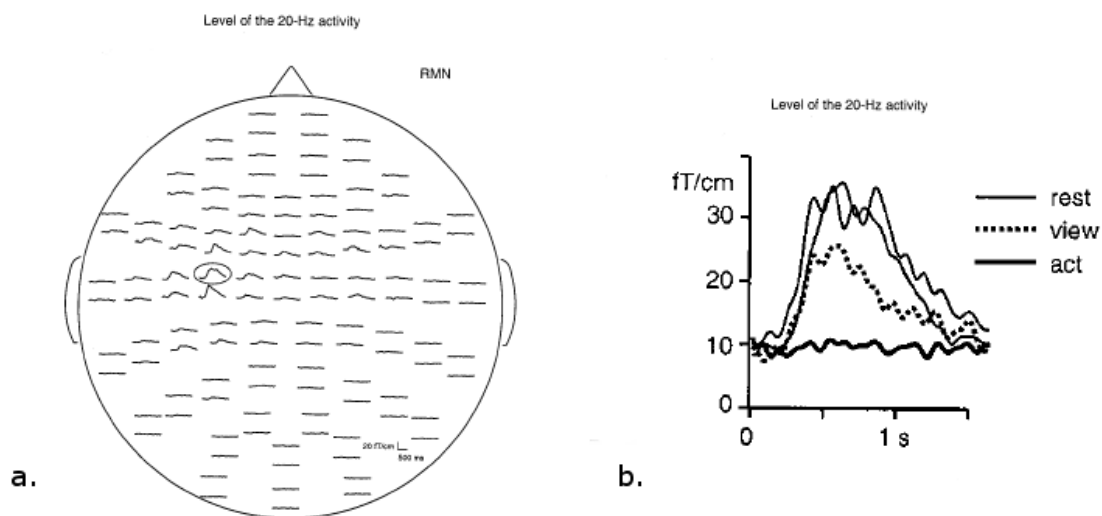


Figure 20: Résultats expérimentaux de Hari et al. (1998). a. Activité oscillatoire autour de 20 Hz enregistrée sous les 122 capteurs MEG disposés sur la tête d'un participant durant la condition de repos (vue de dessus). b. Activité dans la région rolandique (entourée dans a.) pour chacune des conditions expérimentales : repos (rest) ; observation (view) et action (act). L'activité oscillatoire est présentée entre 0 et 1450 ms après la stimulation du nerf médian. (tirée de Hari et al., 1998)

Depuis ce travail, les oscillations à ~20 Hz du cortex moteur sont utilisées de plus en plus fréquemment dans la littérature pour évaluer l'implication du système moteur dans des tâches non motrices, comme l'imagerie mentale ou la perception visuelle de mouvements (Babiloni et al., 2002; Caetano, Jousmaki, & Hari, 2007; Calmels et al., 2006; Cochin, Barthelemy, Roux, & Martineau, 1999; Kilner et al., 2009; Longcamp et al., 2006; Press, Cook, Blakemore, & Kilner, 2011).

2.3.2.2. Les Potentiels évoqués

Au contraire des réponses induites, les potentiels évoqués (PE) représentent une modification des potentiels électriques produit par notre cerveau en réponse à une stimulation interne (concentration) ou externe (présentation d'un stimulus). Ils s'apparentent en quelque sorte à une réponse électrique typique de chacune des aires cérébrales à l'apparition d'une

stimulation. Cette méthode apparaît comme étant la plus appropriée pour identifier l'instant où le cortex moteur primaire intervient dans le traitement visuel de traces graphiques. En effet, elle nous renseigne sur la séquence d'activation des différentes aires cérébrales en réponse à une tâche.

L'activité cérébrale consécutive à un stimulus est de faible amplitude (quelques microvolts, μV); elle est noyée dans le bruit de fond de l'activité cérébrale. Afin d'observer l'effet d'une stimulation au niveau de l'EEG, il faut donc que cette stimulation sensorielle soit répétée un grand nombre de fois (30 au minimum), puis moyennée. L'application des procédures de sommation et de moyennage mise au point par Dawson (1953) permet de réduire le bruit de fond (i.e., améliorer le rapport signal sur bruit) et de faire émerger les composantes des PEs. Ces procédures reposent sur deux présupposés : Le premier est que l'activité électrique cérébrale générée par les traitements perceptifs et cognitifs suscités par un stimulus particulier doit être similaire lors de chaque répétition d'un stimulus identique. Le signal devrait donc être stable dans le temps si l'enregistrement est synchronisé avec le début de la présentation du stimulus. Le second présupposé, est que le bruit est généré par des sources multiples et n'est pas synchronisé avec la présentation du stimulus. Il est donc considéré comme aléatoire. Après sommation et moyennage, les variations électriques stables liées à la présentation des stimuli émergent du bruit, alors que les variations électriques aléatoires s'annulent (Figure 21).

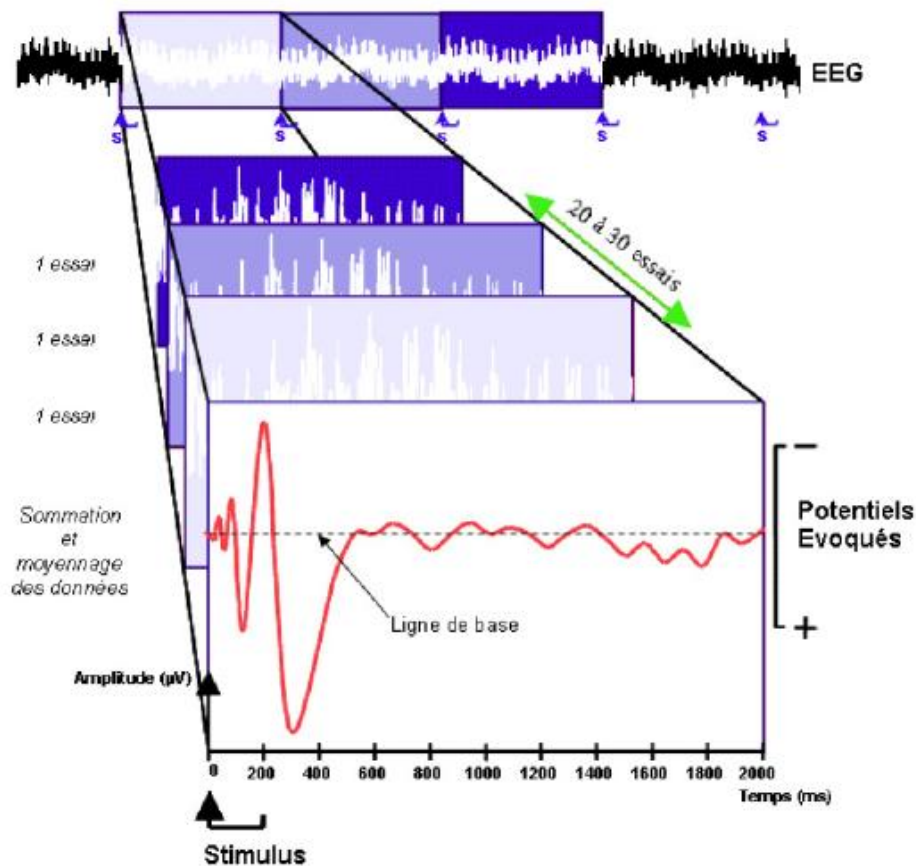


Figure 21: Potentiels Evoqués (PEs) par la présentation d'un stimulus (S). Les PEs (tracé rouge) sont d'une amplitude trop faible pour être visibles sur l'EEG (tracé du haut). Il faut donc moyenner plusieurs essais (20 à 30) afin d'obtenir un rapport signal sur bruit suffisant. (tirée de Chobert, 2011; figure initiale A. Benraiss)

Différentes composantes peuvent alors être repérées sur ces PEs et chacune d'elles reflète un processus différent. Ces composantes sont caractérisées par leur polarité, leur latence, leur amplitude et leur distribution sur le scalp. Leur dénomination correspond à l'addition de la lettre correspondant à la polarité (P pour positivité et N pour négativité) et de la valeur de la latence de leur maximum d'amplitude (e.g., la P100 est une composante positive dont le maximum d'amplitude apparaît à environ 100 ms).

Dans le domaine de la perception visuelle, on distingue généralement différents types de composantes en fonction du type de stimulus présenté. Dans ce travail, nous nous intéresserons spécifiquement aux composantes dites « tardives » apparaissant à partir de 100 ms après la présentation du stimulus. De nombreux travaux ont été menés pour identifier les processus impliqués dans la perception visuelle de lettres (Grainger & Holcomb, 2009; Holcomb & Grainger, 2006; Kiyonaga, Grainger, Midgley, & Holcomb, 2007; Madec et al., 2012; Petit et al., 2006; Rey et al., 2009; Wong, Gauthier, Woroch, DeBuse, & Curran, 2005). Il en résulte une bonne connaissance des composantes et des processus sous-jacents, dans le cas de la perception visuelle de lettres (Figure 22).

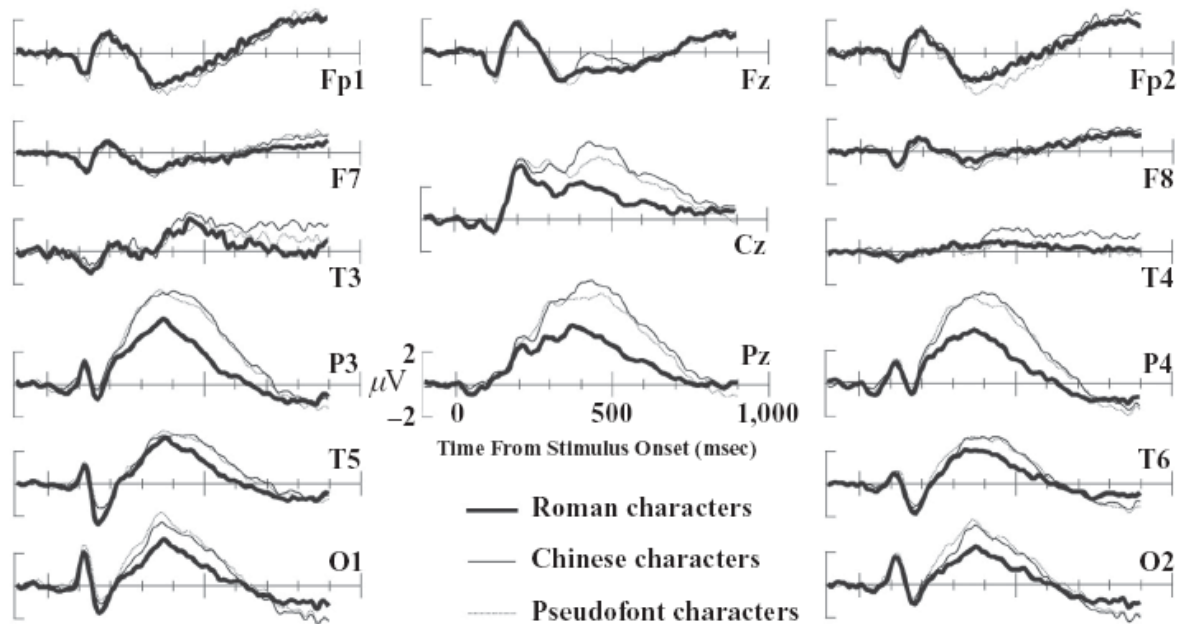


Figure 22: Exemple de potentiels évoqués par la présentation de différents types de caractères (Latin, chinois ou pseudolettres), chez des participants ne lisant pas le chinois, sous 15 électrodes localisées sur leur scalp (Fp1, Fz, Fp2, F7, F8, T3, Cz, T4, P3, Pz, P4, T6, T8, O1, O2). Les caractères étaient présentés à $t = 0$. Sous les électrodes les plus postérieures, il est facile d'identifier la P100, la N170 et la P300. (tirée de Wong et al., 2005)

Au sein des PEs évoqués par la présentation d'une lettre, nous pouvons repérer une première composante appelée P100 émanant du cortex occipital à une latence d'environ 100 ms après la présentation. Cette composante est connue pour refléter les traitements visuels de bas niveaux (Di Russo, Martinez, Sereno, Pitzalis, & Hillyard, 2002; Petit et al., 2006; Rey et al., 2009; Tarkiainen, Helenius, Hansen, Cornelissen, & Salmelin, 1999). A ce stade, seules les caractéristiques physiques de la lettre sont analysées (luminance, contraste, configuration...). La composante suivante apparaissant environ 170 ms après la présentation de la lettre dans une région occipito-temporale inférieure semble quant à elle, être dépendante de l'identité de la lettre. Pour beaucoup, cette composante (N170) est considérée comme étant liée au processus d'identification abstraite de la lettre (Grainger & Holcomb, 2009; Grainger et al., 2008; Mitra & Coch, 2009). D'autres composantes pointant respectivement autour de 300 et 500 ms semblent également jouer un rôle dans la perception visuelle de lettre. Wong et collègues (2005) montrent par exemple que la composante apparaissant autour de 200-300 ms est modulée par l'expertise du participant dans la production de ces caractères. Très récemment, l'équipe de Grainger (Madec et al., 2012) propose que l'identification abstraite de la lettre serait réalisée en deux vagues successives : la première à environ 170 ms (composante N170 décrite précédemment) et la seconde à une latence d'environ 250 ms. Cette seconde composante serait cruciale pour l'identification consciente de la lettre. Au cours

de cette étude, les participants ont été soumis à deux tâches successives : la première consistait à dénommer des lettres qui leur étaient présentées visuellement. La seconde tâche a permis le recueil du signal EEG des participants lors de l'observation visuelle de lettres. L'attention des participants sur les lettres présentées a été maintenue à l'aide d'une tâche « one back ». Ce type de tâche consiste à demander au participant si la lettre qui lui est présentée est identique ou différente de celle qu'il vient d'observer. A l'aide de ces deux types de mesures (comportementales et électrophysiologiques), les expérimentateurs ont réalisés des corrélations entre l'amplitude des potentiels de chaque composante (P100, N170, P300) au-dessus de chacune des régions cérébrales et les mesures comportementales. Ils postulent que la corrélation devrait être maximale pour les composantes impliquées dans les processus d'identification de la lettre. Trois périodes où cette corrélation apparaît comme significative sont identifiées : 100 ms post-stimuli sous les électrodes occipitales, 170 ms post-stimuli sous les électrodes fronto-centrales et enfin 250 ms post-stimuli de nouveau sous les électrodes occipitales. Ces composantes reflètent respectivement le traitement des caractéristiques de bas niveau de la lettre, les processus d'identification abstraite de la lettre et probablement l'intégration de cette identification abstraite de la lettre par les aires visuelles aboutissant probablement à une identification consciente (Madec et al., 2012).

PROBLEMATIQUE

Il existe un certain nombre de manière de tester le rôle fonctionnel des activations motrices dans la perception visuelle (cf. chapitre 2). Comme nous l'avons révélé dans la partie précédente, ces méthodes possèdent toutes des avantages et des inconvénients. Pour ce qui est de ce travail, nous avons volontairement décidé de nous placer dans le paradigme écologique de la double tâche. Ce paradigme constitue la base des protocoles expérimentaux de trois de nos quatre études. Ainsi, au lieu de désactiver temporairement le cortex moteur primaire en le soumettant, par exemple, à des stimulations magnétiques répétées, nous avons introduit une tâche motrice en parallèle de la tâche visuelle, afin de manipuler le niveau d'activité de ce dernier et observer les conséquences de cette manipulation sur la perception visuelle de traces graphiques.

En plus de cette manipulation, nous avons utilisé des traces graphiques présentant des niveaux de préférences motrices variables. En effet, toutes les formes graphiques n'étant pas produites avec la même facilité (Athènes et al., 2004), des distinctions en termes de préférences motrices peuvent être réalisées. Nous avançons l'hypothèse que ces préférences motrices pourraient se refléter sur les processus responsables de la perception. Dans ce cadre, nous étudierons si le cortex moteur primaire participe différemment selon que la forme observée est préférentielle ou non-préférentielle sur le plan moteur.

Au cours de ce travail de thèse, nous testerons donc l'hypothèse d'un rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de formes graphiques autour de deux questions:

Nos **performances comportementales** pour discriminer des formes évoquant un mouvement dépendent-elles du niveau d'activation du cortex moteur primaire? (Chapitre 3) **Les réponses corticales** déclenchées par la vision d'une forme graphique évoquant un mouvement dépendent-elles également du niveau d'activation du cortex moteur primaire? Si oui, à quel moment dans les traitements corticaux observe-t-on cette interaction? (Chapitre 4)

Les deux premières études ont été conduites dans le but de fournir des arguments comportementaux sur le rôle fonctionnel des réseaux moteurs dans la perception visuelle de traces graphiques. Elles consistaient à mobiliser alternativement la main droite ou la main gauche durant une tâche de perception visuelle et ont été menées successivement chez des droitiers et des gauchers.

L'autre contribution expérimentale majeure de cette thèse a été de déterminer la dynamique d'interaction entre l'activité du cortex moteur primaire et le traitement visuel de traces

graphiques. En déterminant à quel moment l'activation du cortex moteur primaire a un impact dans la cascade des traitements visuels, nous pourrions mieux comprendre son rôle fonctionnel. Cette partie sera précédé d'une étude préalable visant à montrer que notre cortex moteur est d'autant plus activé pendant le traitement visuel de formes graphiques que ces formes correspondent à ce que le participant sait produire.

PARTIE EXPERIMENTALE

Chapitre 3

Etudes comportementales : La discrimination d'ellipses est-elle affectée par l'exécution simultanée d'un mouvement manuel ?

1. Introduction

Les deux expériences regroupées dans ce chapitre ont pour ambition de tester si la discrimination visuelle de formes graphiques est affectée par la mise en jeu du cortex moteur primaire. Nous avons utilisé un paradigme visant à mobiliser sélectivement le cortex moteur responsable des mouvements de la main dominante/non dominante durant la perception visuelle de traces graphiques. **L'objectif était de rendre le cortex moteur indisponible afin d'observer les conséquences sur les performances des participants dans une tâche de discrimination visuelle.** Les participants ont donc été soumis à une tâche duelle au cours de laquelle ils devaient simultanément discriminer visuellement des traces graphiques et produire une tâche d'opposition pouce-doigt soit avec leur main droite, soit avec leur main gauche.

Dans ces expérimentations, les traces graphiques que nous avons utilisées sont des ellipses comparables à celles utilisées par Athènes et al. (2004). Comme nous l'avons vu précédemment **les ellipses sont le résultat d'une habileté motrice apprise par tous (l'écriture). Elles peuvent être considérées comme des "primitives" du geste graphique, et présentent des niveaux de préférences motrices bien distincts en fonction de leur excentricité.** En replaçant ces données dans le domaine des interactions perceptivo-motrices, nous pouvons faire l'hypothèse que parce que certaines ellipses sont plus faciles à produire par notre système moteur, la résonance motrice qu'induit leur perception devrait être plus forte. Par conséquent, leur discrimination visuelle devrait être plus affectée lorsque le cortex moteur primaire est indisponible car occupé par une autre tâche. Seules quelques études se sont déjà intéressées à la perception visuelle de formes elliptiques statiques (Liu, Dijkstra, & Oomes, 2002; Saumier, Chertkow, Arguin, & Whatmough, 2005; Zanker & Quenzer, 1999),

mais à ce jour aucune donnée ne montre que la discrimination visuelle d'ellipses est dépendante des préférences du participant dans la production de ces formes. Or, s'il existe des interactions perceptivo-motrices dans la perception visuelle de formes sans signification (ellipses), présentées en condition statique, notre paradigme expérimental devrait les révéler. En effet, si la discrimination visuelle d'ellipses dépend de l'activité des régions motrices, alors elle devrait être affectée par la production d'une tâche motrice concurrente. De plus, ce phénomène devrait être plus important pour les ellipses considérées comme préférentielles sur le plan moteur, puisque notre système moteur possède des informations plus précises sur la manière de les produire.

Pour évaluer la spécificité de l'interférence motrice sur la discrimination visuelle, nous avons manipulé deux types de préférences motrices.

- Premièrement, parmi l'ensemble des excentricités entre le cercle et le trait, pour la tâche de discrimination visuelle, nous avons considéré pour chaque participant des excentricités préférentielles sur le plan moteur et des excentricités non-préférentielles. Ce classement des excentricités en deux catégories a été réalisé après l'expérience sur la base des préférences individuelles enregistrées lors d'une tâche grapho-motrice de contrôle.

- Deuxièmement, nous avons manipulé la main avec laquelle a été produite la tâche motrice. Etant donné que les mouvements nécessaires pour tracer une ellipse (et plus généralement pour écrire ou dessiner) sont quasi-exclusivement réalisés avec notre main dominante, nous faisons l'hypothèse que la tâche motrice devrait plus affecter la discrimination visuelle d'ellipses lorsqu'elle concerne la main dominante par rapport à la main non dominante. Cette hypothèse sera testée séparément chez deux populations de sujets : droitiers et gauchers.

2. Etude chez les droitiers :

Wamain, Y., Tallet, J., Zanone, P.G., Longcamp, M. (2011). "Biological Geometry Perception": Visual Discrimination of Eccentricity Is Related to Individual Motor Preferences. PLoS ONE, 6(1): e15995.

2.1. Méthode

2.1.1. *Participants*

Seize volontaires (7 hommes et 9 femmes, moyenne d'âge = 24.25; écart-type = 3.95) ont accepté de participer à cette expérience. Tous étaient droitiers selon le test de latéralité d'Edimbourg (score moyen = 88,07; écart-type = 13.4 selon Oldfield, 1971) et n'écrivaient peu ou pas avec leur main gauche, ni ne pratiquaient d'activités physiques ou musicales impliquant leurs mains.

2.1.2. *Matériel*

Les participants étaient assis à une distance de 114 cm d'un écran d'ordinateur (1280 x 1024, 100 Hz) dans une salle obscure.

Vingt-et-une ellipses ont été générées avec le logiciel Matlab©, à partir de deux équations paramétriques simulant l'évolution de deux oscillateurs orthogonaux, $x(t)$ et $y(t)$:

Où ϕ_x et ϕ_y étaient la phase de chaque oscillateur. Les ellipses obtenues pouvaient être décrites en termes de Phase Relative (PR) qui correspondait à la différence entre les phases de chaque oscillateur (Athènes et al., 2004; Hollerbach, 1981).

Les ellipses étaient présentées en blanc sur un fond noir, mesuraient approximativement 2 cm (vision fovéal, 1° d'angle visuel), et étaient classées en deux catégories : Les Ellipses Etalons (N=7) dont la RP variaient entre 0° et 90° par pas de 15° (Figure 23) et les Ellipses Tests (N = 7 par ellipse Etalon) qui étaient soit identiques à l'Ellipse Etalon en terme de PR, soit différentes de la PR des Ellipses Etalons entre -15° et 15° par pas de 5°. Par exemple, l'Ellipse Etalon 30° était associée à 7 Ellipses Tests : L'ellipse 30° elle-même et six autres ellipses dont la PR était comprise entre 15° et 45° par pas de 5° (i.e., 15°, 20°, 25°, 30°, 35°, 40°, 45°; Figure 24a). Il est important de noter que le trait (0°) était seulement associé à 4 Ellipses Test (0°, 5°, 10°, 15°) parce que les valeurs négatives de PR (-5°, -10°, -15°) aboutissaient aux mêmes excentricités.

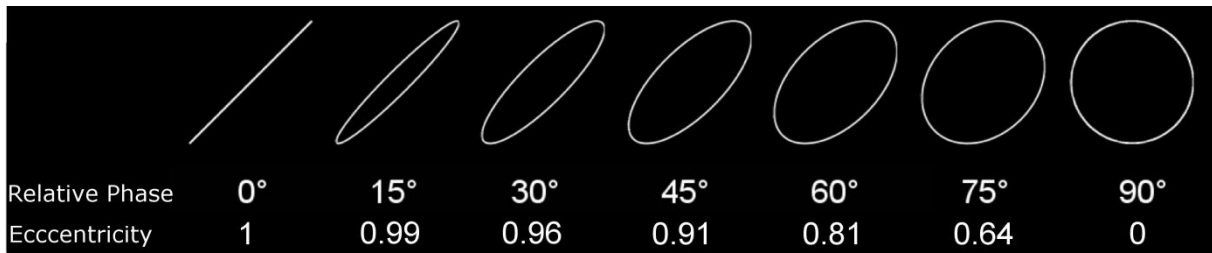


Figure 23: Les 7 Ellipses Etalons variant de 0° à 90° de Phase Relative (PR) par pas de 15°, utilisées dans la tâche de discrimination visuelle (leur excentricité respective étant donnée au-dessous des valeurs de PR).

Deux boutons réponses étaient placés sous les pieds des participants et des capteurs de pression (I.E.E. FSR 174) étaient placés sur la dernière phalange de chaque doigt, excepté le pouce, dans le but de contrôler la performance de la tâche d'opposition pouce-doigt. Les boutons réponses ainsi que les capteurs de pression étaient connectés à une carte d'acquisition analogique (NI PCI-6503) permettant une précision temporelle de l'ordre de 1 ms.

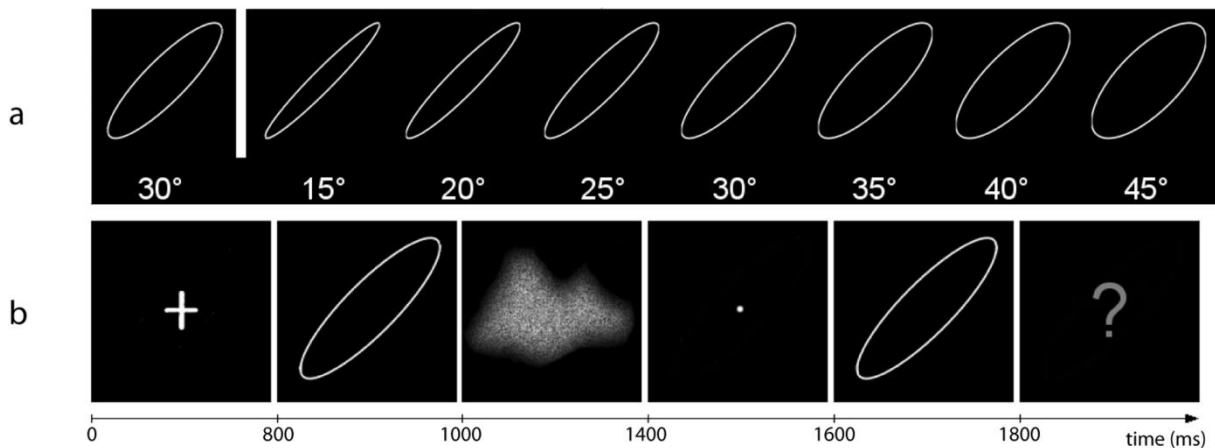


Figure 24: Organisation de la tâche de discrimination visuelle: (a) Exemple de la relation entre une Ellipse Etalon (ici 30°, à gauche de la figure) et ces 7 Ellipses Test correspondantes. (b) Séquence temporelle d'un essai expérimental.

2.1.3. Procédure

Chaque participant était d'abord soumis à la tâche duelle au cours de laquelle la tâche de discrimination visuelle d'ellipses et la tâche d'opposition pouce-doigt étaient réalisées simultanément. Aucune priorité n'était donnée à l'une ou l'autre des deux tâches.

Après la tâche duelle, les participants devaient réaliser une tâche grapho-motrice de contrôle qui avait pour but de repérer, pour chaque participant, les ellipses identifiées comme préférentielles sur le plan moteur. Cette tâche était systématiquement réalisée après la tâche duelle dans le but d'éviter une influence possible du traçage d'ellipse sur la tâche de discrimination visuelle. Cependant, parce que cette tâche grapho-motrice de contrôle a été

utilisée pour analyser les résultats de la tâche de discrimination, en distinguant les ellipses considérées comme préférentielles des non-préférentielles, elle sera décrite avant la tâche duelle.

2.1.3.1. Tâche grapho-motrice de contrôle

Un essai consistait à tracer trois formes (un cercle, un ovale et un trait) orientées à 1h30 sur une tablette digitale (Wacom Intuos 3 a3). L'ordre, dans lequel les formes devaient être produites, était indiqué sur une carte (C = cercle, E = ovale, T = trait ; Figure 25) placée sur le haut de la tablette. Chaque forme devait être produite de manière continue pendant 10 s. Un bip sonore (après 10 et 20 s) indiquait le changement pour la seconde et la troisième forme. Les participants devaient maintenir le stylet en contact avec la tablette digitale durant la totalité de l'essai. Six essais ont été réalisés dans le but de contrebalancer l'ordre des formes. Aucun feedback sur la trace n'a été donné par la tablette graphique.



Figure 25: Exemple de carte présentée au sujet : Les lettres au centre informent le participant de l'ordre dans lequel les ellipses doivent être produites (C pour cercle, E pour ovale, et T pour trait), alors que les traits à l'arrière plan renseignent sur l'orientation dans laquelle les ellipses doivent être produites (ici, 1h30).

2.1.3.1.1. Tâche duelle

2.1.3.1.1.1. Tâche de discrimination

A chaque essai, les participants devaient comparer l'Ellipse Etalon avec une Ellipse Test et juger si elles étaient identiques ou différentes. Un essai durait approximativement 3200 ms et été composé de 5 images successives : une croix de fixation (800 ms), une Ellipse Etalon (200 ms), un masque (400 ms), une seconde croix de fixation (200 ms), et l'Ellipse Test (200 ms). Un point d'interrogation rouge (1400 ms) signalait la fin de l'essai (Figure 24b). Pendant que la tâche d'opposition pouce-doigt était réalisée avec une main, les participants devaient simultanément répondre en appuyant sur les boutons-réponses situés sous leurs pieds (Figure 26). L'association entre le pied (gauche ou droit) et la signification de la réponse

(identique ou différent) a été contrebalancée entre les participants, et les essais ont été répartis au hasard.

La tâche de discrimination était composée de six blocs de 180 essais: deux dans chaque condition de la tâche d'opposition pouce-doigt (contrôle, main gauche et main droite). Etant donné que chaque Ellipse Etalon devait être comparée à elle-même ou à une Ellipse Test, deux essais pour chaque paire d'ellipses différentes ont été présentés contre 12 pour les paires identiques, sauf pour le trait (0°). L'ordre des conditions de la tâche de discrimination a été contrebalancé entre les participants et chaque bloc durait approximativement 10 min.

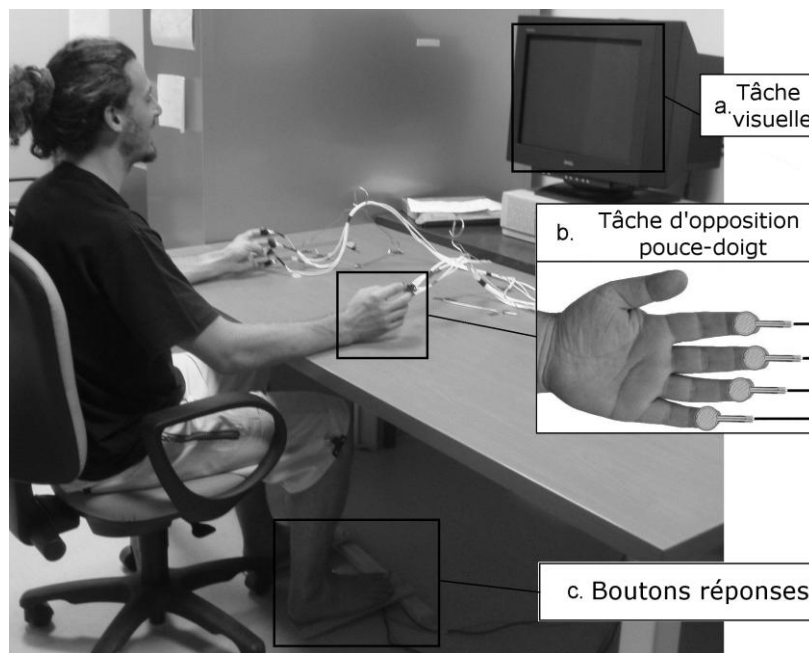


Figure 26: Photographie du protocole expérimental : (a) Dispositif de présentation des stimuli visuels (Logiciel Presentation et écran avec fréquence de rafraîchissement 100 Hz). (b) Dispositif de recueil de performance de la tâche motrice interférente : capteurs de pression de type I.E.E. FSR 174 collés sur la dernière phalange de chaque doigt à l'exception du pouce. (c) Boutons-réponses.

2.1.3.1.1.2. Tâche d'opposition pouce-doigt

Durant la totalité de la tâche de discrimination, les participants devaient réaliser une tâche d'opposition pouce-doigt dans laquelle ils devaient presser, de manière séquentielle, leur pouce contre la dernière phalange de chaque doigt (respectivement index, majeur, annulaire et auriculaire, puis dans le sens inverse) à vitesse constante et spontanée. Cette séquence était réalisée soit avec la main droite, soit avec la main gauche. Une condition contrôle était également réalisée, sans aucune tâche d'opposition. Les participants ont pu s'entraîner à ces trois conditions, au cours des blocs de familiarisation précédents le début de l'expérience. Dans chaque bloc, les participants commençaient par produire la tâche d'opposition pouce-

doigt, et ce n'était que lorsqu'ils étaient à l'aise dans cette tâche que la tâche de discrimination débutait.

2.1.4. Traitement des données

2.1.4.1. Tâche grapho-motrice de contrôle

La première et les deux dernières secondes de chaque séquence étaient systématiquement rejetées afin d'éviter la transition entre les formes produites. Quand les ellipses sont tracées, de manière continue, les variations de position le long des axes x et y décrivent des sinusoïdes. La PR a été calculée à partir d'une analyse cycle par cycle (pour plus de détails, voir Zanone & Kelso, 1992), puis moyennée par chaque forme (Cercle, Ovale et Trait). On a considéré ces PRs « spontanées » comme étant préférentielles ce qui nous a permis de séparer, pour chaque participant, les stimuli visuels de la tâche de discrimination en deux catégories selon leurs préférences motrices : Préférentiels et Non-Préférentiels. Parmi les 7 ellipses utilisées comme Etalon dans la tâche de discrimination, on a considéré comme préférentielles, les 3 ellipses dont les PRs étaient les plus proches de PRs produites de manière spontanée par chaque participant lorsque le cercle, le trait et l'ovale étaient requis.

Par exemple, pour le participant dont les données sont rapportées en Figure 27, la PR moyenne produite de manière spontanée était de 79° , 36° et 2° . Dans la tâche de discrimination, les Ellipses Etalons les plus proches étant 75° , 30° et 0° , elles ont été classées comme préférentielles, alors que les ellipses restantes (15° , 45° , 60° et 90°) ont-elles étaient considérées comme non-préférentielles. La même procédure a été appliquée à chaque participant. Pour l'un d'entre eux, la PR produite de manière spontanée pour l'ovale était de 37.3° , c'est-à-dire quasi-exactement à la même distance des Ellipses Etalons 30° et 45° . On a donc pris la valeur moyenne de d' pour les essais impliquant les Ellipses Etalon 30° et 45° comme préférentielles pour le participant.

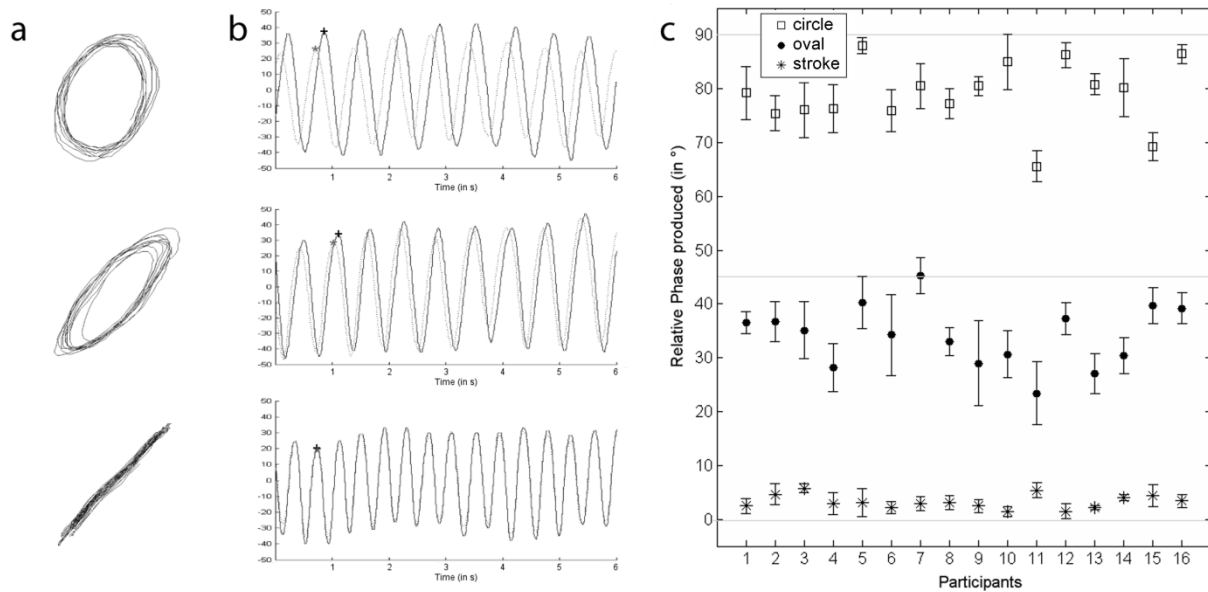


Figure 27: Résultats de la tâche grapho-motrice de contrôle: (a) Exemple des trois formes produites par un participant durant un essai de la tâche grapho-motrice de contrôle, au cours de laquelle les participants devaient produire un cercle, un ovale et un trait de manière continue pendant 10 s sur une tablette graphique. (b) Evolution de la position des oscillateurs x (en ligne pleine) et y (en pointillé) en fonction du temps. La Phase Relative a été calculée comme le décalage temporel existant entre les maxima (ou minima) de chaque oscillateur (par exemple * et +). (c) Résultats individuels dans la tâche grapho-motrice de contrôle: Phase Relative produite par chaque participant en fonction de la forme requise (la moyenne du groupe étant de 79.9, 34.1, et 3.2 respectivement pour le cercle, l'ovale et le trait). Un cercle parfait devrait avoir une PR de 90°, un trait parfait, 0° alors qu'une ellipse d'excentricité intermédiaire devrait avoir une PR de 45°.

2.1.4.2. Tâche duelle

2.1.4.2.1. Tâche de discrimination

La sensibilité de discrimination (d') a été calculée selon la théorie de détection du signal (Abdi, 2007), pour chaque condition (contrôle, main gauche et main droite) et chaque Ellipse Etalon (7). On a évalué le coût lié à la réalisation de la tâche motrice en soustrayant le d' de la condition contrôle (sans tâche interférence) au d' avec tâche interférente (main gauche ou droite). Ce calcul a été réalisé séparément pour les ellipses Préférentielles et Non-préférentielles sur le plan moteur. Un essai était considéré comme préférentiel quand l'Ellipse Etalon (i.e., l'ellipse présentée en premier, voir Figure 24) avait été classée comme préférentielle. Deux participants présentaient des valeurs de Coût clairement déviantes dans une condition (sujet 9 pour la condition main droite/ellipses non-préférentielles et le sujet 15 pour la condition main droite/ellipses préférentielles, valeur au-dessus de la moyenne du groupe + 2 Ecart-types). Nous avons donc remplacé les deux valeurs déviantes par la moyenne du groupe dans la condition correspondante.

Enfin, une ANOVA à mesures répétées (2 Mains Interférentes \times 2 Préférences Motrices) a été réalisée sur le Coût. En complément, des comparaisons post-hoc (test de Scheffé) ont été

utilisées pour tester les différences entre les différents niveaux des variables indépendantes. Pour ces analyses, on établit le seuil de significativité à $p < .05$.

2.1.4.2.2. *Tâche d'opposition pouce-doigt*

Nous avons comptabilisé le nombre de pressions effectuées au cours de chaque essai de la tâche de discrimination (entre l'apparition de l'ellipse étalon et la réponse du participant). Le résultat a été soumis à une ANOVA à mesures répétées (2 Mains Interférentes \times 2 Préférences Motrices).

Etant donné que les mouvements d'opposition pouce-petits doigts nécessitent un effort accru, quelques pressions n'ont pas été enregistrées durant la tâche. Afin d'éviter un éventuel biais dû à ce problème de mesure, nous avons quantifié la performance de la tâche d'opposition pouce-doigt en comptant seulement les pressions effectuées entre le pouce et l'index.

2.2. Résultats

2.2.1. *Tâche grapho-motrice de contrôle: L'évaluation des préférences motrices individuelles dans la production d'ellipses.*

La Figure 27c montre pour tous les participants, les PR produites en fonction de la forme requise. En moyenne, la PR était autour de 3° pour les traits, 34° pour les ovales et 79° pour les cercles. Comme décrit dans la Figure 27c, la PR produite variait d'un participant à l'autre, particulièrement pour l'ovale.

2.2.2. *Tâche duelle: interactions entre l'activation du système moteur et le traitement visuel des ellipses*

2.2.2.1. Tâche de discrimination visuelle

Le Tableau 2 présente les valeurs moyennes de la sensibilité de discrimination (d') séparément pour les ellipses Préférentielles et Non-Préférentielles (sur le plan moteur) durant les trois conditions de la tâche interférente (Contrôle, Droite et Gauche). La Figure 28 présente le Coût de la tâche motrice interférente (différence entre le d' en condition de tâche interférente et le d' en condition contrôle) en fonction de la main mobilisée pour réaliser la tâche interférente (Droite ou Gauche) et du niveau de Préférence Motrice des ellipses présentées (Préférentielles vs. Non-Préférentielles). Le coût quantifie l'impact de la mobilisation de chaque main (Droite ou Gauche) par une tâche motrice sur la discrimination visuelle d'ellipses. Quand sa valeur diffère de 0, cela indique que le mouvement de la main influence la discrimination visuelle.

Tableau 2: Sensibilité de discrimination (d'): Valeurs moyennes (Ecart-types) de sensibilité de discrimination (d') pour les ellipses Préférentielles et Non-Préférentielles sur le plan moteur durant les trois conditions de Tâche Interférente (Contrôle, Main Droite et Gauche). Pour les ellipses Préférentielles, les valeurs de d' moyennes sont présentées à la fois en incluant ou excluant les valeurs pour le trait.

| d' | | Préférence Motrice | | |
|---------------------------------|----------|------------------------|---------------|---------------------|
| | | Préférentielles | | Non-Préférentielles |
| | | Toutes Préférentielles | Sans le Trait | |
| Condition de Tâche Interférente | Droite | 2.21 (0.73) | 1.21 (0.62) | 1.68 (0.63) |
| | Gauche | 2.58 (0.46) | 1.54 (0.41) | 1.67 (0.5) |
| | Contrôle | 2.70 (0.64) | 1.67 (0.51) | 1.92 (0.44) |

Dans un premier temps, nous avons donc testé si le coût était différent de 0 à l'aide de tests t de Student pour chaque combinaison des deux variables indépendantes (Main interférente et Préférence Motrice). La correction de Bonferroni a été utilisée afin d'ajuster le p (0.0125) avec le nombre de comparaisons effectuées. Dans la condition de tâche interférente réalisée avec la main droite, le coût différait significativement de 0 seulement pour les ellipses considérées comme Préférentielles sur le plan moteur ($t_{15} = 3.28, p < 0.005$). Ce n'était pas le cas pour les trois autres conditions ($t_{15} = 2.35$ pour les ellipses non-Préférentielles lors de la condition de tâche interférente réalisée avec la main droite, $t_{15} = 1.87$ pour les ellipses Préférentielles lors de la condition de tâche interférente réalisée avec la main gauche et $t_{15} = 2.17$ pour les ellipses non-Préférentielles lors de la condition de tâche interférente réalisée avec la main gauche).

Comme le suggère la Figure 28, la 2×2 ANOVA à mesures répétées sur le Coût, révélait un effet d'interaction entre la main mobilisée par la Tâche Interférente et le niveau de Préférence Motrice ($F(1, 15) = 8.20, p < 0.012$). Les comparaisons Post-hoc ont montré que le Coût pour les ellipses Préférentielles sur le plan moteur en condition de tâche interférente réalisée avec la main droite diffère significativement des trois autres conditions (ellipses Non-préférentielles avec la main droite comme interférente, $p < 0.013$; ellipses Préférentielles avec la main gauche comme interférente, $p < 0.012$; ellipses Non-Préférentielles avec la main

gauche comme interférente, $p < 0.016$), alors qu'aucune autre comparaison ne différait l'une de l'autre.

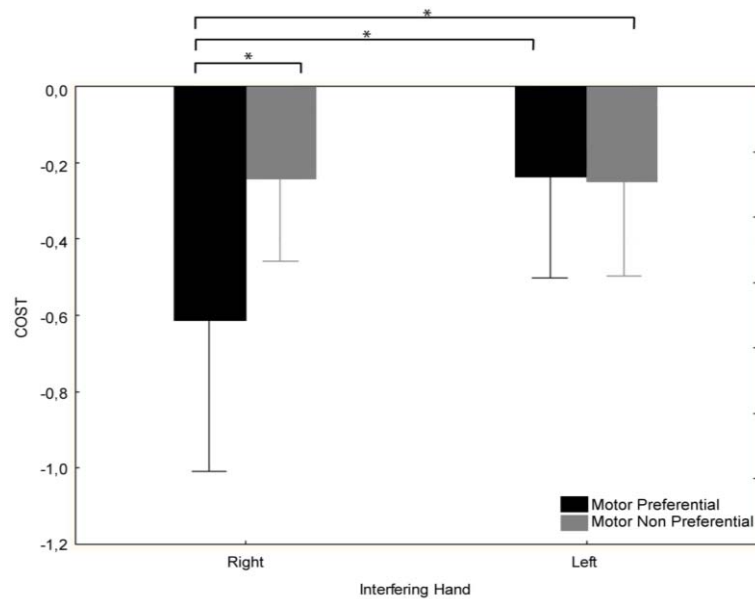


Figure 28: Coût de la tâche motrice interférente en fonction de la main sollicitée (Droite ou Gauche) pour les deux catégories d'ellipses (Préférentielles ou Non-Préférentielles sur le plan moteur). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95%.

Le Tableau 2 suggère d'importantes différences de sensibilité de discrimination (d') entre les ellipses préférentielles et les non-préférentielles. En fait, cette apparente meilleure sensibilité pour les ellipses préférentielles est exclusivement due à l'inclusion des traits parmi les ellipses préférentielles. Sur le plan moteur, le trait est clairement identifié comme une ellipse préférentielle avec une excentricité extrême, mais son statut perceptuel est particulier étant donné que la distinction entre un trait et une ellipse d'excentricité voisine est très facilement réalisée perceptivement. Pour contrôler que l'effet observé n'était pas dû à l'inclusion du trait parmi les ellipses préférentielles, nous avons conduit la même 2×2 ANOVA à mesures répétées sans inclure le trait dans les calculs (valeurs de d' dans le Tableau 2).

En dépit d'une diminution de la puissance de l'effet statistique lié à un nombre moins important de mesures, nous avons encore observé un effet d'interaction entre la Main Interférente et le Niveau de Préférence Motrice ($F(1, 15) = 5.05, p < 0.041$).

La 2×2 ANOVA à mesures répétées sur le Coût (sans le trait) a révélé un effet d'interaction entre la main mobilisée par la Tâche Interférente et le niveau de Préférence Motrice ($F(1, 13) = 6.68, p < 0.03$). Les comparaisons Post-hoc ont montré que le Coût (sans le trait) pour les ellipses Préférentielles sur le plan moteur en condition de tâche interférente réalisée avec la main droite différait significativement des trois autres conditions (ellipses Non-préférentielles

avec la main droite comme interférente, $p < 0.02$; ellipses Préférentielles avec la main gauche comme interférente, $p < 0.02$; ellipses Non-Préférentielles avec la main gauche comme interférente, $p < 0.007$), alors qu'aucune autre comparaison ne différait l'une de l'autre.

2.2.2.2. Tâche d'opposition pouce-doigt

Le nombre de touches entre le pouce et l'index a été comptabilisé dans la fenêtre temporelle correspondant à chaque essai expérimental. Cette variable a été calculée dans le but repérer un éventuel changement de comportement moteur en fonction du type de stimuli visuels présentés et de la main sollicitée. Cependant, l'ANOVA n'a révélé aucun effet principal ni d'interaction sur cette variable.

2.3. Discussion

Classiquement, le paradigme de la tâche duelle est utilisé pour tester sur le plan comportemental si les ressources neurales sollicitées par une tâche concurrente participent à la tâche principale (Kinsbourne & Hicks, 1978; McFarland & Ashton, 1978a, 1978b, 1978c). Dans le but d'étudier si des interactions perceptivo-motrices se produisent durant la discrimination visuelle d'ellipses statiques, nous avons utilisé une tâche d'opposition pouce-doigt qui est bien connue pour activer fortement et de manière sélective les réseaux cérébraux moteurs (Allison, Meador, Loring, Figueroa, & Wright, 2000; Marshall et al., 2000; Roland, Skinhoj, Lassen, & Larsen, 1980; Sharma, Baron, & Rowe, 2009). Nous avons donc testé s'il existe un coût de cette tâche motrice sur la performance en discrimination. De plus, nous avons vérifié si ce coût était dépendant de la latéralité de la main mobilisée et s'il différait en fonction des préférences motrices des participants.

Le principal résultat obtenu est qu'il existe un coût de la tâche d'opposition pouce doigt sur les performances visuelles des participants seulement lorsque ces derniers réalisent la tâche motrice avec leur main droite et qu'ils observent des ellipses préférentielles sur le plan moteur, puisqu'il s'agit de la seule condition où le coût diffère de 0. De plus, la variation du coût dénote une interaction entre la main mobilisée par la tâche motrice et le niveau de préférence motrice des ellipses observées. En effet, il est plus important quand les ellipses préférentielles sur le plan moteur sont présentées lorsque la tâche motrice est réalisée avec la main droite que dans les trois autres conditions. Les performances des participants dans la tâche d'opposition pouce-doigt étaient contrôlées et ne peuvent expliquer à elles-seules les différences observées dans la tâche de discrimination.

A notre connaissance, ces résultats fournissent l'un des premiers arguments en faveur de l'existence d'interaction entre des préférences motrices de bas niveau et la discrimination visuelle de stimuli présentés en condition statique. Comme nous l'avons évoqué en introduction (cf. chapitre 1, partie 5), quelques études avaient déjà montré que des interactions perceptivo-motrices pouvaient être induites lors de la perception visuelle de stimuli statiques tels que des expressions de visages (Nishitani & Hari, 2002), des images statiques d'action (Johansson, 1973; Proverbio et al., 2009; Shiffrar & Freyd, 1990), des images mettant en jeu des mains interagissant avec des objets (Johnson-Frey et al., 2003), ou des symboles et des lettres (Babcock & Freyd, 1988; Freyd, 1983b; James & Gauthier, 2006, 2009; Longcamp et al., 2003; Longcamp et al., 2006). Or, comparés à ces études, nos stimuli ne représentent aucune action dont le sens ou l'intention est immédiatement évidente ou n'y font même allusion. Nos stimuli ne sont en effet que des parties ou des « primitives » de mouvements (Polyakov, Stark et al., 2009; Sosnik et al., 2004), dont certains exemplaires sont plus faciles à produire que d'autres (Athènes et al., 2004; Dounskaia et al., 2000). Nos résultats suggèrent donc que certaines primitives de mouvement géométrique, identifiées par la tâche grapho-motrice de contrôle comme des préférences individuelles, confèrent à certaines ellipses un statut particulier sur le plan de leur discrimination visuelle.

Le fait d'observer un effet sélectif de la main mobilisée par la tâche motrice uniquement pour les ellipses préférentielles, exclut toutes interprétations en termes de demande attentionnelle ou encore de compatibilité stimulus-réponse. En effet, si un effet attentionnel devait avoir un impact sur les performances de discrimination de nos participants, cet impact devrait être le même pour les ellipses préférentielles et les non-préférentielles. De plus, cet impact aurait également dû être plus important lorsque la tâche motrice était produite avec la main gauche, étant donné que les mouvements de notre main non-dominante sont réputés pour être plus coûteux sur le plan attentionnel (Deiber, Caldara, Ibanez, & Hauert, 2001). Une autre piste explicative de nos effets a été avancée. Nos ellipses étant orientées dans une seule direction (inclinées à droite), il est possible que leur traitement visuel soit plus dépendant de la mobilisation de la main droite comme le révèle Musseler et Hommel (1997). Ces derniers montrent qu'un simple appui sur un bouton-réponse avec, par exemple, la main droite interfère plus avec la perception visuelle de flèche orientée vers la droite que vers la gauche. Nos résultats pourraient être interprétés en termes d'une interférence simple entre la direction des ellipses présentées et la main mobilisée par la tâche motrice concurrente. Or, cette hypothèse ne peut expliquer qu'en partie nos résultats puisqu'il n'y a aucune raison de penser que cet effet soit différent en fonction des préférences motrices des participants.

Une explication plausible de nos résultats est que la performance des participants dans la discrimination visuelle d'ellipses dépend de la sollicitation des réseaux moteurs corticaux. Ainsi, plus les ellipses correspondent à ce que le participant préfère produire (ellipses préférentielles sur le plan moteur) et plus leur perception visuelle sollicite les réseaux cortico-moteur associés aux mouvements nécessaires à la production de cette forme (réseaux cortico-moteur correspondant à la main dominante), fournissant ainsi des informations additionnelles pouvant aider à leur discrimination visuelle. Cet impact des préférences motrices dans la perception visuelle a déjà été démontré grâce des stimuli tels que les « point-light displays » dans plusieurs études utilisant la psychophysique ou encore la neuroimagerie (Ahlstrom, Blake, & Ahlstrom, 1997; Bertenthal & Pinto, 1994; Bidet-Ildei et al., 2006; Grosjean et al., 2007; Grossman & Blake, 1999; Kandel, Orliaguet, & Boe, 2000; Kandel, Orliaguet, & Viviani, 2000; Levit-Binnun, Schechtman, & Flash, 2006; Meary, Chary, Palluel-Germain, & Orliaguet, 2005; Neri, Morrone, & Burr, 1998; Tai, Scherfler, Brooks, Sawamoto, & Castiello, 2004; Viviani & Schneider, 1991; Viviani & Stucchi, 1989, 1992). Ces différentes études ont effectivement mis en évidence que les lois qui régissent le mouvement humain contraignent fortement les jugements perceptifs. Nos résultats ne font qu'étendre ces constatations en montrant que les préférences motrices pour certaines excentricités influencent le traitement visuel de ces ellipses, avançant ainsi l'idée que notre système moteur est d'autant plus sollicité dans la perception visuelle que l'ellipse observée est proche de ce qu'il sait effectivement produire.

Cette explication est à mettre en relation avec les études menées sur des populations possédant des expertises motrices particulières. Ces dernières révèlent que le niveau d'activation des régions motrices du cerveau des participants durant l'observation d'une habileté motrice est directement corrélé avec leur niveau d'expertise dans l'habileté en question (Calvo-Merino et al., 2005; Calvo-Merino et al., 2006; Casile et al., 2010; Casile & Giese, 2006). Ce qui est vrai pour des habiletés motrices complexes telles que des mouvements de danse, semble également se vérifier dans les activités quotidiennes. En effet, des études psychophysiques ont clairement mis en évidence que nos préférences motrices dans l'écriture au clavier affectent le sentiment d'attrance que les participants ont pour des paires de lettres présentées visuellement (Beilock & Holt, 2007) tout comme leur reconnaissance visuelle (Yang, Gallo, & Beilock, 2009).

Il est important de noter que ces effets de préférences motrices sur la perception visuelle sont annulés lorsque la tâche motrice concurrente est réalisée avec la main droite. Ce résultat plaide en faveur de notre dernière hypothèse explicative, suggérant que des informations

motrices relatives à la manière avec laquelle la forme a été produite sont envoyées par notre système moteur vers nos aires visuelles dans le but d'aider à la perception visuelle. Ces informations apparaissent d'autant plus pertinentes que notre habileté à les produire est fine. Le fait est que lorsque l'on occupe les réseaux moteurs par une tâche concurrente impliquant la main dominante (la main avec laquelle on écrit), ce type d'informations ne peut plus être envoyé vers les aires visuelles, ce qui a pour conséquences de dégrader la perception visuelle des formes préférentielles.

Ces résultats viennent s'ajouter à la littérature déjà existante s'intéressant à l'impact du système moteur dans la perception visuelle (Schutz-Bosbach & Prinz, 2007). Par exemple, quand les participants s'engagent dans une action telle que soulever un poids, marcher ou utiliser un objet, leur performance dans une tâche de perception visuelle mettant en jeu une action comparable est biaisée (Jacobs & Shiffrar, 2005; James & Gauthier, 2009; Proffitt et al., 2003; Schubo, Aschersleben, & Prinz, 2001; Wexler, Kosslyn, & Berthoz, 1998). Un tel biais de nos performances perceptives durant l'exécution d'une tâche motrice concurrente supporte l'idée que les deux tâches recrutent au moins partiellement les mêmes réseaux moteurs.

Pour résumer, nous trouvons une plus forte interférence due à la réalisation de la tâche motrice sur la discrimination visuelle d'ellipses préférentielles sur le plan moteur, lorsque la main dominante est mobilisée. Ce résultat suggère fortement que la discrimination visuelle d'ellipses dépend de l'état d'activité du cortex moteur contrôlant les mouvements de notre main dominante. Ceci n'est vrai que lorsque les ellipses présentées sont celles qui sont produites avec une plus grande facilité par le participant (préférentielles sur le plan moteur). Les réseaux moteurs, et plus particulièrement le cortex moteur primaire, semblent donc jouer un rôle fonctionnel dans la perception visuelle d'ellipse, même si ces dernières sont présentées en conditions statiques. Contrairement à ce qui a été évoqué lors des études précédentes, les caractéristiques géométriques/spatiales contenues dans les ellipses présentées sont apparemment suffisantes pour reconstruire le mouvement nécessaire à produire la forme et ainsi influencer la perception visuelle de ces formes en fonction des préférences motrices du participant.

Dans le but de confirmer ces observations, nous avons soumis un groupe de participants gauchers à ce protocole expérimental. Grâce à cette population, nous souhaitons nous assurer que c'est réellement l'utilisation de la main dominante qui perturbe la perception visuelle de traces graphiques et non pas une simple compatibilité entre l'orientation de l'ellipse observée et la main mobilisée par la tâche motrice (Musseler & Hommel, 1997).

3. Etude chez les gauchers :

3.1. Méthode

3.1.1. Participants

Douze volontaires (6 hommes et 6 femmes, moyenne d'âge = 24.83; écart-type = 3.46) ont accepté de participer à cette nouvelle expérience. Tous étaient gauchers selon le test de latéralité d'Edimbourg (score moyen = -54.93; écart-type = 31.23 selon Oldfield, 1971) et n'écrivaient peu ou pas avec leur main droite, ni ne pratiquaient d'activités physiques ou musicales impliquant leurs mains.

3.1.2. Matériel et Procédure

Nous avons repris l'ensemble des stimuli créés pour le groupe de droitiers afin de les soumettre à notre population de gauchers. Ainsi, nos participants gauchers ont été soumis strictement au même protocole que celui décrit dans l'Expérience 1. Ils ont donc dû réaliser une tâche de discrimination visuelle de formes dans trois conditions de tâche interférente : Interférence main droite, main gauche et sans interférence. Par la suite, les participants ont réalisé une tâche graphomotrice de contrôle, nous permettant de classer les formes en deux catégories : les formes Préférentielles sur le plan moteur et les Non-préférentielles. L'acquisition et le traitement des données étaient absolument identiques à ceux réalisés lors de l'expérience 1 (cf. chapitre 3, partie 2.1).

3.2. Résultats

3.2.1. Tâche grapho-motrice de contrôle: L'évaluation des préférences motrices individuelles dans la production d'ellipses.

La Figure 29 montre pour tous les participants, les PR produites en fonction de la forme requise. En moyenne, la PR était autour de 2° pour les traits, 40° pour les ovales et 82° pour les cercles. La PR produite variait d'un participant à l'autre, particulièrement pour l'ovale.

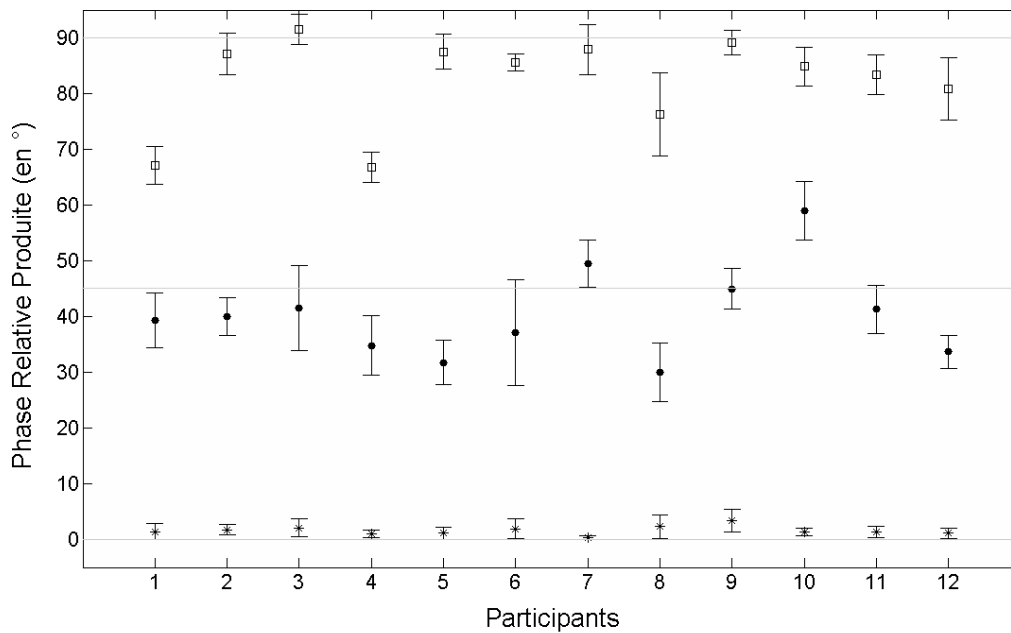


Figure 29: Résultats individuels de la tâche grapho-motrice de contrôle: Phase Relative produite par chaque participant en fonction de la forme requise (la moyenne du groupe étant de 82.3, 40.2, et 1.6° respectivement pour le cercle, l'ovale et le trait). Un cercle parfait devrait avoir une PR de 90°, un trait parfait, 0° alors qu'une ellipse d'excentricité intermédiaire devrait avoir une PR de 45°.

3.2.2. Tâche duelle: interactions entre l'activation du système moteur et le traitement visuel des ellipses

3.2.2.1. Tâche de discrimination visuelle

Le Tableau 3 présente les valeurs moyennes de la sensibilité de discrimination (d') séparément pour les ellipses Préférentielles et Non-Préférentielles (sur le plan moteur) durant les trois conditions de la tâche interférente (Contrôle, Droite et Gauche). La Figure 30 présente le Coût de la tâche motrice interférente (différence entre le d' en condition de tâche interférente et le d' en condition contrôle) en fonction de la main mobilisée pour réaliser la tâche interférente (Droite ou Gauche) et du niveau de Préférence Motrice des ellipses présentées (Préférentielle vs. Non-Préférentielles). Comme mentionné dans la partie expérimentale précédente, nous avons mesuré le Coût induit par la mobilisation de chaque main (Droite ou Gauche) lors de la tâche motrice sur la discrimination visuelle d'ellipses. Lorsque sa valeur n'était pas nulle, cela indiquait que le mouvement de la main influençait la discrimination visuelle.

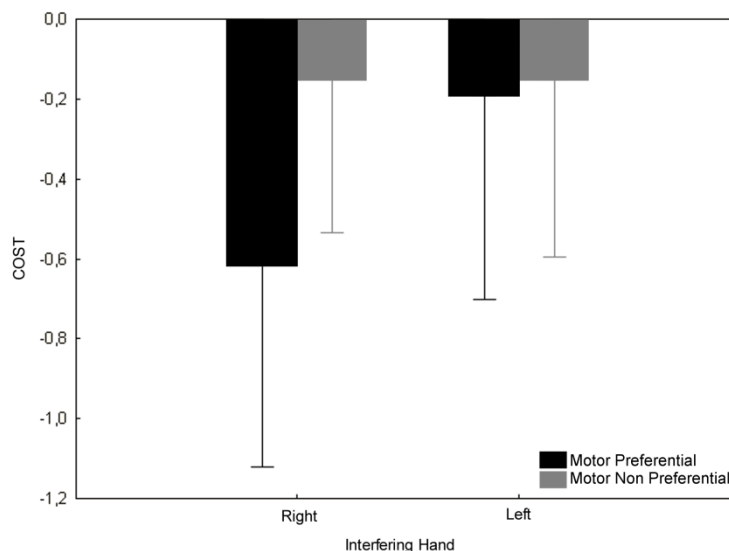


Figure 30: Coût de la tâche motrice interférente en fonction de la main sollicitée (Droite ou Gauche) pour les deux catégories d'ellipses (Préférentielles ou Non-Préférentielles sur le plan moteur). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95%.

Grâce aux t-test réalisés (avec correction de Bonferroni $p = 0.0125$) sur chaque combinaison des deux variables indépendantes (Main interférente et Préférence Motrice), nous avons observé que le Coût ne diffère jamais de 0 (toutes les conditions). De plus, la 2×2 ANOVA à mesures répétées sur le Coût n'a révélé aucun effet principal ni d'interaction ($p = 0.1$). De la même manière que ce qui a été réalisé dans l'étude chez les sujets droitiers, nous avons également calculé le Coût pour les ellipses préférentielles sans inclure le trait. Cette analyse ne nous pas permis de mettre en évidence un quelconque effet principal ou d'interaction.

Tableau 3: Sensibilité de discrimination (d'): Valeurs moyennes (Ecart-types) de sensibilité de discrimination (d') pour les ellipses Préférentielles et Non-Préférentielles sur le plan moteur durant les trois conditions de Tâche Interférente (Contrôle, Main Droite et Gauche). Pour les ellipses préférentielles, les valeurs de d' moyennes sont présentées à la fois en incluant ou excluant les valeurs pour le trait.

| d' | | Préférence Motrice | | |
|---------------------------------|----------|------------------------|---------------|---------------------|
| | | Préférentielles | | Non-Préférentielles |
| | | Toutes Préférentielles | Sans le Trait | |
| Condition de Tâche Interférente | Droite | 1.97 (0.68) | 1.3 (0.45) | 1.58 (0.49) |
| | Gauche | 2.4 (0.8) | 1.4 (0.61) | 1.58 (0.56) |
| | Contrôle | 2.59 (0.69) | 1.58 (0.62) | 1.73 (0.55) |

3.2.2.2. Tâche d'opposition pouce-doigt

Le nombre de touches entre le pouce et l'index a été compté dans la fenêtre temporelle correspondant à chaque essai expérimental. Cette variable a été calculée dans le but repérer un possible changement de comportement moteur en fonction du type de stimuli visuels présentés et de la main sollicitée. Cependant, l'ANOVA n'a révélé aucun effet principal ni d'interaction sur cette variable.

3.3. Discussion

Tout comme dans l'expérimentation précédente, l'objectif de cette étude était de mettre en évidence sur le plan comportemental, si les ressources neurales responsables de la préparation et de l'exécution de l'action participent à la perception visuelle des ellipses. Des participants gauchers ont donc été soumis au même protocole expérimental que celui décrit dans l'expérimentation précédente pour des droitiers. Nous nous attendions à trouver un patron de résultat opposé à celui des droitiers. En effet, avec les arguments évoqués précédemment (cf. chapitre 3, partie 2.3) suggérant que la perception visuelle de formes est dépendante de l'activation de régions motrices dévolues au contrôle de la main dominante, nous faisons l'hypothèse que les capacités discriminatives des gauchers étaient plus influencées lorsque la tâche motrice était réalisée avec la main gauche. Bien que nous n'observons aucune

différence significative dans les tests statistiques réalisés, un patron de résultats tout à fait comparable à celui observé chez les droitiers apparaît (Figure 30, mobilisation de la main droite pendant la perception visuelle d'ellipses préférentielles induit un coût plus important).

Néanmoins, nous n'observons aucun coût de la tâche motrice, qu'elle soit réalisée avec la main gauche ou droite, sur la discrimination visuelle d'ellipses (qu'elles soient préférentielles sur le plan moteur ou non). Cette absence d'effet de la tâche motrice sur la perception visuelle chez nos participants gauchers est relativement surprenante, dans la mesure où nos données chez les droitiers révèlent des interactions entre motricité et perception visuelle dans des conditions similaires. Avant d'affirmer que les droitiers et les gauchers possèdent des modes de fonctionnement radicalement différents, il convient de s'assurer que cette absence de différences n'est pas le résultat de conditions expérimentales non optimales.

Tout d'abord, les participants gauchers sont connus pour être une population sur laquelle l'expérimentation est relativement difficile. En effet, contrairement aux populations de droitiers, ils présentent des différences inter-individus beaucoup plus importantes dans leur comportement et leur organisation cérébrale. Cette particularité peut s'expliquer par le fait que l'ensemble des objets, du mobilier, des outils qui nous entoure et que l'on utilise est conçu pour des droitiers. Les gauchers sont donc beaucoup plus habitués à utiliser leur main non dominante pour les actions de la vie quotidienne, ce qui induit une moins forte latéralisation que leurs homologues droitiers (Azémar, 2003).

La seconde raison est qu'il semble que nous ne nous soyons pas forcément placés dans les conditions expérimentales idéales pour étudier comment les préférences motrices dans la production d'ellipses influencent leur perception visuelle chez les gauchers. En effet, au moment de réaliser l'expérience, dans le but de comparer les résultats obtenus chez les gauchers à ceux déjà acquis chez les droitiers, nous avons volontairement conservé strictement les mêmes conditions expérimentales que celles des droitiers. Or, comme le mentionne Van Sommers (1984), l'orientation des ellipses utilisées dans notre expérience (13h30), connue pour être l'orientation préférentielle des droitiers, ne correspond pas réellement à ce que les gauchers préfèrent faire. En effet, les orientations préférentielles dans la production de formes (chez Van Sommers, ce sont des traits) résultent d'un compromis entre les contraintes liées à l'effecteur et le sens d'écriture. Pour des gauchers, l'orientation à 10h30, qui est le miroir de celle à 1h30, semble mieux correspondre à leur préférence. Il est donc plus compréhensible de ne pas trouver d'effet de la tâche motrice interférente sur la perception de ces formes chez les gauchers. Des résultats comparables ont en effet été mis en évidence chez les participants droitiers, pour qui nous n'observons aucun effet de la tâche

motrice interférente réalisée avec la main dominante sur les formes non préférentielles sur le plan moteur.

Au vu de ces résultats, il aurait sans doute été plus pertinent de réaliser une autre expérience qui intégrerait cette variable d'orientation dans le plan expérimental et ainsi nous permettrait de comparer les deux populations de participants en tenant compte de leur orientation préférentielle. De la même manière, afin de coller au plus près avec les préférences motrices de nos deux populations, il nous aurait été utile d'enregistrer les préférences motrices de chaque participant dans les deux orientations au cours d'une première session expérimentale. Cette procédure nous aurait permis de réellement adapter les formes de la tâche visuelle aux préférences motrices des participants, plutôt que de réaliser la catégorisation préférentielle vs. non-préférentielle a posteriori. Ainsi, les réponses des deux populations de participants, droitiers et gauchers, auraient été analysées en fonction des préférences motrices définies individuellement et des orientations préférentielles. Cette expérience n'a pu être réalisée dans le cadre de ce travail de thèse, nous espérons pouvoir la réaliser prochainement.

4. Synthèse

L'objectif de ces deux études était de fournir des évidences comportementales de l'existence d'un rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques. Pour ce faire, nous avons mis en œuvre un protocole de tâche duelle au cours duquel les participants devaient produire simultanément une tâche motrice impliquant leur main droite ou gauche et une tâche de discrimination visuelle d'ellipses. Nous faisons l'hypothèse que si le cortex moteur primaire jouait un rôle dans la perception visuelle de formes graphiques, alors les performances des participants dans une tâche de discrimination visuelle devraient être dépendantes de la sollicitation du cortex moteur primaire par la tâche motrice. De plus, l'écriture étant une habileté motrice extrêmement latéralisée, nous pensions que la sollicitation par la tâche motrice du cortex moteur primaire associée à notre main dominante devrait avoir un impact plus important sur la discrimination visuelle que lors de la sollicitation du cortex moteur primaire de la main non dominante. Cette hypothèse a été testée séparément chez deux populations de participants : des droitiers et des gauchers.

Les résultats obtenus sont relativement contrastés. Bien que chez les participants gauchers aucun effet ne soit observé, nous constatons néanmoins que la tâche motrice réalisée avec la main droite pourrait avoir des conséquences sur la perception visuelle de traces graphiques préférentielles. Les résultats obtenus chez les droitiers sont bien plus éloquents. En effet, chez eux, nous avons constaté un coût dû à une tâche motrice concurrente mobilisant la main dominante, sur les performances dans la discrimination visuelle d'ellipses. Cet effet semble être spécifique à la perception visuelle de formes considérées comme préférentielles sur le plan moteur. Ces résultats sont totalement compatibles avec notre hypothèse de départ et fournissent des preuves comportementales de l'existence d'un rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle. Tout se passe comme si lorsque les participants doivent discriminer visuellement des formes graphiques, ils font appel aux représentations motrices de ces dernières afin de désambigüiser la situation perceptive (Longcamp et al., 2006). Ainsi, si l'on empêche la mobilisation de ces représentations motrices en impliquant le cortex moteur primaire dans la production d'une tâche motrice concurrente, la qualité de la discrimination visuelle s'en trouve diminuée. Cette dégradation des performances visuelles affecte uniquement les formes pour lesquelles les représentations motrices sont les plus développées, c'est-à-dire, celles correspondant aux formes que le participant préfère produire. Cependant, cette interprétation est mise à mal par les résultats obtenus chez les gauchers. Bien que ces derniers ne remettent pas fondamentalement en cause les conclusions obtenues chez

les droitiers, force est de constater qu'ils n'apportent pas d'arguments forts en leur faveur. Nous pouvons néanmoins faire l'hypothèse que l'absence d'effet de la tâche motrice sur les performances visuelles des participants gauchers serait due à l'utilisation d'un paradigme non optimal pour ces participants. En l'occurrence, nous pensons que les ellipses qui ont été considérées comme préférentielles sur le plan moteur ne correspondent pas réellement aux préférences motrices des participants. Pour des raisons liées à la mécanique de la main, leurs préférences motrices sont plus marquées pour des ellipses comparables orientées à 10h30 (Dounskaia et al., 2000; Van Sommers, 1984). Or, notre étude ne comportait aucune ellipse dans cette orientation, ni pour la tâche graphomotrice de contrôle, ni pour la tâche de discrimination visuelle. Il est donc probable que nous n'observions aucun effet de la tâche motrice interférente car les ellipses perçues ne correspondent pas à ce que les gauchers préfèrent produire, rendant celles qui ont été proposées aux gauchers comparables aux ellipses considérées comme non préférentielles chez les droitiers.

Bien que les résultats obtenus chez les gauchers nuancent légèrement ceux des droitiers, nous pensons que, globalement, ces études tendent à confirmer l'implication du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de formes graphiques. Ces observations sont en accord avec les théories de la simulation motrice ou encore avec les modèles de résonance (Jeannerod, 2001; Viviani, 2002). De plus, elles confirment l'hypothèse selon laquelle la simple observation d'images statiques suggérant un mouvement pourrait solliciter les représentations motrices nécessaires à produire ce résultat (et donc possiblement M1). Enfin, ces résultats fournissent un argument de plus en faveur de l'intégration de M1 dans le système miroir chez l'homme (Fadiga et al., 1995; Kilner et al., 2009).

Néanmoins, pour confirmer ce rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception de traces graphiques, il convient de réaliser des études complémentaires en utilisant des méthodes propres aux neurosciences. Grâce à ces techniques, nous tenterons de comprendre le rôle fonctionnel de cette activation motrice dans la perception visuelle. Nous tenterons en particulier d'identifier l'instant où cette activation de M1 impacte le traitement visuel de traces graphiques.

Chapitre 4

Etudes neurophysiologiques : L'activité du cortex moteur primaire a-t-elle un impact sur le traitement visuel de traces graphiques ?

1. Introduction

Après avoir vérifié sur le plan comportemental que les réseaux moteurs participent à la perception visuelle de formes graphiques, nous avons pour ambition, dans ce second chapitre, d'identifier les corrélats cérébraux des interactions perceptivo-motrices mises en jeu dans la perception visuelle de formes graphiques. Plus particulièrement, nous souhaitons clarifier le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de ces formes. Bien qu'il ait été montré récemment que le traitement visuel de lettres manuscrites active des régions impliquées dans le contrôle et l'exécution de l'action (Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006), nous ne disposons que de peu d'informations sur le réel rôle de cette activation motrice dans la chaîne de traitement visuel. Cette activation des régions dévolues au contrôle de l'action a-t-elle un réel impact sur le traitement visuel de lettre ou est-ce simplement un épiphénomène dû à l'apprentissage conjoint de l'écriture et de la lecture et n'ayant pas de réel rôle fonctionnel ?

Afin de répondre à cette question, nous étudierons dans ce second chapitre, **la dynamique temporelle d'interaction entre le niveau d'activité de M1 et les traitements perceptifs visuels de formes graphiques**. Il s'agit de préciser l'instant où les systèmes moteur et visuel interagissent au cours du traitement visuel de formes graphiques afin de comprendre en quoi les informations motrices sont nécessaires à ce traitement visuel. Pour ce faire, nous avons utilisé une nouvelle fois le paradigme de la double tâche dans le but de manipuler l'état d'activation du cortex moteur durant la perception visuelle de formes. Dans cette expérimentation, contrairement aux mesures comportementales réalisées dans la première partie de ce manuscrit, nous avons utilisé l'électroencéphalographie (EEG) et plus particulièrement la technique des potentiels évoqués visuels (ERPs), afin d'enregistrer

directement les variations de courants électriques générées par le traitement visuel de formes graphiques. Les différentes étapes de traitement visuel de formes telles que des ellipses n'étant, pour le moment, pas encore bien documentées avec ce type de techniques, nous avons choisi de conduire notre expérimentation avec un autre type de formes graphiques : les lettres. Avant d'étudier le rôle fonctionnel de l'activation du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de lettres manuscrites, il convient dans un premier temps de s'assurer que cette activation motrice est dépendante des informations motrices contenues dans la lettre comme Longcamp et collaborateurs l'ont montré (2006, 2011). Si cette hypothèse est vraie, nous devrions trouver une gradation dans le niveau d'activation du cortex moteur primaire en fonction du niveau de familiarité motrice de la lettre. Cette activation de M1 sera quantifiée par la réactivité des oscillations cérébrales autour de 20 Hz au dessus du cortex moteur. De plus, nous profiterons de cette expérimentation pour recueillir des données comportementales relatives au traitement visuel de lettres. En effet, si bon nombre d'études font des hypothèses sur des différences de traitements visuels entre les lettres manuscrites et les lettres d'imprimerie, il y a, à notre connaissance, relativement peu d'études comportementales qui se soient intéressées à cette distinction.

2. Le traitement visuel de lettres dépend-t-il de notre capacité à les produire : familiarité motrice et activation du cortex moteur primaire durant la perception visuelle de lettres d'imprimerie et manuscrites.

Wamain Y., Tallet J., Zanone P.G., Longcamp M. (in preparation). Does visual processing of letters depend on our ability to write them? An EEG study of the motor familiarity effect.

2.1. Méthode

2.1.1. Participants

Seize volontaires (9 hommes et 7 femmes, moyenne d'âge = 25.3; écart-type = 4.44) ont accepté de participer à cette expérience. Un participant a été exclu des analyses statistiques à cause de la mauvaise qualité de son signal EEG. Les quinze restant étaient droitiers selon le test de latéralité d'Edimbourg (score moyen = 87; écart-type = 12.7 selon Oldfield, 1971), écrivaient peu ou pas avec leur main gauche et ne pratiquaient aucune activité physique ou musicale impliquant leurs mains. Aucun des participants ne présentait de problèmes liés à la dyslexie ni d'antécédents neurologiques.

2.1.2. Matériel

Quatorze lettres minuscules (a, c, e, f, g, h, j, k, l, r, s, t, y et z) ont été utilisées comme stimuli. Ces lettres ont été choisies parce qu'elles sont non ambiguës avec leur image en miroir. Trois Types de Lettres ont été présentées aux participants : des lettres d'imprimerie (Nosuka), les propres lettres manuscrites du participant et des lettres manuscrites appartenant à un autre participant. L'ensemble des lettres manuscrites a été recueilli pour chaque participant avant la première session expérimentale. Un observateur indépendant a ensuite apparié les productions des participants deux à deux, afin que leur écriture ne se ressemblent pas. Les lettres manuscrites produites par chaque participant sur des transparents recréant les lignes (et interlignes) d'un cahier traditionnel ont ensuite été numérisées et uniformisées afin de les rendre équivalentes en taille, luminance (luminance moyenne = 66.56 cd/m²), contraste et largeur de trait (Figure 31). Elles ont été présentées en noir, à l'intérieur d'un carré grisé de 400 × 400 pixels, apparaissant sur un écran noir. La présentation des stimuli a été réalisée sur un PC à l'aide du logiciel Présentation 0.81 (<http://www.neurobs.com>, Neurobehavioral Systems Inc., Albany, CA).

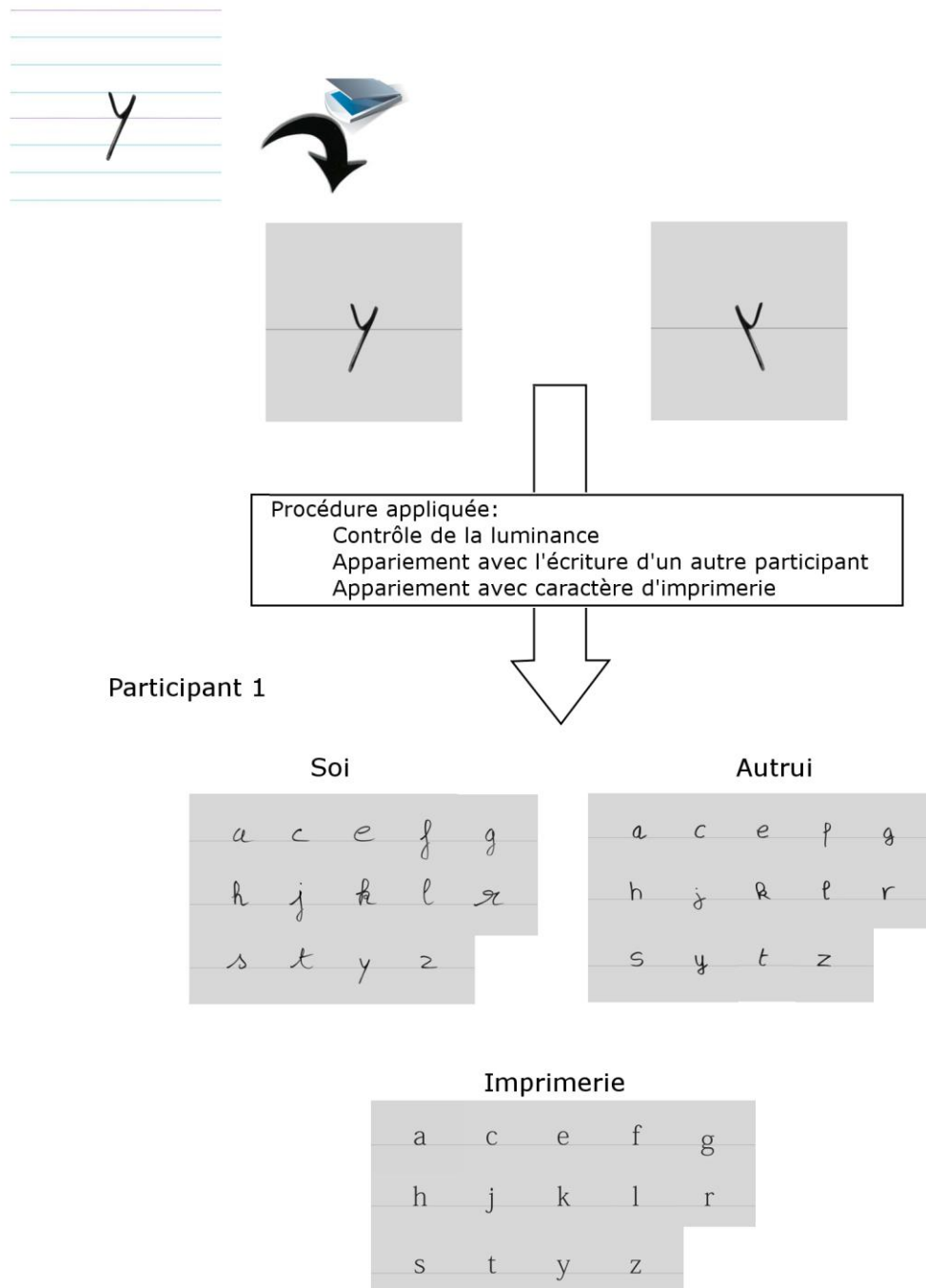


Figure 31: Procédure de recueil et de traitement de l'écriture des participants. Lors d'une session antérieure à la première session expérimentale, nous avons demandé à chaque participant de produire les 14 lettres (a, c, e, f, g, h, j, k, l, r, s, t, y, z) à l'aide d'un feutre noir sur un transparent. Les interlignes d'un cahier traditionnel (agrandies : interligne égal à 1cm) guidaient le participant sur la taille de la lettre à produire. Chaque lettre a été produite 5 fois et l'ordre a été contrebalancé entre les participants. Ils avaient pour consigne d'écrire le plus spontanément possible. Un exemplaire de ces lettres a été choisi et numérisé, puis disposé au milieu d'un carré gris de 400 pixels de côté pour la présentation visuelle. L'image en miroir de chaque lettre a été générée par rotation de l'image selon l'axe vertical. Chaque écriture a ensuite subi une procédure de contrôle de luminance et de contraste. Ces critères ont été pris en compte par l'observateur indépendant chargé d'apparier les participants deux à deux. Ce dernier avait pour but de faire des groupes dont l'écriture se ressemblait peu. Enfin, des exemplaires d'imprimerie ayant les paramètres de contraste et de luminance les plus proches ont été associés à chacun des groupes de participants de sorte que trois types de lettres soient systématiquement présentées aux participants (Soi, Autrui et Imprimerie)

Les participants étaient assis à une distance de 114 cm d'un écran d'ordinateur (1280 × 1024, 100 Hz) dans une salle obscure. Ils avaient pour consignes de maintenir leur regard fixé au centre de l'écran et d'éviter au maximum les mouvements de tête (Figure 32).

Deux boutons réponses étaient placés sous les pieds des participants et connectés à une carte d'acquisition analogique (NI PCI-6503) permettant une précision temporelle de l'ordre de 1 ms.

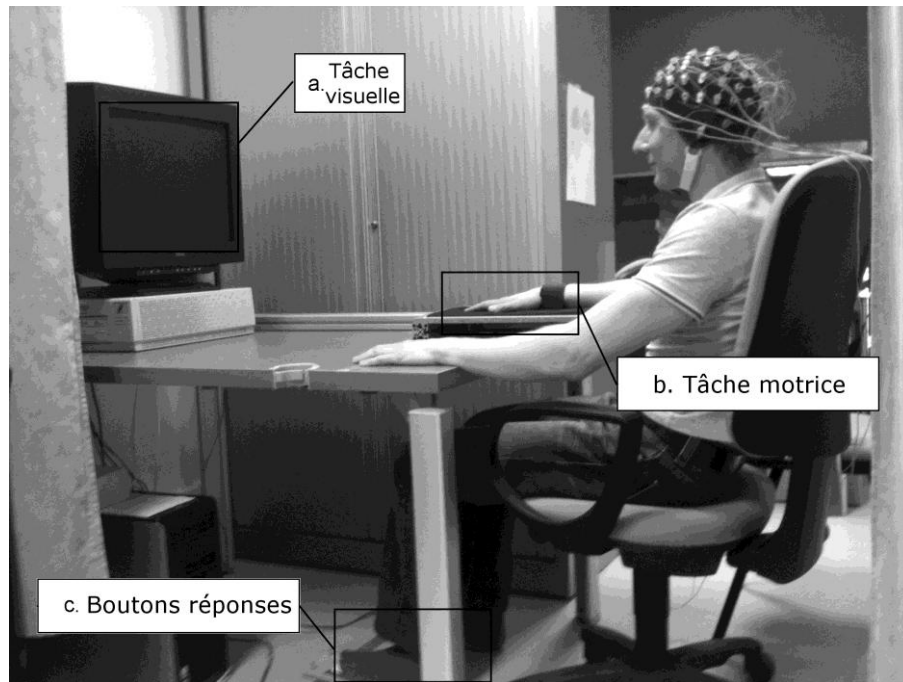


Figure 32: Photographie du protocole expérimental (a) Dispositif de présentation des stimuli visuels (Logiciel Presentation et écran avec fréquence de rafraichissement 100 Hz). (b) Dispositif de recueil de performance de la tâche motrice interférente. (c) Boutons-réponse. Durant la totalité de l'expérience, le signal EEG du participant est enregistré au moyen des 64 électrodes actives du système Biosemi Active Two.

Le signal EEG a été enregistré de manière continue via le système Biosemi Active Two et ses 64 électrodes actives montées sur un bonnet élastique (10-20 International System Electro-Cap Inc). L'impédance de l'ensemble des électrodes a été maintenue en dessous de 5 k Ω . Deux électrodes additionnelles (EOG) ont été utilisées afin de détecter les mouvements des yeux ainsi que les clignements (une placée sur le canthi latéral et l'autre positionnée sous l'œil). Après détermination du site optimal de placement des électrodes EMG, la peau des participants a été soigneusement rasée puis nettoyée à l'alcool (Hermens, Freriks, Disselhorst-Klug, & Rau, 2000). Deux de ces électrodes (distance inter-électrode : 1cm) ont été apposées sur le muscle *extensor digitorum communis* du bras droit et le signal recueilli à été enregistré à une fréquence d'échantillonnage de 1024 Hz (Figure 33).

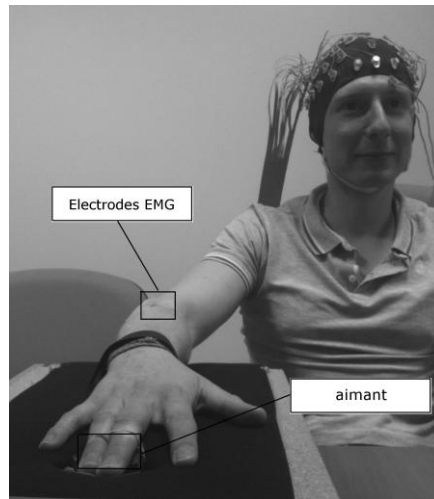


Figure 33: Photographie présentant le dispositif de recueil des performances de la tâche motrice interférente : Un aimant a été fixé sur les dernières phalanges de deux doigts (majeur et annulaire) de la main droite des participants. Ainsi, lorsque les participants produisaient une extension de leur poignet, cet aimant actionnait un interrupteur magnétique, nous permettant ainsi d'identifier l'instant où le mouvement débutait. Deux électrodes externes du système Biosemi ont été positionnées sur le muscle *extensor digitorum communis* afin de recueillir le signal EMG.

2.1.3. Procédure

Les participants ont été soumis à deux sessions expérimentales séparées de 1 à 6 jours (en moyenne 2 jours). Lors de la première session, deux tâches ont été demandées à chaque participant. L'une consistait à produire un mouvement d'extension du poignet et de la main dominante à intervalle d'environ 5 s. Cette tâche a été choisie dans le but d'identifier chez chaque participant les régions motrices impliquées dans la préparation et l'exécution de l'action. L'autre tâche était une tâche de discrimination visuelle, au cours de laquelle il devait juger si la lettre présentée apparaissait dans une orientation normale ou dans une orientation en miroir. Durant la totalité de cette première session expérimentale, le signal cérébral de chaque participant (EEG) a été enregistré, de même que le signal EMG du muscle *extensor digitorum communis* du bras droit (extenseur du poignet). Lors de la seconde session, les participants ont été soumis à une tâche de discrimination visuelle similaire à celle de la première session mais au cours de laquelle seules les réponses comportementales ont été enregistrées, afin de déterminer le taux d'erreur et le temps de réponse).

2.1.3.1. Tâche motrice

Les participants devaient réaliser 2 blocs de 50 extensions du poignet droit à intervalle de 5 s environ. Afin d'aider les participants à maintenir cet intervalle temporel entre chaque mouvement, une session de familiarisation a été introduite. Au cours de cette session, les participants devaient synchroniser leur extension du poignet avec un signal auditif

apparaissant toutes les 5 s. Après cette brève familiarisation de 2 minutes en moyenne, plus aucun stimulus auditif n'était donné aux participants qui devaient ainsi spontanément produire l'extension du poignet à intervalles réguliers d'environ 5 s.

2.1.3.2. Tâche de discrimination visuelle : session EEG

A chaque essai, les participants devaient discriminer l'orientation de la lettre présentée. Ils devaient répondre en appuyant avec leur pied sur un bouton réponse à chaque fois qu'une lettre en miroir était présentée (Figure 32). L'utilisation du pied droit ou gauche pour la réponse a été contrebalancée entre les participants. Les trois Types de Lettres (imprimerie, manuscrite par soi, manuscrite par autrui, 200 ms de présentation) étaient présentés dans les deux orientations (Normale ou Miroir) dans un ordre aléatoire et avec un intervalle inter-stimuli variant aléatoirement entre 2.25 et 4 s. Durant cet intervalle inter-stimuli, une croix de fixation s'affichait au centre de l'écran. La tâche se composait de 4 blocs de 99 essais (27 pour chaque Type de Lettres, 6 lettres en miroir et 10 essais sans aucune image présentée). Il est important de noter que cette tâche a été choisie dans le but de maintenir l'attention des participants sur les lettres présentées et que seuls les essais impliquant les lettres dans leur orientation normale ont été analysés.

2.1.3.3. Tâche de discrimination visuelle : session comportementale

Exactement comme lors de la première session expérimentale, mais sans l'enregistrement EEG, les participants devaient identifier l'orientation de la lettre présentée. Les mêmes trois Types de Lettres (Soi, Autrui, Imprimerie) étaient toujours présentées dans les deux orientations (Normale ou Miroir) mais le déroulement d'un essai différait légèrement de celui de la première session expérimentale. Pour une durée totale de 3300 ms, un essai expérimental se composait de trois images successives : une croix de fixation (1000 ms), la lettre (200 ms) et un point d'interrogation rouge (2100 ms). Ici, les participants devaient répondre à chaque essai, en pressant avec leur pied sur le bouton réponse correspondant. L'association entre le pied de réponse (droit ou gauche) et la signification de la réponse (orientation normale ou en miroir) a été contrebalancée entre les participants. Les participants avaient pour consigne de répondre le plus vite et le plus exactement possible à la tâche. Cette tâche se composait de 168 essais (28 essais \times 2 Orientations \times 3 Types de Lettre).

2.1.4. Traitement de données

2.1.4.1. Données EEG

Le signal EEG a été enregistré à fréquence d'échantillonnage de 1024 Hz, filtré (à 0,5 Hz) à l'aide du logiciel EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004), puis re-référencé sur la base d'une référence moyenne. Dans le but de corriger les artéfacts liés aux clignements oculaires, une procédure de correction basée sur ICA (Independent Component Analyses) a été utilisée. Par la suite, concernant la tâche motrice, le signal EEG a été découpé en époques de 4,5 s autour du début du mouvement d'extension du poignet (avec 1 s en pré-mouvement). Pour la tâche visuelle, la même procédure a été appliquée afin de réaliser des époques de 2 s autour de la présentation de la lettre (avec 500 ms en pré-stimuli). Le signal a ensuite été réaligné autour de 0, en soustrayant à chaque point la moyenne de l'ensemble de l'époque. A l'aide du logiciel FIELDTRIP, le signal enregistré sous chacune des électrodes a été décomposé en temps-fréquences en utilisant la méthode des ondelettes de Morlet ($n=7$). La moyenne de l'énergie pré-événement (-400 à -50 ms pour la tâche visuelle et de -900 à -500 ms pour la tâche motrice) a été considérée comme ligne de base et soustrait à chaque point pour chacune des fréquences. Enfin, afin de quantifier l'activité du cortex moteur primaire, nous avons moyenné l'énergie du signal entre 13 et 21 Hz (Mima et al., 1998). Pour l'ensemble des participants, nous avons considéré l'activité sous les électrodes C3 et C5 comme représentative de l'activité du cortex moteur primaire. Comme le montre la Figure 34, c'est sous ces électrodes que la réactivité des ondes à ~20 Hz est maximale après la réalisation d'un mouvement de la main dominante (mouvement induisant une suppression puis un rebond ; Pfurtscheller & da Silva, 1999). La moyenne de l'énergie du signal a également été calculée sous les électrodes homologues dans l'hémisphère droit (C4-C6 au-dessus du cortex moteur ipsilatéral à la main sollicitée).

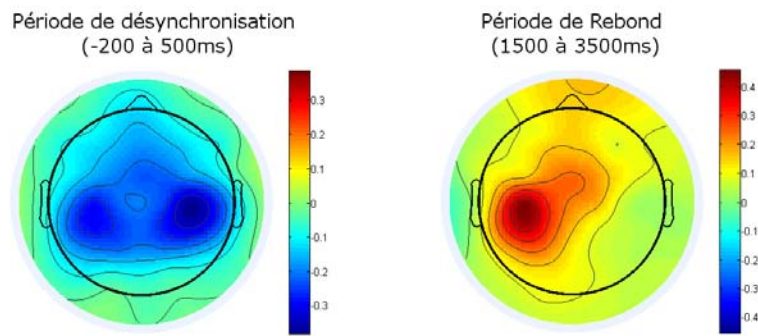


Figure 34: Distribution topographique de l'énergie du signal autour de 20 Hz (13-21 Hz), pour l'ensemble des participants, lors de deux fenêtres temporelles centrées sur le début du mouvement d'extension de la main dominante (droite). Deux états successifs du cortex moteur ont été repérés : un état d'activation (à gauche) qui se traduit par une diminution de l'énergie du signal autour de 20 Hz (désynchronisation entre -200 et 500 ms) et un état de repos (à droite) se caractérisant par une augmentation de l'énergie du signal autour de 20 Hz (rebond entre 1500 et 3500 ms après le début du mouvement). Sur la base de ces distributions topographiques, la moyenne du signal sous les électrodes C3-C5 (et ses homologues C4-C6) a été choisie comme étant représentative de l'activité au-dessus du cortex moteur primaire.

Concernant la tâche visuelle, l'énergie du signal a été calculée entre 13 et 21 Hz pour chacun des Types de Lettre (Soi, Autrui et Imprimerie) et chacune des Régions repérées à l'aide de la tâche motrice (Gauche ou Droite). Partant du constat que l'énergie du signal sous ces deux régions d'intérêts décrit deux états différents (Désynchronisation et Rebond des oscillations à ~20 Hz), nous avons réalisé deux analyses statistiques sur des fenêtres temporelles différentes. L'énergie du signal a ainsi été moyennée sur une fenêtre temporelle de 200 ms approximativement centrée autour du maximum de Désynchronisation ou de Rebond observés après la présentation visuelle. Ainsi sur chacune des fenêtres temporelles (300-500 ms pour la désynchronisation et 700-900 ms pour le Rebond), une ANOVA avec le Type de Lettre (Soi, Autrui, Imprimerie) et la Région (Gauche, Droite) comme facteurs à mesures répétées, ont été conduites.

2.1.4.2. Données EMG

A l'aide du logiciel Matlab, une succession de filtres a ensuite été appliquée au signal (filtre de type Butterworth d'ordre 4, sans déphasage temporel : Filtre passe-bande entre 20 et 400 Hz, puis filtre coupe-bande entre 45 et 55 Hz) avant de le ré-aligner autour de zéro en soustrayant à chaque essai sa propre moyenne. Pour déterminer les phases d'activation musculaire, l'enveloppe du signal EMG a été calculée en appliquant un filtre passe-bas de 50 Hz sur le signal EMG redressé (valeur absolue du signal brut ; Solnik, Rider, Steinweg, DeVita, & Hortobagyi, 2010). Au même titre que le signal EEG, le signal EMG a été ensuite découpé en époques de 2750 ms avec 750 ms de pré-événement (le début du mouvement pour

la tâche motrice ou l'apparition de la lettre pour la tâche visuelle). Le muscle est considéré comme actif lorsque son enveloppe dépasse un seuil (Kellis, 1998). Pour chaque muscle, ce seuil de significativité a été calculé pour chacune des conditions expérimentales et chacun des participants. Ce seuil correspond 2 fois l'écart-type du signal EMG au cours d'une phase de repos (ici une fenêtre de 500 ms pré-événement débutant à -750 ms).

2.1.4.3. Données comportementales

L'ensemble de réponses comportementales recueillies au cours de la session comportementale de la tâche de discrimination visuelle nous a permis de calculer les taux d'erreur ainsi que les temps de réponse correcte pour chacun des Types de Lettres (Soi, Autrui, Imprimerie) présentées dans chaque orientation (Normale et en Miroir). L'analyse statistique réalisée consistait en une ANOVA à deux facteurs à mesures répétées : Le Type de Lettre (Soi, Autrui et Imprimerie) et leur Orientation (normale ou en miroir).

2.2. Résultats

2.2.1. Données EEG

La Figure 35 présente les cartes Temps-fréquences obtenues pour les 3 Types de Lettres (Soi, Autrui, Imprimerie) en fonction des deux Régions d'intérêt (Gauche : C3-C5 et Droite : C4-C6) déterminées sur la base de la tâche motrice.

Fenêtre 300-500 ms : Dans un premier temps, afin de vérifier si la présentation de lettre induit une modification de l'énergie du signal à 20 Hz dans la fenêtre 300-500 ms, nous avons comparé les valeurs d'énergie dans les différentes conditions à 0. Ces comparaisons ont révélé que seules les lettres manuscrites par soi induisaient une diminution de l'énergie du signal autour de 20 Hz dans la fenêtre temporelle 300-500 ms ($t_{14} = 3.62$; $p < 0.005$). De plus, l'ANOVA à mesures répétées conduite sur l'énergie moyenne du signal entre 13 et 21 Hz a révélé un effet d'interaction entre la Région et le Type de Lettre présenté (Figure 36 ; $F(2,28) = 3.95$, $p < .05$). Les comparaisons post-hoc réalisées (Figure 36) ont révélé que seule l'énergie du signal entre 13-21 Hz induit par les propres lettres manuscrites du participant au-dessus du cortex moteur gauche différait de celle induite par ces mêmes lettres au-dessus du cortex moteur droit ($p < 0.01$), ainsi que de celle induite par les lettres d'imprimerie au-dessus du cortex moteur gauche ($p < 0.05$).

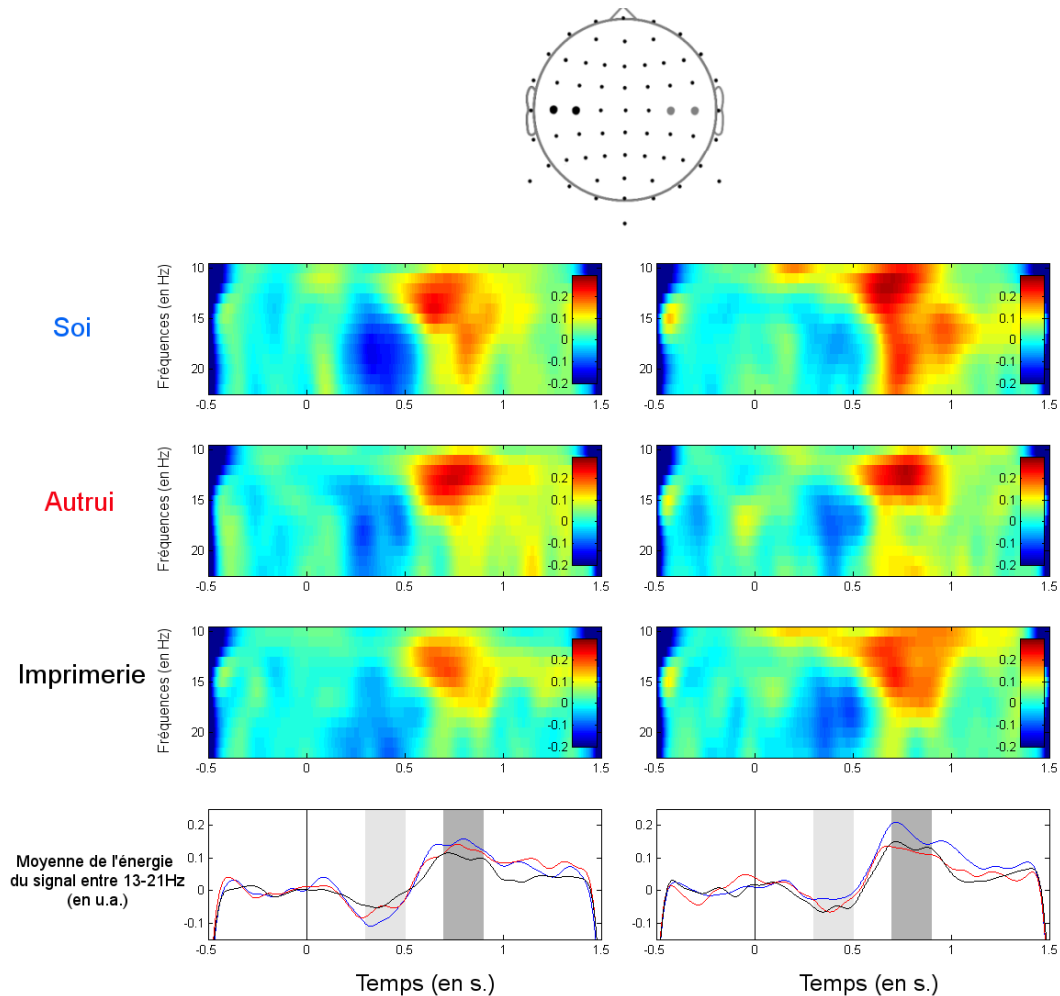


Figure 35: (a) Cartes temps-fréquences moyennes calculées entre 10 et 25 Hz au-dessus du cortex moteur gauche (C3-C5) et droit (C4-C6) en fonction des 3 Types de lettres présentées (Soi, Autrui et Imprimerie). Le 0 correspondant à l'instant où la lettre apparaît. (b) Moyenne de l'énergie du signal autour de 20 Hz (13-21 Hz) en fonction du Type de lettres présentées (Soi en bleu, Autrui en rouge et Imprimerie en noir) et de la Région considérée (Droite ou Gauche). Les deux aires apparaissant en grisées représentent les périodes de 200 ms sur lesquelles les analyses statistiques ont été conduites (en gris clair, la fenêtre 300-500 ms = période de désynchronisation, en gris foncé, la fenêtre 700-900 ms = période de rebond)

Fenêtre 700-900 ms : De la même manière que pour la fenêtre temporelle précédente, afin de vérifier si la présentation de lettre induit une modification de l'énergie du signal à 20 Hz dans la fenêtre 700-900 ms, nous avons comparé les valeurs d'énergie dans les différentes conditions à 0. Ces comparaisons ont révélé que seules les lettres manuscrites par autrui induisaient une augmentation de l'énergie du signal autour de 20 Hz dans la fenêtre temporelle 700-900 ms au-dessus du cortex moteur gauche ($t_{14} = 3.37$; $p < 0.005$) alors que seules les lettres manuscrites par soi induisaient un patron de résultats similaire au-dessus du cortex moteur droit ($t_{14} = 4.03$; $p < 0.005$). De plus, l'ANOVA à mesures répétées conduite sur l'énergie moyenne du signal entre 13 et 21 Hz ne révèle aucun effet principal, ni d'interaction entre la ROI et le Type de Lettre présentée.

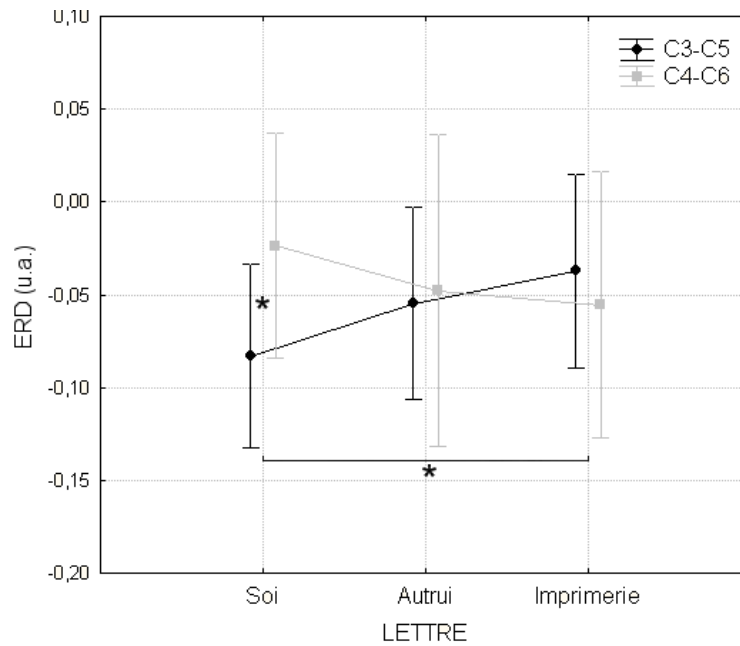


Figure 36: Energie du signal entre 13 et 21 Hz pour chacune des Régions considérées (en noir : gauche, et en gris : droite) en fonction du Type de lettres présentées (Soi, Autrui et Imprimerie), dans la fenêtre 300-500 ms. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95%.

2.2.2. Données EMG

La Figure 37 représente l'évolution du signal EMG en fonction du temps pour les différentes conditions de la tâche visuelle chez un participant représentatif du groupe. En comparant, cette activation EMG à celle enregistrée durant la production de la tâche motrice, il est apparu clairement qu'aucune des conditions de la tâche visuelle n'induit d'activation musculaire au niveau du muscle *extensor digitorum communis*.

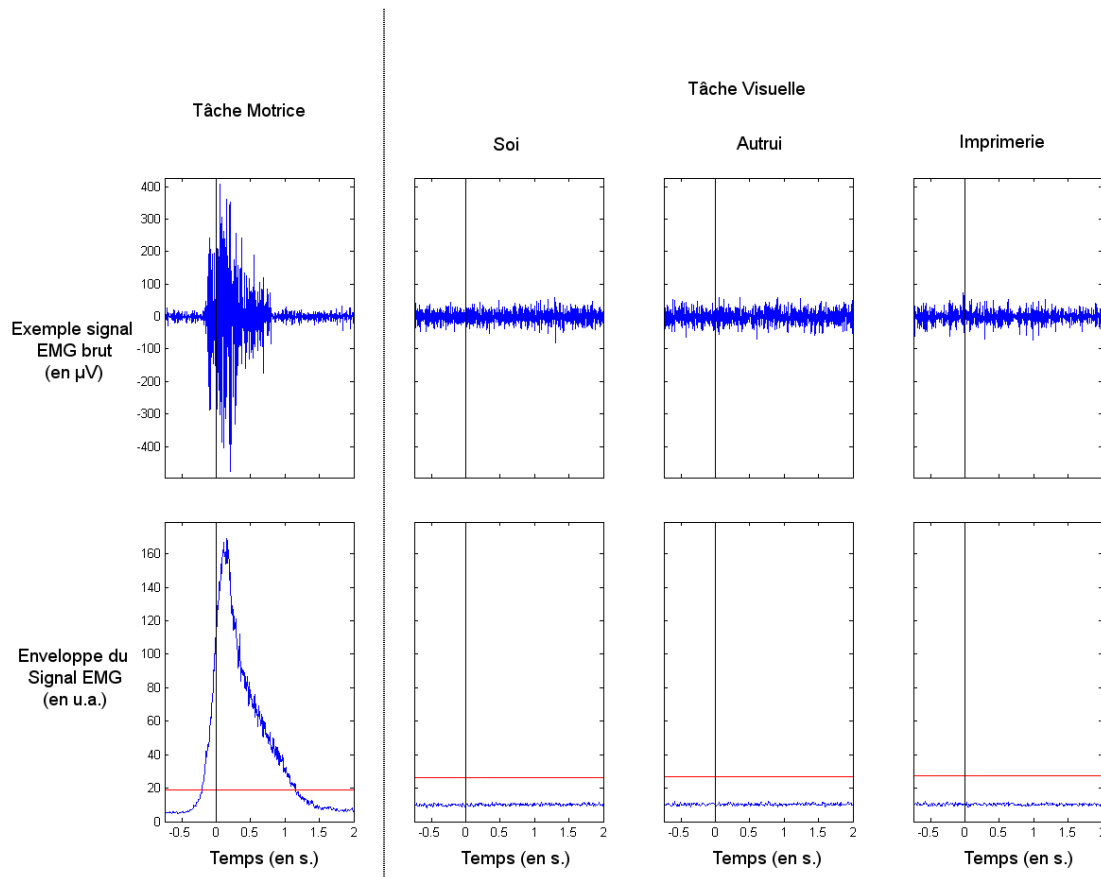


Figure 37: Evolution du signal EMG brut chez le participants n°13 (partie haute) ainsi que de l'enveloppe moyenne du signal EMG (partie basse) du muscle *extensor digitorum communis* du bras droit durant la tâche motrice et les trois conditions de la tâche visuelle (Soi, Autrui, Imprimerie). La droite rouge correspond au seuil à partir duquel on considère que le muscle est en activité (Kellis et al., 1998). Dans la tâche motrice, le 0 correspond à l'instant où le mouvement est déclenché, alors que dans la tâche visuelle, il correspond à l'instant où les différents types de lettres apparaissent.

2.2.3. Données comportementales

L'ANOVA conduite sur le taux d'erreur n'a révélé qu'un effet principal de l'Orientation des lettres ($F(1,13) = 5.23, p < .05$) montrant ainsi que le taux d'erreur était plus important lorsque les lettres étaient présentées dans leur orientation en miroir comparé à l'orientation normale. Le temps de réponses correctes est présenté en Figure 38. Une interaction entre l'Orientation et le Type de Lettre présenté a été révélée par l'ANOVA menée sur les Temps de réponses correctes ($F(2,26) = 6.12, p < .01$). Les comparaisons post-hoc réalisées pour préciser cet effet d'interaction ont révélé que seuls les temps de réponses correctes pour les lettres d'imprimerie différaient entre les deux orientations ($F(1,13) = 12.21, p < .005$). L'ensemble des autres comparaisons ne montraient aucun effet significatif.

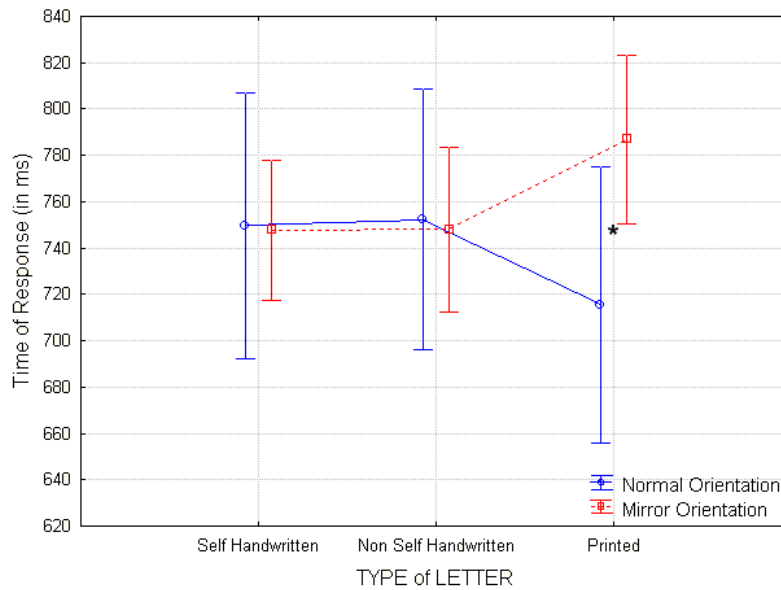


Figure 38: Temps de réponse pour chacune des Orientations (en bleu : orientation normale, et en rouge : orientation en miroir) en fonction du Type de lettre présenté (Soi, Autrui et Imprimerie).

2.3. Discussion

Cette expérimentation a été réalisée dans une double optique : 1) clarifier si le niveau d'activation du cortex moteur primaire est dépendant des informations motrices contenues dans la lettre et 2) fournir des données comportementales quant au traitement visuel de lettres manuscrites versus d'imprimerie. Pour ce faire, nous avons repris le paradigme expérimental utilisé par Longcamp et al. (2006). L'EEG et plus particulièrement les analyses en temps-fréquences, nous ont permis de quantifier le niveau d'activation des régions motrices impliquées dans la planification et l'exécution d'une action de notre main dominante lors de la perception de lettres présentées en condition statique. Les analyses conduites tant sur le plan neurophysiologique que comportemental se sont donc attachées à étudier la perception visuelle de lettres à la lumière de leur niveau de familiarité motrice.

Le principal résultat de cette étude révèle que le cortex moteur primaire est d'autant plus sollicité par la perception visuelle de lettres que nous possédons d'indices sur la manière de les produire. En effet, une gradation claire de l'énergie du signal au-dessus du cortex moteur a été notée dans une fenêtre de 300-500 ms après l'apparition de la lettre. Comme le révèle l'interaction entre la région et le type de lettres présenté, cette gradation compatible avec le niveau de familiarité motrice de la lettre n'est présente qu'au-dessus du cortex moteur primaire gauche. Plus la lettre est proche de ce que l'observateur sait produire, et plus forte est la désynchronisation des oscillations à 20 Hz au-dessus du cortex moteur primaire, ce qui témoigne de son état d'activation. De plus, il est également important de noter que la latence

avec laquelle nous observons notre effet d'interaction (300-500 ms) est connue pour correspondre à l'instant où le cortex moteur primaire s'active lors de la perception d'images impliquant un mouvement (Nishitani et al., 2002). Tout comme Longcamp et collègues, ces auteurs font l'hypothèse que les observateurs simulent mentalement le mouvement nécessaire à produire l'image observée, ce qui se traduit par une activation des régions motrices impliquées dans le contrôle de ces mouvements et notamment de M1. Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse puisqu'ils révèlent une plus forte activation des régions motrices dévolues au contrôle de la main dominante lors de l'observation de stimuli graphiques. De plus, cette simulation serait d'autant plus précise que la lettre observée est proche de ce que l'observateur sait effectivement produire, comme en témoigne la gradation de l'activation motrice en fonction de la familiarité motrice de la lettre au-dessus du cortex moteur primaire gauche. Les résultats sur la fenêtre temporelle 700-900 ms sont plus difficilement interprétables. En effet, même s'ils révèlent que les lettres manuscrites induisent une augmentation de l'énergie du signal à droite pour les lettres produites par soi et à gauche pour les lettres produites par autrui, nous n'observons aucune différence dans l'analyse statistique réalisée entre les 3 types de lettres. Ces données tendent à montrer qu'un rebond des oscillations autour de 20 Hz au-dessus du cortex moteur apparaît approximativement 700 ms après la présentation de lettre, mais que cet événement ne semble pas être dépendant du type de lettre observée. L'observation de ces deux états successifs d'activité du cortex moteur durant la perception visuelle de lettre constitue un argument de plus en faveur de la théorie de simulation mentale. Traditionnellement observée lors de l'exécution d'un mouvement, cette succession d'états est aujourd'hui mise en évidence lors de la perception visuelle de caractère traduisant une activation du cortex moteur primaire (Neuper & Pfurtscheller, 1996; Pfurtscheller & da Silva, 1999). En montrant que le niveau d'activation du cortex moteur varie en fonction de la capacité des observateurs à produire la lettre qu'ils observent, nous confirmons que la simulation mentale pourrait être à la base du statut particulier des lettres manuscrites sur le plan perceptif (Babcock & Freyd, 1988; Freyd, 1983b; Orliaguet, Kandel, & Boe, 1997; Yeh & Li, 2003).

En ce qui concerne les données EMG, nous n'avons constaté aucune activité EMG du muscle responsable de l'extension du poignet (*extensor digitorum communis*) durant la présentation visuelle des 3 types de lettres. Ce dernier pourtant traditionnellement sollicité dans les tâches d'écriture n'est donc pas activé durant l'observation du résultat de ces dernières. Nous

pouvons donc en conclure que l'activation de M1 repérée grâce à l'analyse de la réponse induite ne se traduit pas par des conséquences sur le plan périphérique.

Concernant les données comportementales recueillies, même si aucune relation claire n'a été observée avec le niveau de familiarité motrice des lettres, deux résultats majeurs peuvent néanmoins être évoqués. Le premier révèle que le nombre d'erreur varie en fonction de l'orientation des lettres : Les lettres présentées en miroir induisent un plus grand nombre de réponses erronées que les lettres présentées dans l'orientation en miroir. Ces résultats sont en accord avec les résultats de Hamm et ceux de Longcamp (Hamm, Johnson, & Corballis, 2004; Longcamp et al., 2010) révélant qu'il est plus difficile de percevoir des lettres en miroir que leurs homologues normalement orientées. Cette distinction peut sans doute s'expliquer par la fréquence d'observation visuelle de ces différentes orientations : les lettres en miroir étant moins fréquemment observées que des lettres dans leur orientation normale, il est logique que les participants produisent un nombre plus important d'erreur. Mais plus intéressant que le simple effet d'orientation observé sur le nombre d'erreur, nos résultats ont également révélé un effet d'interaction entre le type de lettres présentées et leurs orientations sur les temps de réponse correcte. Il semble que seuls les temps de réponse pour traiter les lettres d'imprimerie diffèrent en fonction de l'orientation de la lettre. En effet, un temps de réponse plus long a été constaté pour les lettres d'imprimerie orientées en miroir comparées aux lettres normalement orientées. Cet allongement du temps de réponse peut s'expliquer par la nécessité de réaliser une étape supplémentaire afin de repérer que les lettres sont effectivement mal orientées. Hamm et collègues pensent qu'afin de réaliser correctement la tâche, les participants réalisent une rotation mentale des lettres orientées en miroir. Ce patron de résultats n'a pas été observé pour les lettres manuscrites suggérant que cette étape de rotation mentale n'est pas nécessaire dans ce cas. Deux explications alternatives peuvent être formulées quant à cette distinction entre les traitements visuels requis par les deux catégories de lettres (manuscrites versus imprimerie). La première reprenant la théorie de simulation motrice avance que l'observation de formes manuscrites induirait une représentation mentale du mouvement nécessaire à la produire qui en quelque sorte désambiguïserait la situation perceptive. Cette étape étant impossible pour des lettres d'imprimerie, l'observateur serait dans l'obligation de réaliser une rotation mentale des exemplaires orientés en miroir. La seconde explication pourrait, quant à elle, reposer sur des différences physiques existant entre nos catégories de lettres. En effet, même si notre protocole visait à les rendre aussi équivalentes que possible, des différences subsistent entre nos lettres, particulièrement en termes de symétrie. Une des particularités des

lettres d'imprimerie est qu'elles sont quasi-exclusivement formées de segments horizontaux ou verticaux. Or, lorsqu'un scripteur écrit de manière spontanée comme on le lui a demandé, il est rare qu'il réalise des traits parfaitement horizontaux ou verticaux. Il a tendance, de manière consciente ou inconsciente, à incliner légèrement les segments, ce qui rend ses caractères sans doute beaucoup moins symétriques que leurs homologues d'imprimerie. Ainsi, si les lettres manuscrites sont moins symétriques que leurs homologues d'imprimerie, elles sont plus facilement discriminables de leur image en miroir. De plus, des stratégies autres que la rotation mentale, telles que l'identification de l'inclinaison des traits, peuvent être utilisées pour réaliser la tâche plus rapidement. Cependant, ces stratégies ne permettent pas d'expliquer totalement les résultats que l'on observe et notamment pourquoi les lettres manuscrites dans l'orientation normale sont identifiées plus lentement. Même si ces données comportementales méritent d'être approfondies et confirmées par d'autres travaux, elles suggèrent que les traitements visuels réalisés lors de la perception de lettres diffèrent selon que l'on observe des lettres manuscrites ou des lettres d'imprimerie (Barton, Fox, Sekunova, & Iaria, 2010; Barton, Sekunova et al., 2010; Hellige & Adamson, 2007). De plus, de par l'absence de différences entre les deux types de lettres manuscrites (Soi et Autrui), nous pouvons exclure l'hypothèse selon laquelle ces traitements visuels seraient liés à la familiarité visuelle des exemplaires observés.

A la vue des résultats neurophysiologiques, il conviendra de tester plus amplement l'hypothèse développée par la théorie de la simulation motrice et notamment de préciser le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle de lettres. Nous pensons que la perception visuelle de lettres manuscrites sollicite M1, qui en retour fournit des informations relatives au mouvement nécessaire à produire la forme. Ces informations seraient alors réutilisées par le système perceptif pour désambiguïser la situation perceptive. C'est précisément cette hypothèse qui sera étudiée dans la prochaine partie. A l'aide de la notion de familiarité motrice introduite dans cette expérience, nous tenterons d'identifier l'instant où M1 interagit avec le traitement visuel de lettres. Pour ce faire, nous utiliserons la méthode des potentiels évoqués. Comme mentionné dans le cadre théorique, cette méthode présente la particularité de décrire précisément la séquence d'activation de différentes régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle. Les différentes composantes impliquées dans la perception visuelle de lettres sont d'ailleurs relativement bien renseignées (cf. chapitre 2, partie 2.3.2.2). Nous utiliserons donc cette technique dans un contexte de double tâche où une tâche motrice sera introduite dans le but de manipuler le niveau d'activation de M1. La méthode des

Etudes neurophysiologiques : L'activité du cortex moteur primaire a-t-elle un impact sur le traitement visuel de traces graphiques ?

potentiels évoqués nous permettra de déterminer quelle composante est affectée par les différents niveaux d'activation de M1 et par conséquent préciser le rôle fonctionnel de cette activation dans la perception visuelle de lettres.

3. Dynamique d'interaction entre activation du cortex moteur primaire et traitement visuel de lettre manuscrite : Etudes des potentiels évoqués en condition de tâche duelle

Wamain Y., Tallet J., Zanone P.G., Longcamp M. (in revision). How moving impacts the visual processing of handwritten letters: an EEG investigation of the temporal dynamics of motor-perceptual interactions.

3.1. Méthode

3.1.1. Participants

Les seize mêmes volontaires droitiers ont passé cette expérience. Pour les mêmes raisons qu'énoncées précédemment, seulement 15 ont été conservés.

3.1.2. Matériel

L'ensemble du matériel expérimental était identique en tout point à l'expérimentation précédente (lettre présentée, position du participant, boutons réponses).

3.1.3. Procédure

Les participants ont été soumis à deux tâches lors de deux sessions expérimentales différentes (entre 1 et 6 jours après ; en moyenne 2 jours). La première est une tâche motrice simple alors que la seconde est une tâche duelle.

3.1.3.1. Tâche motrice seule

Au cours de cette tâche, les participants devaient produire une extension de leur poignet droit avec un intervalle inter-mouvement d'environ 5 secondes. Cette tâche est identique à celle utilisée dans le protocole précédent (cf. chapitre 4, partie 2.1 pour plus de détails sur la méthode utilisée).

3.1.3.2. Tâche duelle

Les participants devaient simultanément discriminer l'orientation de la lettre présentée (manuscrite par soi, manuscrite par autrui, imprimerie, 200 ms de présentation), et produire spontanément des extensions de poignet à intervalles d'environ 5 s. Ils devaient répondre en pressant avec leur pied sur un bouton réponse à chaque fois qu'une lettre en miroir était présentée. Le pied de réponse (droit ou gauche) a été contrebalancé entre les participants. Les 3 Types de Lettres étaient présentés dans un ordre aléatoire au cours des deux Périodes précédemment déterminées chez chaque sujet sur la base de la tâche motrice simple (Figure

39) : soit durant la suppression des oscillations ~ 20 Hz (état d'activation du cortex moteur), soit durant le rebond des oscillations ~ 20 Hz (état de repos du cortex moteur).

Durant l'intervalle inter-stimuli, variant de manière aléatoire entre 2.25 et 4.00 s, une croix de fixation s'affichait au centre de l'écran. La tâche duelle se composait de 12 blocs de 72 essais (9 pour chaque Type de Lettre \times 2 Périodes de Présentation, 6 lettres en miroir et 10 essais sans aucune image présentée).

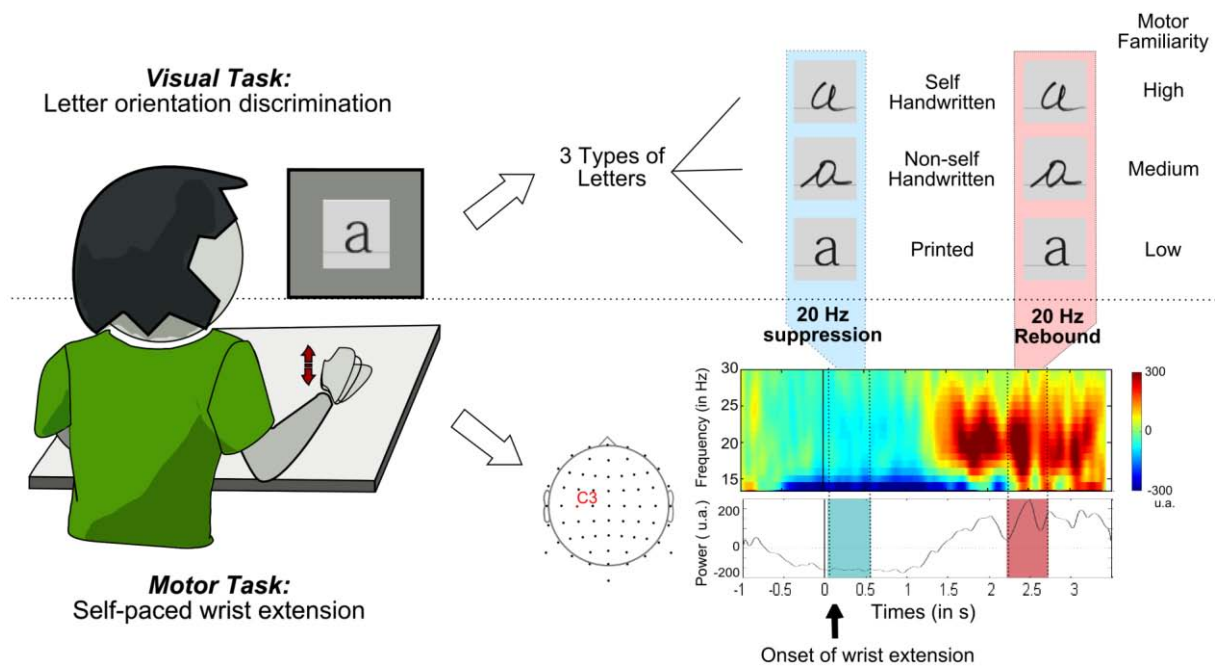


Figure 39: Description de la double tâche : Les participants devaient à la fois réaliser une tâche visuelle consistant à discriminer l'orientation de la lettre présentée et produire une tâche motrice (extension du poignet à intervalles réguliers de 5 s). Lorsque l'on produit un mouvement tel qu'une extension du poignet, deux périodes caractéristiques de l'état d'activation de notre cortex moteur peuvent être repérées grâce à l'activité électrique enregistrée sous l'électrode C3 : un état d'activation (en bleu, suppression des oscillations à ~ 20 Hz) et un état de repos de notre cortex moteur (en rouge, rebond des oscillations à ~ 20 Hz). Lors de la tâche duelle, nous avons synchronisé l'apparition de lettre avec ces deux périodes caractéristiques de l'état d'activation de M1. Trois Types de Lettres (Soi, Autrui, Imprimerie) correspondant à 3 niveaux de familiarité motrice ont ainsi été présentés à chaque participant.

3.1.4. Traitement des données

Le signal EEG a été enregistré de manière continue durant l'ensemble des deux tâches via le système Biosemi Active Two et ses 64 électrodes actives montées sur un bonnet élastique (10-20 International System Electro-Cap Inc). L'impédance de l'ensemble des électrodes a été maintenue en-dessous de 5 k Ω . Deux électrodes additionnelles (EOG) ont été utilisées afin de détecter les mouvements des yeux ainsi que les clignements (une placée sur le canthi latéral et l'autre positionnée sous l'œil).

3.1.4.1. Tâche motrice seule

Les prétraitements réalisés sur le signal EEG sont identiques à ceux mentionnés dans la partie 2.3 du chapitre 4. Ensuite, pour chaque participant, nous avons sélectionné au dessus des régions sensori-motrices, l'électrode sous laquelle la réactivité des ondes à 20 Hz était la plus importante (suppression suivi d'un rebond ; C3 pour 13 participants et CP3 pour 2 participants). Enfin, sous cette électrode d'intérêt, l'énergie du signal a été moyennée autour de 20 Hz (13-21 Hz) pour l'ensemble de la fenêtre. C'est en se basant sur cette moyenne, que les deux Périodes d'activation du cortex moteur primaire ont été définies chez chaque participant (Figure 39) : Une période de suppression des oscillations à 20 Hz entre 50 et 550 ms après le début du mouvement et une période de Rebond des oscillations à 20 Hz durant 500 ms et centrée sur le maximum d'énergie enregistré autour de 20 Hz.

3.1.4.2. Tâche duelle

De la même manière que pour la tâche motrice, le signal EEG a été enregistré à fréquence d'échantillonnage de 512 Hz, puis filtré (1-20 Hz) à l'aide du logiciel EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004), et reréférencé sur la base d'une référence moyenne. Dans le but de corriger les artéfacts liés aux clignements oculaires, une procédure de correction basée sur ICA (Independent Component Analyses) a été utilisée. Le signal EEG continu a ensuite été découpé en époques de 900 ms (100 ms avant et 800 ms après l'apparition de la lettre). Ces époques moyennées pour chaque Type de Lettre et chaque Période de présentation ont au préalable été réalignées autour de 0 en utilisant les 100 ms pré-stimulus comme ligne de base. Lorsque ces dernières présentaient des dérives excédant les $\pm 75 \mu\text{V}$, elles étaient exclues (en moyenne 8.5% des essais). Les potentiels évoqués ont ensuite été calculés pour chaque condition, en utilisant les 100 ms pré-stimulus comme ligne de base.

En nous basant sur une inspection visuelle de la distribution topographique de potentiels évoqués sur la surface du scalp à différentes latences (pour les 3 Types de lettres moyennés), nous avons défini nos différentes régions d'intérêt (Figure 40). Ainsi, le signal des électrodes PO7/P7/P9 et PO8/P8/P10 a été moyenné afin de représenter respectivement l'activité des régions postérieures gauche et droite. Au sein des deux régions, la latence du pic de la composante P100 a été définie, pour chaque condition et chaque participant, comme l'instant où le maximum de positivité apparaît entre 75 et 150 ms après l'apparition du stimulus. De la même manière, la latence du pic de la composante N170 a été définie comme l'instant où le maximum de négativité se produit entre 140 et 250 ms après l'apparition du stimulus. L'amplitude moyenne du pic de ces deux composantes a été calculée à partir d'une fenêtre de

20 ms, soit 10 ms de chaque côté du pic maximal (ou minimal). Dans le but de représenter l'activité maximale des régions postérieures gauche et droite, entre 300 et 350 ms, nous avons respectivement moyenné le signal recueilli sous les électrodes PO7/PO3/P5/P7/O1 et PO8/PO4/P6/P8/O2. La même procédure a été effectuée avec les électrodes C1/C3/C5/CP1/CP3/CP5/P1/P3/P5 et C2/C4/C6/CP2/CP4/CP6/P2/P4/P6 afin de représenter le maximum d'activité dans les régions pariétales (respectivement gauche et droite) entre 500 et 600 ms après l'apparition de la lettre.

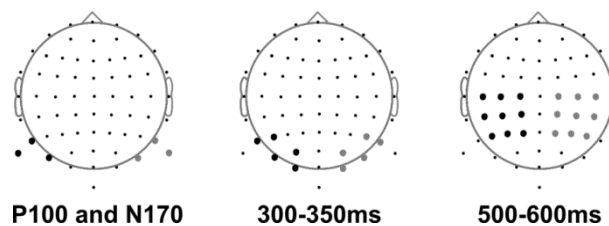


Figure 40: Régions d'intérêt étudiées pour chacune des composantes : Concernant P100/N170, l'activité sous les électrodes PO7/P7/P9 (noir) et PO8/P8/P10 (gris) a été moyennée. Pour 300-350 ms, l'activité moyenne a été calculée sur la base des électrodes PO7/PO3/P5/P7/O1 (noir) et PO8/PO4/P6/P8/O2 (gris) alors que pour 500-600 ms, ce sont les électrodes C1/C3/C5/CP1/CP3/CP5/P1/P3/P5 (noir) et C2/C4/C6/CP2/CP4/CP6/P2/P4/P6 (gris) qui ont été considérées.

Des ANOVA avec les facteurs ROIs (Droite ou Gauche), Type de Lettre (Soi, Autrui, Imprimerie) et Période de présentation (suppression et rebond des oscillations ~20 Hz) comme mesures répétées ont été réalisées sur l'amplitude moyenne et la latence du pic des composantes P100 et N170. Des ANOVA similaires ont été conduites sur l'amplitude moyenne des fenêtres temporelles 300-350 ms et 500-600 ms.

De plus, le temps de réponse ainsi que le nombre de réponses correctes ont été calculés pour chaque Type de Lettre. Une ANOVA avec le facteur Type de Lettre comme mesures répétées a ensuite été réalisée. Des comparaisons planifiées ont par la suite été réalisées afin de préciser les effets observés.

3.2. Résultats

Le pourcentage de réponses correctes dans la tâche de discrimination était en moyenne de 91.5% (Ecart-type = 8.04). Etant donné qu'aucune réponse comportementale n'a été enregistrée pour les lettres présentées dans leur orientation normale, ce pourcentage de réponses constitue la preuve que les participants ont correctement identifiés les stimuli présentés. De plus, l'ANOVA à mesures répétées sur le temps de réponse pour les lettres miroirs a révélé un effet significatif du Type de Lettre ($F(2,28) = 3.86, p < .05$, voir Figure 41). Les comparaisons planifiées ont suggéré que seul le temps de réponse pour identifier les

lettres d'imprimerie dans leur orientation en miroir était plus long que celui nécessaire à l'identification des lettres manuscrites par soi ($F(1,14) = 5.72, p < .05$).

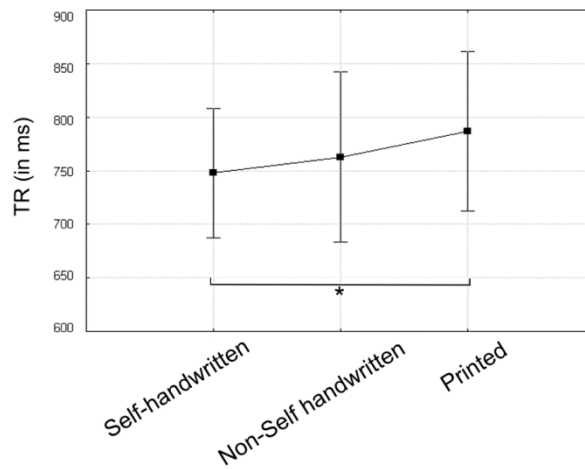


Figure 41: Temps de réponse pour les lettres présentées en miroir en fonction du Type de Lettre (Soi, Autrui, Imprimerie). Les barres d'erreur représentent la variabilité inter-participant. Les barres d'erreurs représentent la variabilité inter-participant.

3.2.1. Composante P100

L'ANOVA à mesures répétées a révélé un effet significatif du Type de Lettre ($F(2,28) = 5.17, p < .05$) et de la Période ($F(1,14) = 11.59, p < .005$) sur l'amplitude de la composante P100 (Figure 42). Les comparaisons planifiées ont montré que seule l'amplitude de la composante P100 évoquée par les lettres d'imprimerie différait de manière significative de celles évoquées par les lettres manuscrites par soi ($F(1,14) = 13.03, p < .005$) ou par autrui ($F(1,14) = 4.92, p < .05$). Concernant la latence de cette composante P100, aucun effet significatif n'a été décelé.

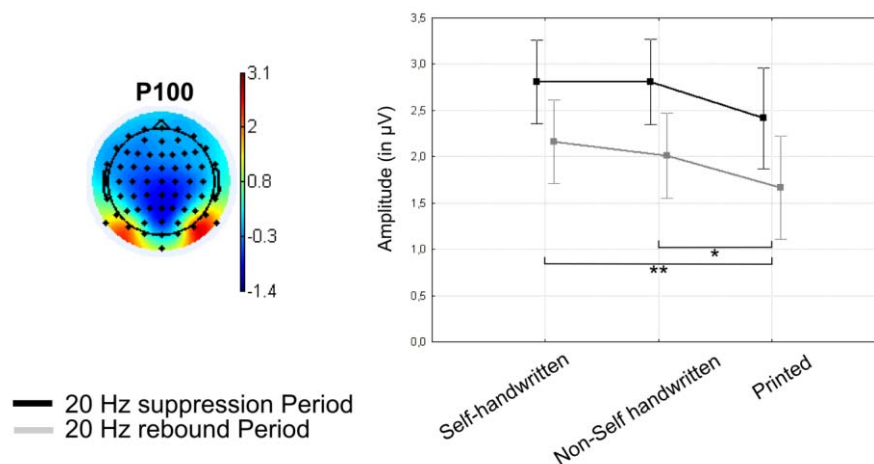


Figure 42: Distribution topographique des potentiels évoqués à la surface du scalp, 100 ms après la présentation de la lettre. Amplitude de la composante P100 en fonction du Type de Lettre (Soi, Autrui, Imprimerie) et de la Période de présentation (Suppression ou Rebond des oscillations à ~20 Hz). Les barres d'erreur représentent la variabilité inter-participant.

3.2.2. Composante N170

L'ANOVA à mesures répétées n'a révélé aucun effet significatif sur l'amplitude et la latence de la composante N170.

3.2.3. Fenêtre 300-350 ms

L'ANOVA à mesures répétées a révélé un effet significatif du Type de Lettre ($F(2,28) = 13.85, p < .001$) sur l'amplitude moyenne de la fenêtre 300-350 ms (Figure 43). De plus, trois effets d'interactions ont également été repérés par l'ANOVA : ROI \times Type de Lettre ($F(2,28) = 4.31, p < .05$), ROI \times Période ($F(1,14) = 6.30, p < .05$) and ROI \times Type de Lettre \times Période ($F(2,28) = 4.10, p < .05$). Durant la période de rebond des oscillations à ~ 20 Hz, dans la région postérieure droite, l'amplitude du potentiel présentait une gradation claire en fonction de la familiarité motrice du stimulus. En effet, comme présenté dans le Tableau 4, les comparaisons planifiées révélèrent que l'amplitude de la positivité évoquée par les lettres manuscrites par soi, entre 300 et 350 ms dans la région postérieure droite, était significativement plus importante que celle évoquée par les lettres manuscrites par autrui ($F(1,14) = 4.72, p < .05$), qui elle-même était plus importante que celle évoquée par les lettres d'imprimerie ($F(1,14) = 20.20, p < .01$). Durant la période de suppression des oscillations à ~ 20 Hz, cette gradation disparaissait.

Tableau 4 : Récapitulatif des comparaisons planifiées effectuées entre les 3 Types de Lettre sur l'amplitude moyenne des fenêtres 300-350 ms et 500-600 ms.

| | 300-350 ms | | | | 500-600 ms | |
|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| | Région postérieure Gauche | | Région postérieure Droite | | Région pariétale | |
| | ~ 20 Hz Suppression | ~ 20 Hz Rebond | ~ 20 Hz Suppression | ~ 20 Hz Rebond | ~ 20 Hz Suppression | ~ 20 Hz Rebond |
| Soi vs. Autrui | NS | NS | NS | $F_{1,14}=4.72$ $p<0.05$ | NS | $F_{1,14}=5.14$ $p<0.05$ |
| Autrui vs. Imprimerie | $F_{1,14}=14.2$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=8.9$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=11.31$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=20.2$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=9.37$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=8.78$ $p<0.05$ |
| Soi vs. Imprimerie | $F_{1,14}=9.36$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=7.77$ $p<0.05$ | $F_{1,14}=8.44$ $p<0.05$ | $F_{1,14}=21.54$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=4.65$ $p<0.01$ | $F_{1,14}=14.78$ $p<0.01$ |

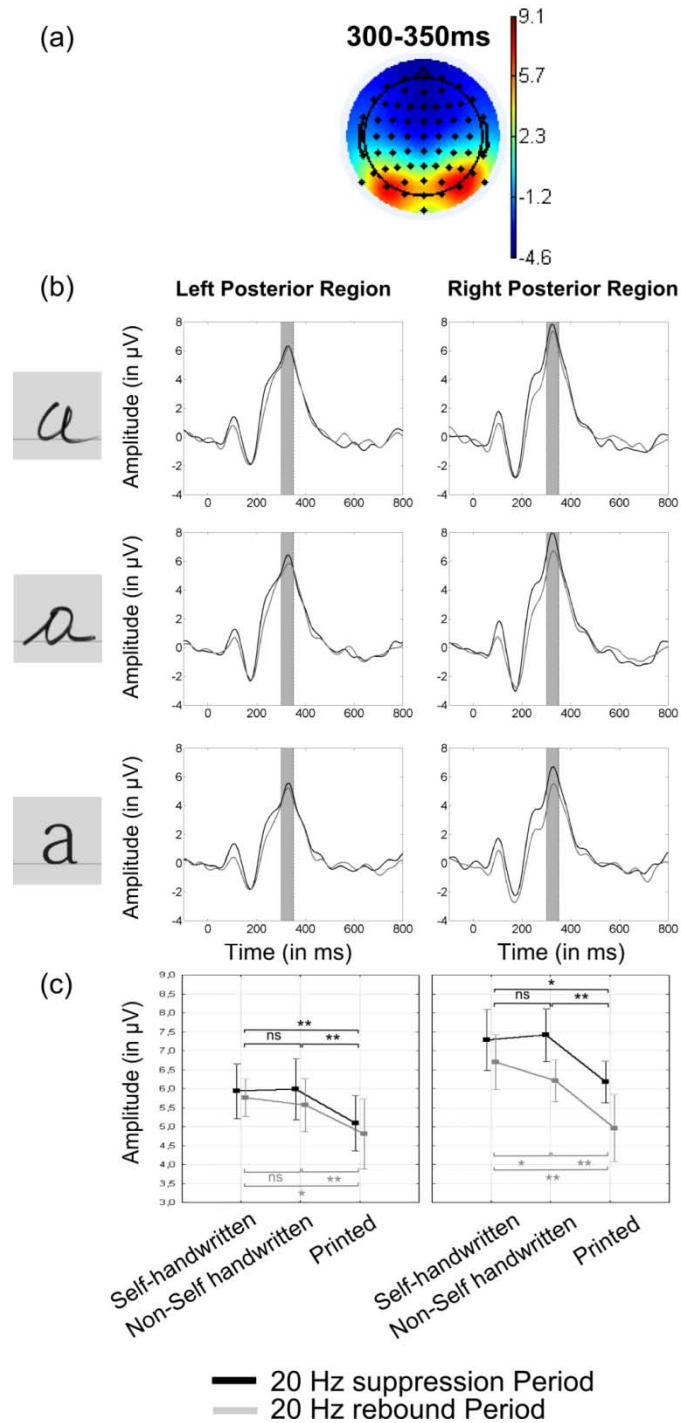


Figure 43: (a) Distribution topographique des potentiels évoqués à la surface du scalp pour la fenêtre temporelle 300-350 ms après la présentation de la lettre. (b) Potentiels évoqués visuels enregistrés au-dessus des régions postérieures gauche et droite en fonction du Type de lettre présenté et de la Période de présentation. L'aire grisée représente la fenêtre temporelle d'intérêt. (c) Amplitude moyenne du potentiel évoqué sur la fenêtre 300-350 ms pour les régions postérieures gauche et droite en fonction du Type de lettre présenté (Soi, Autrui, Imprimerie) et de la Période de présentation (Suppression des oscillations ~20 Hz en noir et Rebond des oscillations ~20 Hz en gris). Le score de chaque participant a été normalisé en soustrayant au score original, un score de déviation (Loftus & Masson, 1994). Les barres d'erreur représentent la variabilité inter-participant.

3.2.4. Fenêtre 500-600 ms

L'ANOVA à mesures répétées a révélé un effet significatif du Type de Lettre ($F(2,28) = 9.73$, $p < .001$), de la Période ($F(1,14) = 7.74$, $p < .05$) de même qu'un effet d'interaction Type de Lettre \times Période ($F(2,28) = 4.21$, $p < .05$) sur l'amplitude moyenne de la fenêtre 500-600 ms (Figure 44). Comme présenté dans le Tableau 4, les comparaisons planifiées ont révélé que l'amplitude de la positivité évoquée par les lettres manuscrites par soi, entre 500 et 600 ms, était significativement plus importante que celle évoquée par les lettres manuscrites par autrui ($F(1,14) = 4.72$, $p < .05$), qui elle-même était plus importante que celle évoquée par les lettres d'imprimerie ($F(1,14) = 20.20$, $p < .01$). Cette gradation claire de l'amplitude de la positivité entre 500 et 600 ms en fonction de la familiarité motrice du stimulus, présente durant le rebond des oscillations ~ 20 Hz, disparaissait durant la période de suppression.

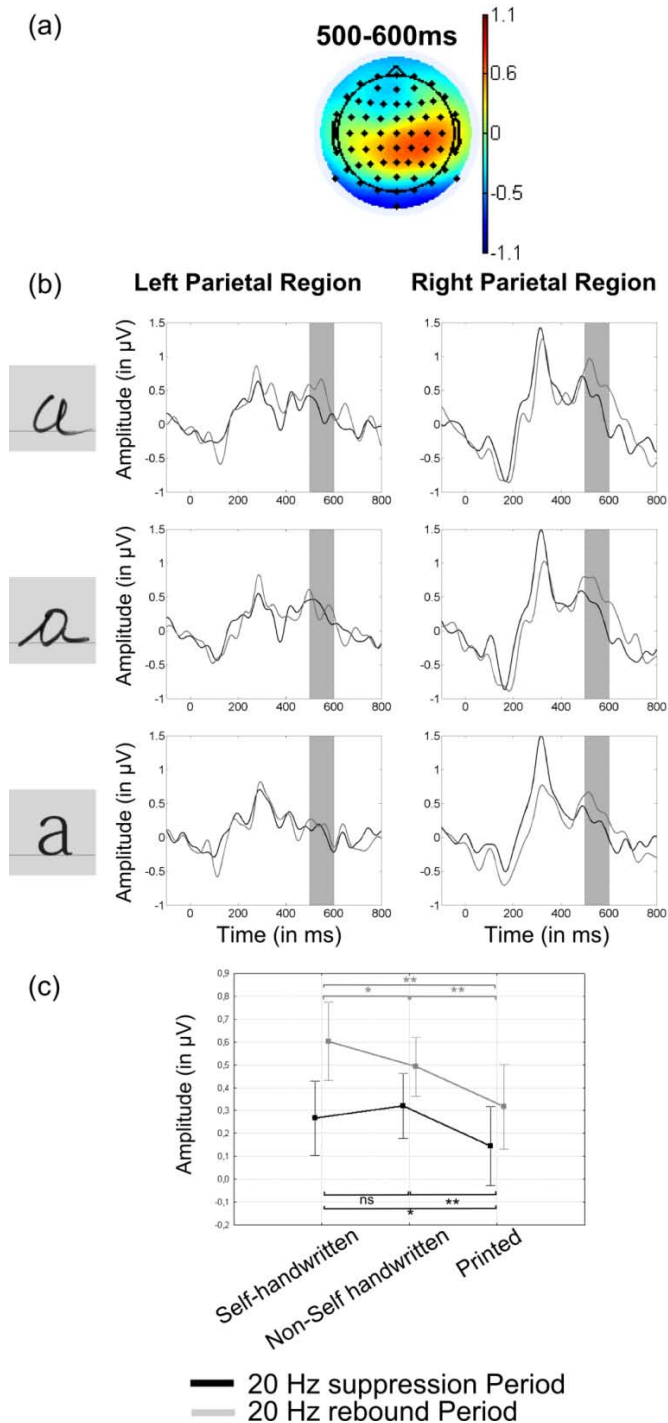


Figure 44: (a) Distribution topographique des potentiels évoqués à la surface du scalp pour la fenêtre temporelle 500-600 ms après la présentation de la lettre. (b) Potentiels évoqués visuels enregistrés au-dessus des régions pariétales gauche et droite en fonction du Type de lettre présenté et de la Période de présentation. L'aire grisée représente la fenêtre temporelle d'intérêt. (c) Amplitude moyenne du potentiel évoqué sur la fenêtre 500-600 ms pour les régions pariétales gauche et droite en fonction du Type de lettre présenté (Soi, Autrui, Imprimerie) et de la Période de présentation (Suppression des oscillations ~20 Hz en noir et Rebond des oscillations ~20 Hz en gris). Le score de chaque participant a été normalisé en soustrayant au score original, un score de déviation (Loftus & Masson, 1994). Les barres d'erreur représentent la variabilité inter-participant.

3.3. Discussion

Comme décrit précédemment, cette expérience avait pour but d'observer si les réponses visuelles évoquées par la présentation de lettres pouvaient être modulées par l'état d'activation du cortex moteur primaire gauche (état d'activation ou de repos). En partant de l'idée que l'observation visuelle de lettres manuscrites recrute plus fortement le cortex moteur primaire par rapport à leur homologues d'imprimerie (Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006), nous nous sommes interrogés sur le rôle de cette activation motrice dans la perception visuelle. Le raisonnement était le suivant : si cette activation motrice a un rôle dans la perception visuelle de lettres, alors certaines composantes des réponses visuelles évoquées par les lettres doivent donc être affectées par l'état d'activation du cortex moteur primaire. De plus, si certains traitements visuels reposent sur des informations issues d'une simulation motrice de l'action nécessaire à produire la trace, alors l'amplitude de ces composantes doit être reliée au niveau de familiarité motrice de la lettre. En effet, certains auteurs montrent que nous sommes d'autant plus capables d'anticiper les conséquences d'une action lorsque cette dernière ressemble à la façon que nous aurions utilisée pour réaliser cette action. (Knoblich & Flach, 2001; Knoblich et al., 2002).

Le principal résultat de notre expérience est l'observation d'une gradation claire de l'amplitude de la réponse visuelle évoquée en fonction du niveau de familiarité motrice de la lettre pour les fenêtres temporelles 300-350 ms et 500-600 ms après la présentation de la lettre. De plus, cet effet de familiarité motrice disparaît lorsque le cortex moteur primaire gauche est activé. Ces résultats indiquent fortement que les informations motrices contenues dans la lettre sont traitées par notre cortex visuel, et que ce traitement dépend des entrées fournies par le cortex moteur primaire gauche. Ces résultats étendent ceux obtenus lors de notre première expérience (cf. chapitre 3, partie 2), en apportant une manifestation neurophysiologique de l'intervention du cortex moteur primaire dans l'observation visuelle de trace du mouvement biologique.

3.3.1. Que se passe-t-il entre 300 et 350 ms?

A 300-350 ms, cet effet est restreint à la région postérieure droite. Ce résultat est en accord avec bon nombre d'études montrant une plus grande implication des régions occipitales de l'hémisphère droit dans le traitement visuel de lettres manuscrites (Barton, Sekunova et al., 2010; Heckmann, Lang, & Neundorfer, 2001; Hellige & Adamson, 2007; Longcamp et al., 2011; Qiao et al., 2010). Cet effet latéralisé à droite a été interprété comme étant relié au traitement de la forme de la lettre nécessaire à l'identification du style de script. (Barton,

Sekunova et al., 2010). Nos résultats laissent donc penser que lorsque des lettres manuscrites sont observées, un traitement implicite du style de lettre est réalisé grâce à l'interaction entre le cortex moteur primaire gauche et le cortex visuel de l'hémisphère droit. L'homologue de l'aire visuelle des mots (VWFA : Visual Word Form Area) dans l'hémisphère droit constitue le substrat neuronal le plus probable de cette interaction (Barton, Fox et al., 2010; Qiao et al., 2010), même si des populations de neurones impliquées dans la perception du mouvement biologique doivent sans doute jouer un rôle. En effet, les lettres manuscrites sont entre autres des traces, c'est-à-dire le résultat d'un mouvement biologique. Or il a été montré (Jokisch, Daum, Suchan, & Troje, 2005; Krakowski et al., 2011) que le traitement visuel du mouvement biologique est réalisé à des latences comparables (entre 260 et 360 ms) dans la région postérieure droite (possiblement dans le pSTS).

3.3.2. Que se passe-t-il après 500 ms?

L'effet d'interaction observé dans la fenêtre temporelle 500-600 ms est moins surprenant étant donné qu'il est compatible avec les latences d'activation du cortex moteur relatées lors de la perception visuelle de stimuli impliquant une action (Nishitani, Avikainen, & Hari, 2004; Papeo, Vallesi, Isaja, & Rumiati, 2009; Proverbio et al., 2009). De plus, dans une tâche de reconnaissance visuelle, les composantes des réponses visuelles évoquées autour de 500-600 ms sont connues comme étant responsables du souvenir (pour revue Friedman & Johnson, 2000). Leur amplitude est liée à la quantité d'information dont le participant dispose sur l'objet observé (Smith, 1993; Touryan, Gibson, Horne, & Weber, 2011). Il est donc tout à fait plausible que les informations codées par le cortex moteur primaire participent au traitement du souvenir, probablement parce que les connaissances liées au mouvement nécessaire à produire la lettre sont particulièrement pertinentes. Les données comportementales, quant à elles, révèlent que le temps nécessaire pour identifier qu'une lettre d'imprimerie est dans l'orientation miroir est plus long que pour les lettres manuscrites par soi. Puisque le temps de réponse pour les lettres manuscrites par autrui est intermédiaire, l'avantage relatif des lettres manuscrites par soi par rapport à leurs homologues d'imprimerie peut être interprété comme reflétant un effet de familiarité motrice. Cependant, l'absence d'interaction entre le type de lettre et le niveau d'activation du cortex moteur sur ces données comportementales ne nous permet pas d'avancer l'hypothèse selon laquelle le cortex moteur a une influence sur les réponses comportementales.

Outre l'effet d'interaction commenté ci-dessus, nos résultats révèlent également un effet du type de lettre sur l'amplitude de la composante P100. Cet effet, a priori indépendant du niveau

de familiarité motrice de la lettre, se traduit par une différence globale entre les lettres manuscrites (par soi ou par autrui) et les lettres d'imprimerie. Il n'est pas très surprenant de retrouver ce type d'effet à des latences précoces. En effet, la P100 est connue pour refléter les processus liés à l'analyse des caractéristiques physiques (bas niveau) de la lettre (Grainger et al., 2008; Rey et al., 2009). Trouver une P100 moins ample pour les lettres d'imprimerie qui sont, par définition, moins complexes sur le plan visuel (Babcock & Freyd, 1988; Corcoran & Rouse, 1970; Hellige & Adamson, 2007; Wagner & Harris, 1994) est tout à fait compatible avec cette hypothèse. En plus de cet effet du type de lettre, l'amplitude de la P100 est également modulée par la période de présentation. Cette composante apparaît plus ample lorsque la lettre est présentée durant la période de suppression des oscillations ~20 Hz que lorsque celle-ci est présentée lors de la période de rebond de ces mêmes oscillations. Cet effet sur le traitement visuel précoce de la lettre peut sans doute être relié à un effet attentionnel.

En effet, une équipe de chercheurs (Correa, Lupianez, Madrid, & Tudela, 2006) a montré que le simple fait d'orienter l'attention du participant sur la fenêtre temporelle au cours de laquelle le stimulus va apparaître induit une P100 plus ample que si l'orientation attentionnelle est absente. Dans notre étude, l'effet de la période de présentation sur l'amplitude de la composante P100 est tout à fait compatible avec ces observations. Après quelques essais, le participant a très bien pu se rendre compte (consciemment ou inconsciemment) qu'une lettre été quasi-systématiquement présentée après son extension du poignet. Ce mouvement pourrait donc jouer le rôle du signal qui induirait une plus grande attention du sujet vers le stimulus visuel.

Enfin, il est également important de remarquer qu'aucun effet, ni du type de lettre, ni de l'état d'activation du cortex moteur, n'a été observé sur l'amplitude de la composante N170. Cette dernière a été identifiée comme reflétant l'identification abstraite de l'identité de la lettre (Grainger et al., 2008; Rey et al., 2009). Il est donc assez cohérent de n'observer aucun effet sur l'amplitude de cette composante.

4. Synthèse

L'objectif principal des travaux présentés dans ce chapitre était de préciser le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle de lettres. Pour ce faire, nous avons mis en place le protocole expérimental décrit dans les deux expériences précédentes. Pour des raisons de simplicité, ce protocole a été découpé en deux lors de l'écriture de ce manuscrit, chacune des parties ayant un objectif et une méthode d'analyse qui lui est propre.

Dans la première étude, grâce à l'analyse en temps-fréquence des oscillations cérébrales, et particulièrement, de celles émanant de M1 (~20 Hz), nous avons validé la notion de familiarité motrice. En effet, nous avons réussi à montrer que le niveau d'activation du cortex moteur primaire est corrélé, non pas avec le niveau de familiarité visuelle de la lettre observée mais avec sa familiarité motrice. Ces résultats corroborent l'hypothèse de Longcamp et al., (2006 ; 2011) stipulant que le niveau d'activation du cortex moteur primaire durant l'observation de lettre pourrait traduire une simulation mentale du mouvement nécessaire à la production de cette dernière. En d'autres termes, l'observation visuelle des indices contenus dans les lettres, permettrait à l'observateur de simuler mentalement le mouvement d'écriture, et conférerait aux lettres manuscrites un statut spécial sur le plan perceptif car leurs représentations motrices sont plus familières à l'observateur. A noter que cette activation de M1 ne se traduit pas par des conséquences sur le plan périphérique. En effet, nous ne constatons aucune activité EMG du muscle responsable de l'extension du poignet (*extensor digitorum communis*) pourtant sollicité dans les tâches d'écriture. Enfin, même si les données comportementales obtenues méritent d'être approfondies et confirmées, elles corroborent que les traitements visuels réalisés lors de la perception de lettres diffèrent selon que l'on observe des lettres manuscrites ou des lettres d'imprimerie (Barton, Fox et al., 2010; Barton, Sekunova et al., 2010; Hellige & Adamson, 2007). Cet effet n'est en aucun cas imputable à des niveaux de familiarité visuelle différents.

Dès lors, l'objectif de la seconde étude était de préciser le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle de lettres. Pour ce faire, nous avons utilisé le paradigme de la double-tâche dans le but de préciser l'instant où le traitement visuel de lettre est influencé par le niveau d'activation du cortex moteur primaire. Ce dernier a été manipulé entre un état d'activation (désynchronisation des oscillations autour de 20 Hz) et un état de « repos » (rebond des oscillations autour de 20 Hz) grâce à l'introduction d'une tâche motrice concurrente durant la perception visuelle de lettre. Le principal résultat de cette expérience est l'observation d'une gradation claire de l'amplitude de la réponse visuelle évoquée en fonction du niveau de

familiarité motrice de la lettre pour les fenêtres temporelles 300-350 ms et 500-600 ms après la présentation de la lettre. De plus, cet effet de familiarité motrice disparaît lorsque le cortex moteur primaire gauche est activé. Outre le fait que ces résultats apportent la preuve neurophysiologique d'une intervention du cortex moteur primaire dans l'observation visuelle de trace du mouvement biologique, ils rendent également compte de l'instant où ces interactions se produisent. A notre avis, les deux composantes (300-350 ms et 500-600 ms) qui semblent être influencées par le niveau d'activation du cortex moteur primaire ne doivent pas être placées sur le même plan. Alors que l'effet observé dans la fenêtre temporelle 500-600 ms, est compatible avec les latences d'activation du cortex moteur relatées lors de la perception visuelle de stimuli impliquant une action (Nishitani et al., 2004; Papeo et al., 2009; Proverbio et al., 2009), l'effet observé dans la fenêtre temporelle plus précoce nous semble beaucoup plus intéressant. En l'occurrence, la composante qui est la plus influencée par le niveau d'activation du cortex moteur primaire se situe dans la région occipitale de l'hémisphère droit. Durant la perception de lettres, cette région est connue pour être impliquée dans l'identification du style de script (Barton, Sekunova et al., 2010). Bien que la latence d'un tel processus ne soit, à notre connaissance, pas connue, il n'est pas improbable qu'il ait lieu dans des latences comparables. Nous pouvons imaginer qu'afin d'identifier correctement le style de script qui lui est présenté, le participant va solliciter son cortex moteur primaire qui en retour va fournir aux processus de traitement visuel de la lettre, des informations sur la manière avec laquelle ces dernières ont été produites.

DISCUSSION GÉNÉRALE

1. Résumé des principaux résultats obtenus et perspectives immédiates

1.1. Principaux Résultats et rapport aux théories motrices de la perception

Le cortex moteur primaire a-t-il un rôle fonctionnel dans la perception visuelle de traces graphiques ? C'est cette question que nous avons abordée dans notre travail en adaptant le paradigme de la tâche duelle. Ce paradigme nous a permis de manipuler le niveau d'activation du cortex moteur primaire pendant la perception visuelle de formes graphiques. Les conséquences de cette manipulation ont été observées à la fois sur le plan comportemental et neurophysiologique.

Les deux premières études présentées dans ce manuscrit fournissent, à notre sens, des preuves comportementales de l'implication du cortex moteur primaire dans l'observation visuelle de traces graphiques. En effet, il semblerait que la sensibilité de discrimination de l'humain évolue à la fois en fonction de ses préférences dans la production de formes et de la disponibilité du cortex moteur primaire lors de l'observation visuelle de traces graphiques. Ces données confirment l'hypothèse selon laquelle le cortex moteur primaire a un rôle fonctionnel dans la perception visuelle de formes graphiques.

Outre ces preuves comportementales, nous avons réussi grâce aux études menées en EEG à mettre en évidence que le cortex moteur primaire de l'observateur est d'autant plus activé durant la perception visuelle d'une lettre, que cette dernière lui est familière sur le plan moteur. Enfin, à travers cette notion de familiarité motrice, nos résultats ont révélé que le cortex moteur primaire influence effectivement le traitement visuel des lettres. Cette influence se produit dès 300 ms après la présentation visuelle.

L'ensemble de ces résultats expérimentaux témoigne de l'implication des réseaux moteurs, ici particulièrement du cortex moteur primaire, dans la perception visuelle du résultat du mouvement d'écriture. Ils fournissent un argument supplémentaire attestant de l'existence d'interactions perceptivo-motrices, y compris dans des situations perceptives ne mettant en jeu que le résultat d'une action (Babcock & Freyd, 1988; Flores d'Arcais, 1994; Freyd, 1983a, 1983b; James & Gauthier, 2009; Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006; Nishitani & Hari, 2002; Parkinson et al., 2010; Parkinson & Khurana, 2007; Proverbio et al., 2009). L'observation visuelle du résultat du mouvement d'écriture, à savoir des traces graphiques comme des lettres ou des ellipses, serait suffisant pour induire une activation des régions motrices (ici M1) du cerveau de l'observateur. De plus, cette activation aurait un réel

rôle fonctionnel et ne serait pas le résultat d'une simple diffusion des activations du cortex prémoteur vers M1 (cf. chapitre 1, partie 3.2.3).

Les principaux résultats obtenus, qu'ils soient comportementaux ou neurophysiologiques sont en accord avec les théories motrices de la perception et plus particulièrement avec les modèles de la résonance (Viviani, 2002) et de la simulation interne (Gallese & Goldman, 1998; Jeannerod, 2001). Par exemple, le fait que seule la perception visuelle de formes considérées comme préférentielles sur le plan moteur est perturbée par l'exécution simultanée d'un mouvement réalisé avec leur main dominante laisse à penser que ce sont les représentations motrices spécifiquement reliées aux mouvements d'écriture, donc issues du cortex moteur primaire pilotant la main dominante, qui sont sollicitées. Tout se passe comme si lorsque les participants doivent discriminer visuellement des formes graphiques, ils simulaient mentalement le mouvement nécessaire à produire ces dernières (Longcamp et al., 2006). Cette simulation interne engagerait spécifiquement le cortex moteur primaire responsable du contrôle de la main dominante et fournirait en retour, des informations au système visuel afin d'aider la perception visuelle. Ce résultat obtenu chez les droitiers n'a pas été retrouvé chez les gauchers. De fait, l'absence d'effet chez les gauchers ne plaide pas vraiment en faveur des théories de la simulation interne. Bien que statistiquement aucun effet de la tâche interférente ne soit avéré quant aux performances des participants dans la tâche de discrimination visuelle, nous constatons la même tendance que chez les participants droitiers. La mobilisation de la main droite (donc non dominante chez les participants gauchers) semblent être celle qui perturbe le plus la perception visuelle. Si cette tendance se confirmait, ces résultats seraient plutôt en accord avec les théories de l'événement coding (Hommel et al., 2001). En effet, comme nous l'avons mentionné précédemment, les ellipses qui ont été présentées aux participants ont la particularité d'être toutes orientées à 1h30, c'est à dire inclinées vers la droite. L'éventuel coût induit par la tâche motrice sur les performances en discrimination visuelle d'ellipses lorsque le mouvement est réalisé avec la main droite pourrait alors refléter la compatibilité entre la direction pointée par les ellipses et la main mobilisée par la tâche motrice. Cependant, cette idée conforme aux résultats de Musseler et Hommel (1997) n'expliquerait que partiellement le phénomène observé. En effet, cette compatibilité entre la main mobilisée et la direction pointée par les ellipses, ne peut en aucun cas expliquer pourquoi ce sont les ellipses préférentielles sur le plan moteur, qui sont le plus affectées.

1.2. Limites et Perspectives

L'effet d'interférence observé sur les performances en discrimination des ellipses préférentielles de la tâche motrice lorsque celle-ci est réalisée avec la main droite pourrait être la manifestation du croisement de plusieurs facteurs, telles que la compatibilité direction/main mobilisée, l'orientation des ellipses, les préférences motrices ou encore les préférences purement visuelle. Bien que nos résultats suggèrent fortement une implication du cortex moteur primaire dans l'observation visuelle de traces graphiques, l'absence de résultats convergents entre les gauchers et les droitiers, tempère quelques peu nos conclusions. Cette contradiction pourrait néanmoins être levée en mettant en œuvre un protocole expérimental manipulant en plus des préférences motrices des participants et de la main mobilisée par la tâche motrice, l'orientation des formes présentées (10h30 ou 1h30) et la latéralité des participants (droitiers et gauchers). De plus, afin de coller au plus près aux préférences motrices de nos deux populations, nous pourrions enregistrer les préférences motrices de chaque participant dans les deux orientations au cours d'une première session expérimentale. Cette procédure nous permettrait d'adapter réellement les formes de la tâche visuelle aux préférences motrices des participants, plutôt que de réaliser la catégorisation préférentielle/non-préférentielle a posteriori. Ainsi, les réponses de nos deux populations de participants (droitiers et gauchers) seraient analysées en fonction des préférences motrices définies individuellement et des orientations préférentielles et de la main mobilisée par la tâche motrice.

Une seconde limitation que nous évoquerons ici concerne les études menées en EEG. Bien que nos résultats expérimentaux révèlent un effet du niveau d'activation sur le cortex moteur primaire sur l'amplitude des composantes évoquées par l'observation visuelle de lettre, il aurait été intéressant de coupler cette analyse sur les corrélats cérébraux avec des résultats comportementaux. En d'autres termes, afin de confirmer que l'activation du cortex moteur primaire a de réelles conséquences sur la perception visuelle de traces graphiques, nous aurions pu recueillir des réponses comportementales pour l'ensemble des sessions EEG (Expérience 3 et 4). Cette procédure aurait permis de lier plus sûrement les phénomènes observés sur le plan cérébral à leurs conséquences sur le plan comportemental. Par exemple, si nous avions appliqué cette procédure à la tâche duelle décrite dans l'expérience 4 (chapitre 4, partie 3), nous aurions pu observer si le temps de réponse et la sensibilité de discrimination sont corrélés avec l'amplitude ou la latence des composantes enregistrées à 300 et 500 ms.

L'un des objectifs de ce travail étant de préciser le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle de traces graphiques, nous avons mis en œuvre un protocole nous permettant d'identifier la dynamique temporelle d'interaction entre le cortex moteur primaire et le traitement visuel. Grâce à la précision temporelle fournie par l'EEG, nous avons réussi à mettre en évidence le moment où ces interactions se produisent. En contrepartie, il est difficile de faire des interprétations sur les régions impliquées dans ces processus. En effet, de par la faible résolution spatiale de l'EEG, une troisième limitation de notre travail est que nous ne pouvons identifier avec précision la séquence d'activation des différentes aires cérébrales. Une des solutions consisterait alors à coupler notre protocole avec une analyse en IRMf qui possède une meilleure résolution spatiale. Mais, les contraintes qu'impose notre protocole expérimental sont à notre sens difficilement transposables à un protocole en IRMf. Dès lors, outre l'utilisation d'une MEG, il ne nous reste que des solutions permettant d'« augmenter » la résolution spatiale de l'EEG. Ces techniques consistent à appliquer des algorithmes mathématiques soit dans le but de préciser la localisation du potentiel de surface (application de filtre laplacien, CSD Toolbox ; Perrin, Pernier, Bertrand, & Echallier, 1989), soit dans le but de localiser les sources internes à partir du signal enregistré à la surface (LORETA; Pascual-Marqui, 2002; Pascual-Marqui, Michel, & Lehmann, 1994). L'idée de cette dernière est de reconstruire grâce à ce que l'on nomme des solutions inverses les « épacentres » de l'activité observée en surface. Il serait donc très intéressant de recourir à ce type de techniques d'investigation pour deux raisons. La première est de confirmer que c'est bien l'activité du cortex moteur primaire qui est discriminante dans la perception de formes graphiques. En effet, bien que les tâches motrices choisies soient connues pour engager M1 (Allison et al., 2000; Marshall et al., 2000; Roland et al., 1980; Sharma et al., 2009), ces dernières induisent également une activité dans le cortex prémoteur mais également dans l'aire motrice supplémentaire. Le second intérêt de ce type de techniques est de mieux localiser sur le plan spatial les aires cérébrales impliquées dans le traitement visuel de traces graphiques, et plus particulièrement les aires cérébrales qui seraient responsables des processus se produisant entre 300 et 600 ms après la présentation de la trace. Nous pourrions alors faire des hypothèses plus fines sur les liaisons qu'entretiennent ces aires avec le cortex moteur primaire.

2. M1 au sein du système Miroir ?

L'ensemble des données obtenues au cours de ce travail de thèse confirme l'implication du cortex moteur primaire dans le traitement visuel de traces graphiques. Cette implication, entrevue au moyen de protocole MEG et IRMf (Longcamp et al., 2011; Longcamp et al., 2006) semble jouer un rôle fonctionnel dans la perception visuelle de stimuli graphiques, notamment pour ceux que l'observateur préfère produire. L'idée, développée dans la partie 3.2.3 du chapitre 1, selon laquelle le cortex sensorimoteur serait activé durant l'observation visuelle à cause de ces connexions anatomiques avec des régions du MNS (Dum & Strick, 2005; Matelli et al., 1986) et notamment avec le cortex prémoteur (Rizzolatti & Craighero, 2004) est largement remise en question par nos observations. En effet, l'effet du niveau d'activation M1 dans la perception visuelle de formes graphiques tant sur le plan comportemental que neurophysiologique suggère au contraire que cette région joue un rôle primordial dans la perception visuelle de ces traces, à tel point qu'il est possible d'arguer pour une intégration de M1 dans le MNS. Cette vision a été largement soutenue par les protocoles en TMS (Baldissera, Cavallari, Craighero, & Fadiga, 2001; Fadiga et al., 1995; Montagna, Cerri, Borroni, & Baldissera, 2005), révélant une augmentation de l'excitabilité des motoneurons spécifiquement associés au mouvement observé. Récemment, elle a été corroborée par des mesures directes réalisées chez le singe (Dushanova & Donoghue, 2010). Grâce à des enregistrements unitaires de neurones localisés dans le cortex moteur primaire du singe, cette étude révèle que parmi les neurones s'activant durant l'exécution d'une tâche de poursuite, près de 50% s'activent également durant l'observation de la tâche. Ces travaux révèlent que la propriété dite « miroir » de certains neurones peut également être retrouvée dans d'autres régions que F5 et IF, comme par exemple dans M1. Dès lors, et bien que ces observations nécessitent plus d'investigations (notamment grâce à des mesures directes chez l'humain), nous pouvons légitimement penser que chez l'homme, certains neurones de M1 possèdent cette même propriété. La conception classique selon laquelle M1 serait une région cérébrale dévolue au transfert de la commande motrice élaborée en amont vers les muscles effecteurs est aujourd'hui clairement dépassée (Jeannerod, 2005). En effet, selon Georgopoulos (2000), M1 doit plutôt être considéré comme une région cognitive, c'est-à-dire impliquée dans les traitements cognitifs de l'action. Dans ce cadre, nous pouvons nous interroger sur la nature du message codé dans M1 durant la perception visuelle du mouvement humain.

2.1. Quelle est la nature du message codé par M1 ?

Cette question a été largement étudiée depuis la fin des années 80 grâce au développement d'outils de mesures directes de l'activité cérébrale chez le singe. En effet, des enregistrements unitaires de neurones localisés dans le cortex moteur primaire ont mis en évidence que ces neurones répondent à une direction spécifique de mouvement (Figure 45; Georgopoulos, Kalaska, Caminiti, & Massey, 1982). Tout se passe donc comme si les neurones situés dans M1 s'activaient d'autant plus que la direction de mouvement souhaitée par le singe correspond à la direction préférentielle du neurone en question. Lors de la réalisation de mouvements plus complexes, tels que les mouvements de dessin ou d'écriture, l'activité des neurones de M1 oscille entre un niveau maximal, lorsque le mouvement produit est compatible avec la direction préférée par le neurone, et un niveau minimal, lorsque le mouvement produit correspond à la direction opposée à celle préférée par le neurone. Dès lors, outre l'information directionnelle du mouvement à produire, il semble que des informations sur la séquence de production de ces directions soient également codées par M1. De manière particulièrement intéressante, il a été démontré que chez des singes ayant appris à dessiner des spirales, l'activité des populations de neurones de M1 reflète exactement et de manière dynamique la forme produite par la main (Figure 46a et 46c). De plus, la direction des vecteurs de populations de neurones du cortex moteur primaire varie en suivant une cinématique qui reflète quasi-exactement la loi de puissance $2/3$ (Figure 46b; Schwartz, 1994). Cette puissance $2/3$ pourrait donc être l'expression d'un mécanisme mis en jeu par le système nerveux central pour diminuer le nombre de degrés de liberté disponibles au cours de l'exécution du mouvement.

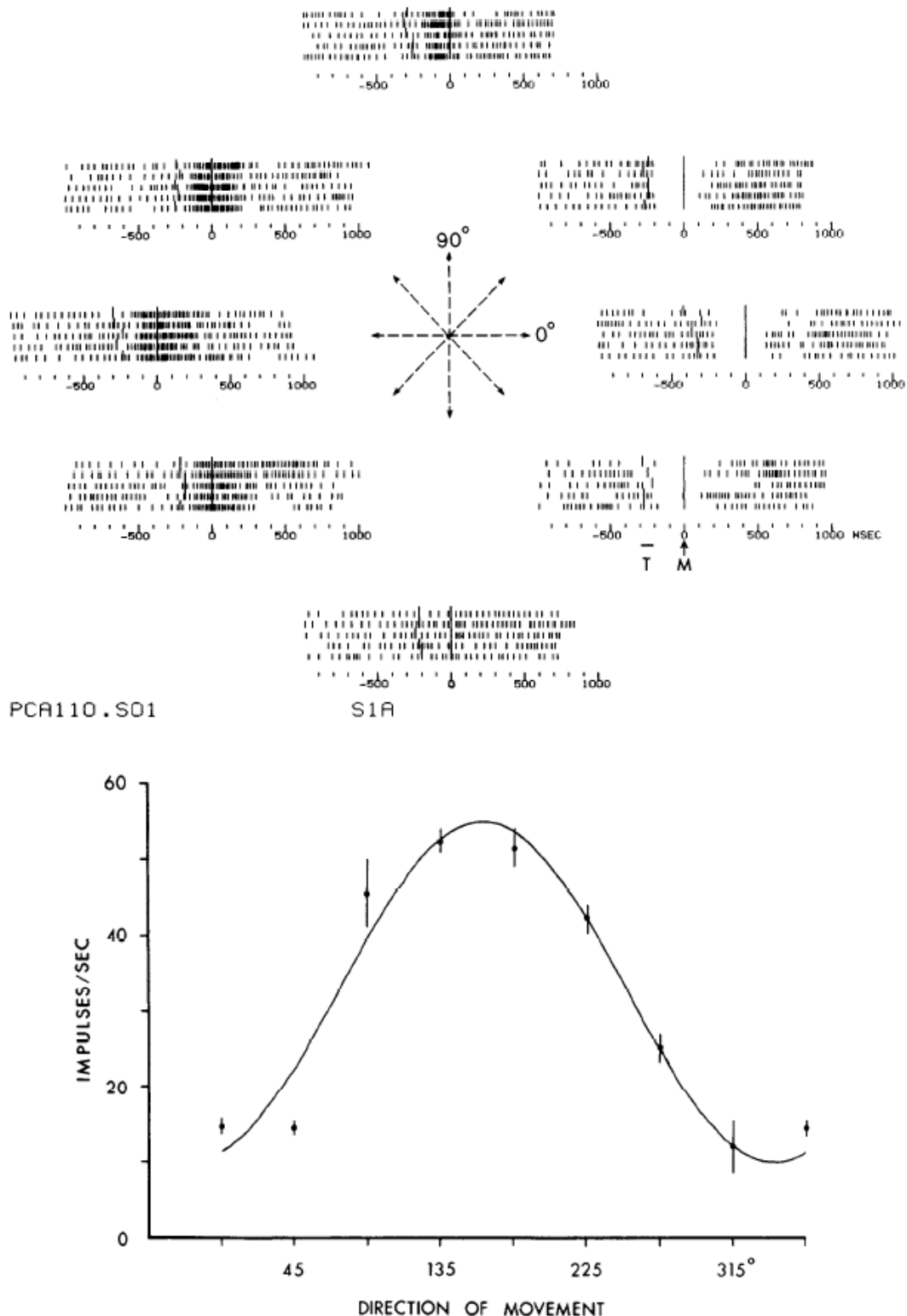


Figure 45: Résultats expérimentaux de Georgopoulos et al. (1982). Dans la partie supérieure, variation de fréquence de décharge d'une cellule corticale motrice du cerveau d'un singe en fonction de la direction de mouvement produit (8 directions : 0, 45, 90, 135, 180, 225, 270, 315°). Dans la partie inférieure, courbe présentant la fréquence de décharge moyenne de cette même cellule en fonction de la direction du mouvement produit. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. (tirée de Georgopoulos et al., 1982)

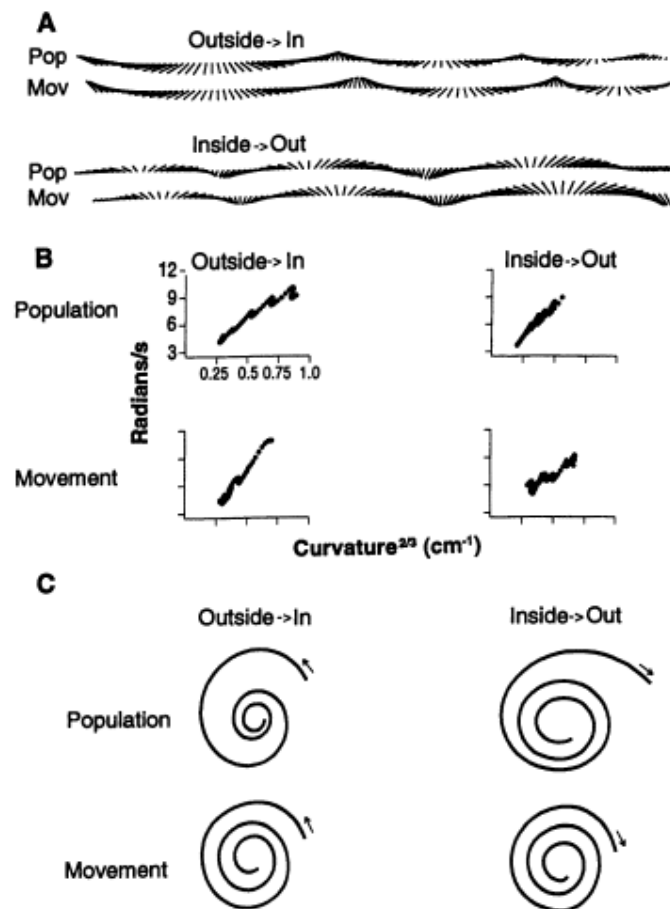


Figure 46: La séquence d'activation des populations de neurones de M1 reflète étroitement la trajectoire du doigt. (A) Evolution de la direction du vecteur de vitesse tangentielle lors du mouvement (Mov) comparée à l'évolution de la direction du vecteur d'activité d'une population de neurones situé dans M1 (Pop). Cette comparaison est effectuée dans les deux sens de production des spirales (intérieur vers extérieur et extérieur vers intérieur). (B) Nuage de points présentant l'évolution de la vitesse angulaire en fonction de la courbure portée à la puissance $2/3$. La vitesse angulaire correspond au taux de changement de direction de chaque vecteur en fonction de la courbure. (C) Les trajectoires reconstruites à partir l'évolution de vecteurs directionnels d'une population de neurones (population) et trajectoire réellement produite lors du mouvement. On voit très bien que la forme du mouvement codé par M1 reflète très bien la forme réellement produite (tirée de Schwartz 1994).

Comme le montre l'expérience de Schwartz (1994), il semblerait que les neurones de M1 codent la direction du mouvement à réaliser en fonction du temps. Cette évolution temporelle de la direction du mouvement correspond en réalité à la trajectoire du mouvement à accomplir. Partant de ce constat, nous pouvons penser que les propriétés dynamiques d'activation de M1 basées sur la direction du mouvement exécuté sont tout à fait applicables à l'activation de M1 durant la perception visuelle. C'est ce que semble révéler une étude menée en MEG (Press et al., 2011). Au cours de ce protocole, l'évolution de l'activité de M1 durant l'exécution d'un mouvement oscillatoire de bras a été comparée à celle obtenue durant l'observation d'un même mouvement. Les résultats révèlent que l'activité oscillatoire autour

de 20 Hz, connue pour être originaire de M1, est modulée de manière comparable durant l'exécution et l'observation du mouvement.

Ces propriétés de codage par M1 de la dynamique du mouvement à réaliser sont particulièrement importantes dans le cadre des mouvements d'écriture. En particulier, ce codage s'applique très bien aux trajectoires cursives telles que celles que nous avons utilisées dans nos expériences. De plus, nous pouvons faire l'hypothèse que ce codage dynamique de la trajectoire serait plus efficace pour des trajectoires que l'agent préfère produire par rapport aux autres trajectoires. Ce codage plus efficace se manifesterait par une meilleure précision dans la production de ces trajectoires mais également par une simulation mentale durant l'observation de ces trajectoires.

Les résultats obtenus corroborent cette hypothèse. En effet, ils attestent non seulement du rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle mais permettent également de spéculer sur la nature des informations codées par M1 durant la perception visuelle. Ainsi, si la forme présentée contient des indices sur la manière avec laquelle elle a été produite, l'observateur semble capable de reconstruire le mouvement qui a été nécessaire à la produire. Cette activation de M1 pourrait refléter une simulation interne du mouvement suggéré par la forme observé. Dans ce cadre, nous pouvons penser que ce serait le résultat de cette simulation qui viendrait probablement influencer les traitements perceptifs.

2.2. L'inhibition dans le système miroir ?

Dans l'esprit de beaucoup, M1 est la région cérébrale dévolue au transfert de la commande motrice élaborée en amont (cortex prémoteur et SMA) vers les muscles effecteurs (pour revue, Jeannerod, 2005). Or, bien que les connexions entre M1 et les muscles soient relativement directes, par l'intermédiaire des voies pyramidales (Purves, Augustine, Fitzpatrick, & Hall, 2005), une activation de cette région ne se manifeste pas obligatoirement par une activation musculaire. L'absence d'activité EMG recueillie lors de l'activation de M1 durant la perception visuelle de lettres suggère l'existence de mécanismes d'inhibition. Ces derniers largement négligés depuis la découverte du système miroir, ont trouvés un échos récent avec la découverte de neurones présentant une activité inhibitrice durant l'observation visuelle (Kraskov et al., 2009; Mukamel, Ekstrom, Kaplan, Iacoboni, & Fried, 2010). Grâce à des enregistrements unitaires de neurones situés dans la région F5 du singe macaque, ces auteurs ont différenciés trois types de neurones en fonction de leur activité lors de l'observation d'action (Figure 47). Parmi les neurones s'activant durant l'exécution d'une

action (ici, action de saisie d'un objet) près de la moitié présentaient une modulation de leur activité durant l'observation visuelle de cette dernière. Cependant, parmi eux, on peut distinguer des neurones présentant une activité facilitatrice de ceux ayant une activité inhibitrice. Le même constat a été réalisé par Mukamel et al (2010), toujours chez le singe mais dans d'autres régions corticales, telle que la SMA.

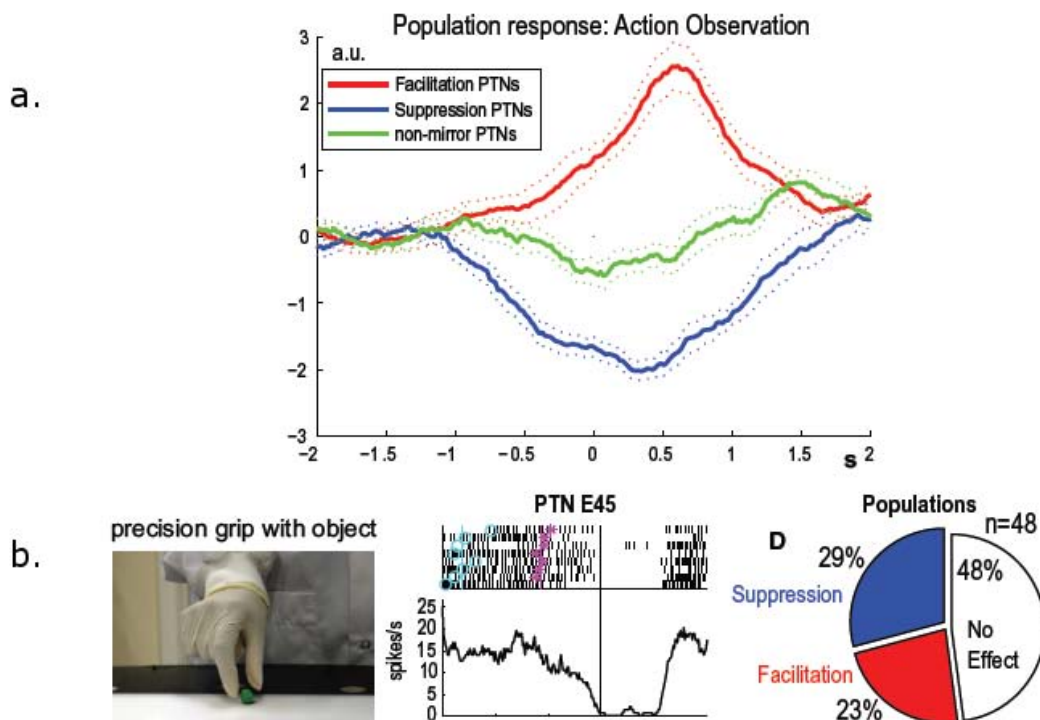


Figure 47: Résultats expérimentaux de Kraskov et al. (2009). (a) Taux moyen de décharge des populations de neurones pyramidaux (rouge, bleu et vert respectivement pour les neurones facilitateurs, inhibiteurs et non-miroirs) durant l'observation visuelle d'une action de saisie d'un objet. (b) A gauche, un exemple de stimulus présenté au singe (action de saisie d'un objet). Au milieu, le taux de décharge moyen durant l'observation de l'action de saisie. A droite, le pourcentage de neurones pyramidaux présentant différent type d'activité miroir. ($p < 0.05$, test U de Mann-Whitney). (adaptée de Kraskov et al., 2009)

A notre connaissance, cette distinction entre neurones miroirs facilitateurs et inhibiteurs n'a pour l'heure pas encore été observée chez l'homme et notamment dans le cortex moteur primaire. Ce manque de données s'explique sans doute le fait que ce type de distinction nécessite des mesures directes de l'activité de chaque neurone, ce qui est encore relativement peu répandue chez l'humain. Néanmoins, il existe quelques manifestations comportementales qui pourraient être la conséquence de ces mécanismes d'inhibition corticaux.

3. Quelles conséquences fonctionnelles de l'activation motrice sur la perception visuelle ?

3.1. Effets facilitateurs vs. effets délétères

Nos résultats, qu'ils soient issus des études comportementales ou neurophysiologiques conduisent invariablement au même type de conclusion. Si l'on mobilise les régions motrices et particulièrement M1 par une tâche motrice concurrente à la tâche perceptive, on observe une dégradation des performances visuelles. Cette dégradation semble affecter de manière plus importante la perception de stimuli correspondant aux préférences motrices de l'observateur. La majorité des travaux utilisant des tâches motrices concurrentes durant une tâche de perception visuelle rapportent des effets délétères comparables à ceux que nous avons observés (Hamilton et al., 2004; Jacobs & Shiffrar, 2005; Musseler & Hommel, 1997; Proffitt et al., 2003; Zwickel, Grosjean, & Prinz, 2007). Cependant, quelques études font état d'effets facilitateurs de l'action sur la perception (pour revue, Schutz-Bosbach & Prinz, 2007). Par exemple, lors de la perception d'un stimuli bistable présentant un mouvement apparent de rotation d'objet, la direction de mouvement perçue est biaisée par la production d'une tâche motrice concurrente (Wohlschläger, 2000). Le simple fait de tourner un interrupteur de droite à gauche va biaiser la direction de mouvement perçue vers cette même direction. Des résultats comparables ont été retrouvés dans une autre modalité sensorielle : l'audition (Repp & Knoblich, 2007). Si l'on présente de manière alternative deux notes musicales séparées d'une octave, une illusion auditive apparaît : certains auditeurs ont l'impression d'écouter une mélodie ascendante alors que d'autres au contraire vont percevoir une mélodie descendante. Dans ce contexte, Repp et Knoblich ont testé l'effet d'une tâche motrice sur la perception de ces sons chez des pianistes experts. Ils constatent que si les pianistes produisent une tâche d'appui sur deux boutons réponses dans la direction de la gauche vers la droite, ils ont tendance à percevoir une mélodie ascendante. Cette direction est compatible avec la tâche motrice. En effet, lorsque nous jouons du piano, si nous produisons une séquence d'appui de la gauche vers la droite, nous allons systématiquement produire une mélodie ascendante. Ces résultats révèlent que la production d'une action n'a pas nécessairement des effets délétères sur la perception visuelle. Il existe donc des situations où au contraire, on trouve des effets facilitateurs. Les raisons d'un tel phénomène sont encore peu connues et méritent d'être approfondies. Quelques études suggèrent néanmoins que l'intervalle de temps entre la production de l'action et l'encodage visuel pourrait être crucial dans l'observation d'effets

facilitateurs ou d'interférences (Schutz-Bosbach & Prinz, 2007). D'autres révèlent qu'en augmentant l'intervalle de temps entre la production de l'action et la perception visuelle, un effet d'interférence peut se transformer en effet facilitateur (Schubo, Prinz, & Aschersleben, 2004; Stoet & Hommel, 2002).

3.2. Fonction de M1 dans la perception visuelle de traces graphiques

3.2.1. M1 et l'identification des caractéristiques physiques des traces graphiques

Les résultats comportementaux obtenus confirment l'hypothèse selon laquelle M1 influence la perception visuelle de traces graphiques. Ces données sont parmi les premières à mettre en évidence le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle. En effet, ils démontrent que les capacités perceptives des participants dans une tâche de discrimination visuelle de formes sans signification présentées en condition statique sont altérées par l'exécution simultanée d'une tâche motrice simple réalisée avec leur main dominante. Cet effet n'est observé que pour les traces graphiques considérées comme préférentielles sur le plan moteur, en d'autres termes, seulement pour les formes que le participant préfère produire. Le fait que cet effet soit observé sur une tâche de discrimination visuelle de formes, laisse à penser que le niveau d'activation de M1 aurait un impact sur les processus perceptifs de « bas niveau », notamment ceux permettant la comparaison entre formes (ellipse étalon versus ellipse test). Pour rappel, la tâche utilisée consistait en une présentation successive de deux ellipses entrecoupée par la présentation d'un masque. Pour parvenir à accomplir cette tâche correctement, il est nécessaire de stocker en mémoire de travail la forme étalon pour pouvoir la comparer à la forme test. Dès lors, une des hypothèses explicatives de nos résultats serait que M1 participe à cet encodage, c'est-à-dire au passage des informations sur la forme étalon vers la mémoire de travail. Nous pouvons faire l'hypothèse que ce mécanisme est d'autant plus performant que la forme observée correspond à ce que M1 préfère faire. Ainsi, si M1 est disponible car non sollicité par la tâche motrice interférente, alors il permettrait un meilleur encodage pour les formes qu'il préfère produire. Si au contraire, il n'est pas disponible, il ne pourrait permettre un encodage correct des informations visuelles, ce qui se traduirait par une baisse des performances dans la tâche de discrimination visuelle. Cette baisse des performances ne s'exprimerait que pour les formes que le participant préfère produire. En ce sens, ces données constituent un argument de plus en faveur de l'impact des représentations motrices sur la perception visuelle de traces associées à un mouvement (Johansson, 1973, 1975; Viviani &

Stucchi, 1989, 1992). Elles révèlent l'existence d'un lien fonctionnel entre le cortex moteur primaire et les processus de traitement visuel et permettent de spéculer sur le rôle que pourrait avoir ces activations motrices dans la perception visuelle. Néanmoins, ce type de protocole ne nous permet pas de réellement identifier ce rôle, car il est impossible de préciser l'instant, et donc les processus perceptifs qui intégreraient les informations issues de M1.

Nos expérimentations EEG (chapitre 4) ont été construites dans l'optique d'étudier cette dynamique temporelle entre activation motrice et traitement visuel de traces graphiques. Les PEs évoqués par des traces graphiques aussi simples que des ellipses n'étant pas très bien documentés, nous avons fait le choix de travailler sur des traces graphiques beaucoup plus étudiées : les lettres. C'est Selfridge (1959) qui fut le premier à décrire ces processus impliqués dans la perception visuelle de lettre en proposant le modèle du pandémonium. Pour lui, chaque lettre serait analysée en fonction des traits qui la composent. Comme le présente la Figure 48, ce serait une assemblée de « démons » ayant des propriétés différentes qui réaliserait le traitement visuel. Tout d'abord, des « démons » détecteurs de traits s'activeraient en fonction de la présence du trait qu'ils représentent (Figure 48, 2^{ème} colonne). La combinaison des activations de cette première population de démons déboucherait sur l'activation de « démons » cognitifs qui contiendraient la liste des traits distinctifs d'une lettre (Figure 48, 3^{ème} colonne). Enfin, le « démon » décisionnel identifierait la lettre en comparant l'activation des « démons » cognitifs entre eux (Figure 48, dernière colonne).

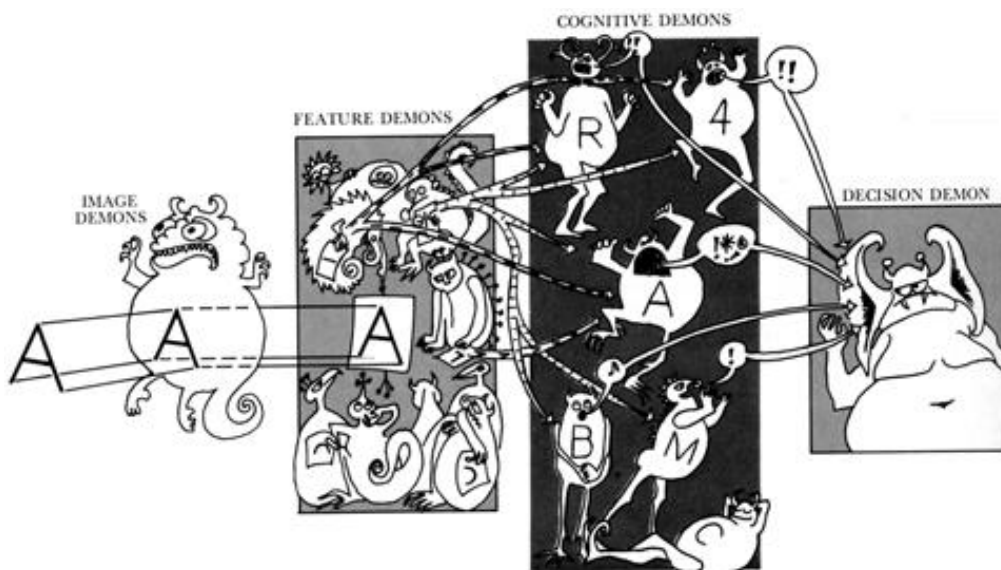


Figure 48: Modèle du Pandémonium de Selfridge (1959). Complètement décrit dans le texte (tirée de Lindsay et Norman, 1977).

Un modèle récent (Grainger et al., 2008) reprend cette idée du Pandémonium, en remplaçant les « démons » par des processeurs. L'identification de lettres s'effectuerait donc grâce à des couches de « processeurs » fonctionnant en parallèle et organisés hiérarchiquement (Figure 49). Ainsi, à mesure que les différents processeurs détecteraient les traits constitutifs du caractère, des représentations de plus en plus invariantes de ce dernier seraient mises en jeu (traits, représentation de la forme physique puis de l'identité abstraite des lettres).

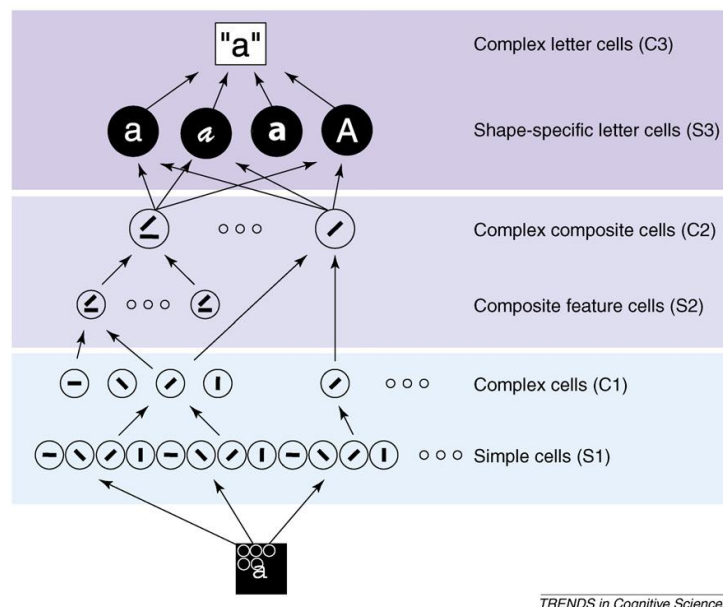


Figure 49: Modèle hiérarchique de perception de lettre. La forme et les invariances de la lettre sont progressivement détectées par l'intermédiaire d'une organisation de processeurs neuronaux de plus en plus complexe (tirée de Grainger et al., 2008).

Si l'on en croit nos résultats comportementaux, nous pourrions penser que les composantes reflétant l'analyse des caractéristiques physiques des lettres devraient être influencées par le niveau d'activation de M1. Nous devrions donc retrouver une influence précoce du niveau d'activation de M1 sur le traitement visuel de lettres. En effet, les composantes connues pour refléter les processus d'analyse des caractéristiques physiques du stimulus ou de son identification abstraite pointent respectivement autour de 100 ms et 170 ms (Grainger et al., 2008; Rey et al., 2009). De plus, cette influence de M1 devrait être distincte selon le type de lettre présentée puisqu'elles présentent des niveaux de familiarité motrice distincts. Or, les résultats obtenus en EEG ne vont pas dans le sens de cette hypothèse. En effet, les effets d'interférence qui diffèrent selon le type de lettre présenté ne sont observés qu'à des latences supérieures à 250 ms, c'est-à-dire après les processus traditionnellement impliqués dans la

reconnaissance de lettre. Doit-on pour autant en conclure que ces processus « top down » de M1 vers les traitements perceptif n'ont aucun rôle dans la reconnaissance de la lettre ?

Sans doute, mais dans le cas où la perception visuelle de la lettre est optimale. Lorsque le lecteur se trouve dans une situation perceptive ambiguë (lettre mal formée ou partiellement effacée), les processus de reconnaissance abstraite de la lettre seraient alors retardés et l'influence « top down » du cortex moteur primaire pourrait permettre de désambigüiser la situation perceptive. Cette hypothèse a trouvé un écho dans des travaux issus du monde de la robotique (Gilet, 2009; Gilet, Diard, & Bessiere, 2011). Ces derniers visent à modéliser le comportement d'un système lors de différentes tâches de reconnaissance ou de copies de lettres à l'aide d'inférences mathématiques (Bessière, Laugier, & Siegwart, 2008; Lebeltel, Bessière, Diard, & Mazer, 2004). L'objectif de ces travaux est de comparer la performance d'un système de reconnaissance de lettres dans différentes tâches en fonction du type de connaissances préalables que ce système possède : Soit le système possède en mémoire une forme typique de la lettre, soit il possède une représentation du mouvement nécessaire à la former. Les résultats révèlent que pour des tâches simples de reconnaissance de lettres ou de copie, les performances des deux systèmes sont comparables. Le système disposant d'informations sur la simulation du mouvement ne conduit pas à une meilleure reconnaissance ou copie de la lettre. Par contre, dans la reconnaissance de lettres partiellement effacées (situation perceptive ambiguë), les informations relatives à la simulation du geste nécessaire à produire la lettre aident la reconnaissance visuelle de cette dernière.

Cette hypothèse selon laquelle M1 pourrait participer à l'identification abstraite de la lettre dans le cas où sa perception visuelle est ambiguë reste pour l'instant très spéculative. Il conviendra de la tester directement.

3.2.2. M1 et l'identification du style d'écriture

Dès lors, si notre effet « top down » de M1 sur les processus de traitements perceptifs de lettre intervient après l'étape connue pour refléter l'identification abstraite de la lettre, peut-on conclure qu'il n'a aucune influence réelle ? C'est ce que semble suggérer les modèles tels que le pandémonium. Or, ces derniers ont tendance à s'abstraire des différences existantes entre les divers styles d'écriture pour reconnaître la lettre. Ainsi, l'ensemble de ces informations, que ce soit la police, le style, la couleur ou encore l'épaisseur apparaissent, à notre avis,

importante pour le message véhiculé par la lettre. L'ensemble de ces caractéristiques ne sont absolument pas pris en compte par un modèle comme le pandémonium.

Les résultats de l'expérimentation en EEG révèlent le même type d'effet que celui constaté sur le plan comportemental avec les ellipses, c'est-à-dire un effet du niveau d'activation de M1 sur le traitement visuel de traces graphiques. Cet effet est plus important pour les traces que l'observateur préfère produire. En effet, l'amplitude de deux composantes des potentiels évoqués (300-350 ms et 500-600 ms) par les lettres que l'observateur préfère produire (Soi) apparaît comme étant la plus dépendante du niveau d'activation du cortex moteur primaire par rapport aux autres types de lettres. A notre avis, ces deux composantes (300-350 ms et 500-600 ms) qui semblent être influencées par le niveau d'activation du cortex moteur primaire ne doivent pas être placées sur le même plan. L'effet observé dans la fenêtre temporelle plus précoce nous semble beaucoup plus intéressant. En l'occurrence, la composante qui est la plus influencée par le niveau d'activation du M1 se situe dans la région occipitale de l'hémisphère droit. Durant la perception de lettre, cette région est connue pour être impliquée dans l'identification du style de script (Barton, Sekunova et al., 2010). En effet, au cours de cette étude, Barton et collaborateurs ont testé les capacités de patients présentant des lésions dans le cortex occipito-temporal durant la perception de lettre. Différentes polices d'écriture ont été proposés aux patients (10 manuscrites et 10 imprimerie). Ces derniers devaient tantôt classer les différents stimuli en fonction de l'identité du mot présenté, tantôt en fonction du style d'écriture. Les expérimentateurs constatent que les patients présentant des lésions unilatérales dans le cortex occipito-temporal gauche ont une plus grande difficulté à trier les stimuli selon l'identité du mot qu'ils présentent. Par contre, ils ne sont que peu perturbés pour classer les stimuli selon le style d'écriture présenté. Au contraire, les patients présentant des lésions unilatérales dans le cortex occipito-temporal droit ont une plus grande difficulté à trier les stimuli selon le style d'écriture présenté. Par contre, ils ne sont que peu perturbé pour classer les stimuli selon l'identité du mot qu'ils présentent. Ces résultats révèlent que ce n'est pas le type de lettre présentée qui est affecté par la latéralité des lésions occipito-temporales mais la nature des processus requis. Ainsi, si la région occipito-temporelle gauche et particulièrement la Visual Word Form Area (VWFA; pour revue, Dehaene, 2007) semblent dévolue à l'identification du abstraite du sens, son homologue dans l'hémisphère droit semble quand à elle dévolue au traitement des aspects non associés au sens des lettres, et donc particulièrement du style. Nous pouvons dès lors faire l'hypothèse que M1 pourrait

vraisemblablement être engagé dans les processus d'identification du style de script et donc du scripteur, et ce malgré la nature de la tâche proposée.

Sans réellement remettre en cause les modèles comme celui du pandémonium, nos résultats amènent un éclairage nouveau sur le traitement visuel de lettre. Nous pensons que tous les processus impliqués dans le traitement de la lettre ne sont pas purement visuels. L'effet du niveau d'activation de M1 sur l'observation de lettres manuscrites semble témoigner d'une influence dite « top-down » des représentations motrices sur le traitement visuel de la lettre. Elle pourrait participer à l'identification du style d'écriture et du scripteur. Ce résultat est relativement nouveau par rapport à ce que nous pensions observer. Il mérite d'être beaucoup plus exploré, notamment au regard de la littérature sur la cognition sociale. En effet, l'écriture au même titre que la parole est un vecteur de communication entre les individus, le geste manuscrit possède de fait, une composante sociale. Outre la simple reconnaissance du scripteur, il serait intéressant d'étudier la participation de M1 dans la perception de tous les aspects non sémantiques contenus dans la trace graphique comme par exemple l'humeur du scripteur, son âge ou sa personnalité.

3.3. Applications possibles aux habiletés sportives

Outre la perception visuelle de traces graphiques et la lecture, les résultats que nous avons obtenus peuvent être étendus à de nombreuses situations mettant en jeu le corps humain ou le résultat de son action. Dans ce cadre, nous pouvons penser que le cortex moteur primaire joue un rôle dans la perception visuelle de bons nombres d'habiletés motrices. Bien que le rôle fonctionnel de cette activation n'ait pour l'heure été que très peu testé, bon nombre d'études révèlent que des représentations motrices précises de l'action observée peuvent conduire à de meilleures performances dans la reconnaissance visuelle d'une action, voire procure une aide à l'anticipation des conséquences de l'action.

3.3.1. Augmentation des capacités perceptives

Plus le mouvement observé correspond à ce que l'observateur préfère faire et meilleures sont ces capacités perceptives. Cet effet de familiarité motrice sur les performances visuelles des participants a été retrouvé dans des tâches diverses telles que l'identification d'une démarche (Beardsworth & Buckner, 1981 ; Cutting & Kozlowski, 1977 ; Loula et al. 2005), ou la discrimination visuelle de mouvements de danse précédemment appris (Casile & Giese, 2006, cf. chapitre 1, partie 4.1.4 pour plus de détails). Récemment, Calvo-Merino et collaborateurs

(Calvo-Merino, Ehrenberg, Leung, & Haggard, 2010) ont soumis deux populations de participants (experts ou novices en danse), à une tâche de discrimination visuelle de mouvements de danse présentés sous la forme de point-light display. Les résultats révèlent que les experts en danse ont une sensibilité de discrimination plus importante que les non experts. Cet effet ne se manifeste que pour les mouvements présentés dans l'orientation classique, par opposition à une orientation inversée où le danseur à la tête en bas. De plus, il est plus important lorsqu'il existe une compatibilité entre le genre d'acteur et celui de l'observateur.

Hormis le paradigme d'expertise, cette augmentation des capacités perceptives a également été observée lors de la perception d'actions dont nous sommes l'auteur. C'est pour ce type d'actions que les représentations motrices activées durant l'observation visuelle devraient jouer le plus grand rôle. Grâce à une tâche de discrimination visuelle de symboles graphiques (cf. chapitre 1 partie 4.1.4.2), Knoblich (2002) a mis en évidence que les performances perceptives sont meilleures lorsque les participants observent des stimuli dont ils sont l'auteur. De la même manière, il semble que nous soyons capables de prédire avec une plus grande précision le point de chute d'une fléchette à partir de l'observation visuelle de la phase de lancer, pour peu que nous soyons l'auteur de ce dernier (Knoblich & Flach, 2001). Il en est de même pour l'anticipation du point final d'un mouvement de pointage manuel (Martel, Bidet-Ildeï, & Coello, 2011). Ces auteurs ont demandé à des participants d'identifier le point final d'un mouvement de bras présenté sous la forme de point-light display. Même quand le participant ne dispose que de 60% du mouvement total, il obtient de meilleures performances dans la tâche d'identification du point final de l'action s'il observe un mouvement dont il est l'auteur et ce, même s'il ignore que c'est le cas.

Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle plus la forme observée se rapproche de ce que nous sommes capables de produire, meilleure est notre capacité à la percevoir. Cet effet a été interprété comme étant le témoin de l'impact des représentations motrices sur les capacités perceptives.

3.3.2. Anticipation des conséquences de l'action

Nous venons de le voir, non seulement les représentations motrices sont utilisées pour identifier l'action qui est en train d'être observée, mais elles jouent aussi un rôle dans l'anticipation des conséquences de l'action en cours. L'une des particularités de l'efficacité de notre système moteur réside dans la fluidité des mouvements qu'il contrôle. Afin de maintenir cette fluidité de mouvement, notre système moteur doit nécessairement anticiper sur les

éléments qui composent la séquence de mouvement. Quel que soit le type de mouvement considéré, cette anticipation motrice se matérialise par des ajustements de la première composante de l'action en fonction de la configuration de la seconde composante. Par exemple, en écriture, lors de la production de digramme (*ll*, *le*, ou *ln*), le temps que l'on met pour exécuter le premier *l*, et plus particulièrement le temps de la phase descendante dépend de l'identité de la lettre suivante (Kandel, Orliaguet, & Boe, 2000; Orliaguet et al., 1997). Ces ajustements ont été repérés pour différents domaines de la motricité, allant des mouvements d'écriture (Kandel, Orliaguet, & Viviani, 2000), aux mouvements de saisie (Louis-Dam, Kandel, & Orliaguet, 2000; Louis-Dam, Orliaguet, & Coello, 1999) mais aussi pour la production de la parole (Benguérel & Cowan, 1974). Quelques études s'intéressant aux interactions perceptivo-motrices ont exploité ces propriétés d'anticipation motrice pour montrer que notre système visuel est capable de capter ces ajustements pour prédire les conséquences de l'action en cours. Ainsi, il a été montré qu'à partir de la simple observation du premier geste de préhension d'un cylindre, les observateurs sont capables d'identifier (grossièrement) la taille de la cible sur laquelle est posée l'objet (Louis-Dam et al., 1999). De la même manière (Louis-Dam et al., 2000), à partir du premier geste de préhension d'un verre, les observateurs sont capables de prédire l'action que va exécuter l'acteur (i.e., boire, jeter ou poser). Enfin, pour reprendre l'exemple de l'écriture cité plus haut, il semble que, dans une tâche à choix forcé, les observateurs soient capables de prédire l'identité de la seconde lettre d'un digramme à partir de la simple observation du mouvement nécessaire à former la première lettre (Orliaguet et al., 1997). Ces différents exemples attestent du fait que notre système perceptif est capable de percevoir et d'identifier les ajustements moteurs générés par l'anticipation motrice. De plus, il semble également que notre système perceptif soit capable d'utiliser ces ajustements moteurs pour prédire les conséquences de l'action en cours. Ce phénomène d'anticipation perceptive ne peut être que le résultat d'une influence de nos représentations motrices sur notre perception visuelle.

Ces résultats sont corroborés par les travaux portant sur l'évaluation des qualités perceptives des sportifs en fonction de leur niveau de pratique. Il a par exemple été observé, que les experts dans une habileté sportive développaient, outre la capacité à produire des actions complexes avec une grande finesse, de meilleures capacités perceptives (Abernethy, 1990; Starkes, 1987; Williams & Davids, 1998). Ils sont notamment capables de mieux prédire et anticiper les comportements des autres joueurs. Ainsi, à partir de la simple observation de la cinématique du lancer du ballon, les basketteurs sont capables d'identifier si le ballon va

atteindre le panier (Aglioti et al., 2008) ou si le porteur de balle réalise une feinte (Sebanz & Shiffrar, 2007). Cette capacité à mieux percevoir ce que nous sommes capables de bien produire a été attribuée à l'activation des représentations motrices lors de l'observation visuelle. Face à ces données, bon nombre d'études neurophysiologiques laissent à penser que M1 (Kilner et al., 2009; Press et al., 2011) est engagé dans les tâches de perception visuelle où l'objectif est de prédire un comportement pour mieux anticiper les conséquences de ce dernier. Cependant, peu de ces études ont réellement testé si les activations motrices pouvaient être la cause de l'augmentation des performances. Le paradigme de double tâche que nous avons utilisé pourrait constituer un exemple de protocole pouvant directement évaluer le rôle des différentes régions motrices dans la perception visuelle d'action.

Conclusion Générale

L'ensemble des résultats présentés dans ce manuscrit suggère que le cortex moteur primaire participe à la reconnaissance visuelle de traces graphiques. En effet, que ce soit sur le plan comportemental ou sur le plan neurophysiologique, nous avons mis en évidence des preuves de l'implication directe de M1 dans la perception visuelle de ces traces. De plus, cet impact du niveau d'activité de M1 semble être d'autant plus important que la trace observée correspond à ce que l'observateur préfère produire.

Pour reprendre l'exemple des logos publicitaires utilisant le style manuscrit, nous pouvons penser que lors de leur simple observation, le consommateur sollicite de manière automatique son cortex moteur primaire. Tout porte à croire que cette sollicitation de M1 prend la forme d'une simulation interne du mouvement nécessaire à produire la trace observée. Or, comme le révèle ce travail, le résultat de cette simulation viendrait directement influencer la perception visuelle conférant à ces exemplaires un statut perceptif particulier. Deux types d'effets ont été constatés et pourraient justifier l'utilisation de ces styles manuscrits, pourtant moins facilement reconnaissables, dans un domaine aussi intéressé que la publicité.

Le premier effet de M1 a été observé sur les processus perceptifs de « bas niveau ». Il pourrait refléter une participation à l'encodage de la trace observée dans la mémoire de travail. Ainsi si la trace utilise des formes correspondant à ce que le participant préfère produire, cet encodage serait de meilleure qualité et la trace serait en quelque sorte mieux retenues.

Le second effet de M1 a été observé sur les processus d'identification du style d'écriture et donc du scripteur. Cet effet est également pertinent pour les publicitaires car il leur permet de jouer sur les styles de polices manuscrites pour véhiculer différents messages auprès du consommateur. L'exemple de « little Marcel » est particulièrement frappant. Au premier coup d'œil, nous pouvons identifier que l'auteur de cette trace est un enfant, ce qui va inconsciemment développer dans notre esprit tout un univers autour de cette marque.

Enfin, ces résultats novateurs dans le domaine de la perception visuelle de lettre, apportent des arguments susceptibles d'expliquer ce dont nous avons déjà tous été témoin : *notre incroyable capacité à reconnaître parmi tant d'autres notre propre écriture mais également celle des personnes qui nous sont chères.*

Références bibliographiques

- Abdi, H. (2007). Signal Detection Theory (SDT). In N. Salkind (Ed.), *Encyclopedia of Measurement and Statistics* (pp. 886–889). Thousand Oaks (CA): Sage.
- Abernethy, B. (1990). Expertise, Visual-Search, and Information Pick-up in Squash. *Perception, 19*(1), 63-77.
- Aglioti, S. M., Cesari, P., Romani, M., & Urgesi, C. (2008). Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nature Neuroscience, 11*(9), 1109-1116.
- Agnew, Z. K., Bhakoo, K. K., & Puri, B. K. (2007). The human mirror system: A motor resonance theory of mind-reading. *Brain Research Reviews, 54*(2), 286-293.
- Ahlstrom, V., Blake, R., & Ahlstrom, U. (1997). Perception of biological motion. *Perception, 26*(12), 1539-1548.
- Allison, J. D., Meador, K. J., Loring, D. W., Figueroa, R. E., & Wright, J. C. (2000). Functional MRI cerebral activation and deactivation during finger movement. *Neurology, 54*(1), 135-142.
- Anderson, S. W., Damasio, A. R., & Damasio, H. (1990). Troubled Letters but Not Numbers - Domain Specific Cognitive Impairments Following Focal Damage in Frontal-Cortex. *Brain, 113*, 749-766.
- Athènes, S., Sallagoity, I., Zanone, P. G., & Albaret, J. M. (2004). Evaluating the coordination dynamics of handwriting. *Human Movement Science, 23*(5), 621-641.
- Azémar, G. (2003). *L'Homme asymétrique. Gauchers et droitiers face à face*. Paris: CNRS Edition.
- Babcock, M. K., & Freyd, J. J. (1988). Perception of dynamic information in static handwritten forms. *American Journal Psychology, 101*(1), 111-130.
- Babiloni, C., Babiloni, F., Carducci, F., Cincotti, F., Coccozza, G., Del Percio, C., et al. (2002). Human cortical electroencephalography (EEG) rhythms during the observation of simple aimless movements: a high-resolution EEG study. *Neuroimage (17)*, 559 -572.
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working memory. In G. H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (Vol. 8, pp. 47-89). New York: Academic Press.

- Baldissera, F., Cavallari, P., Craighero, L., & Fadiga, L. (2001). Modulation of spinal excitability during observation of hand actions in humans. *European Journal of Neuroscience*, *13*(1), 190-194.
- Bangert, M., Parlitz, D., & Altenmüller, E. (1999). An Interface for Complex Auditory-Sensorimotor Integration: Where the Pianist's Cortex Maps Perception To Action. *Neuroimage*, *9*(6), 419.
- Barton, J. J., Fox, C. J., Sekunova, A., & Iaria, G. (2010). Encoding in the visual word form area: an fMRI adaptation study of words versus handwriting. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(8), 1649-1661.
- Barton, J. J., Sekunova, A., Sheldon, C., Johnston, S., Iaria, G., & Scheel, M. (2010). Reading words, seeing style: the neuropsychology of word, font and handwriting perception. *Neuropsychologia*, *48*(13), 3868-3877.
- Beardsworth, T., & Buckner, T. (1981). The Ability to Recognize Oneself from a Video Recording of Ones Movements without Seeing Ones Body. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *18*(1), 19-22.
- Beilock, S. L., & Holt, L. E. (2007). Embodied preference judgments - Can likeability be driven by the motor system? *Psychological Science*, *18*(1), 51-57.
- Benguérel, A. P., & Cowan, H. A. (1974). Coarticulation of upper lip protrusion in french. *Phonetica*, *30*, 41-55.
- Bernard, M. (2006). *Méthodologie d'analyse des synchronisations neuronales dans les signaux EEG à l'aide de graphes d'informations temps-fréquence*. Université de Poitiers, Poitiers.
- Bertenthal, B. I., & Pinto, J. (1994). Global processing of biological motion. *Psychological Science*, *5*(4), 221-225.
- Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement*. Paris: Odile Jacob.
- Bessière, P., Laugier, C., & Siegwart, R. (2008). *Probabilistic Reasoning and Decision Making in Sensory-Motor Systems* (Vol. 46). Berlin: Springer-Verlag.
- Bidet-Ildei, C., Chauvin, A., & Coello, Y. (2010). Observing or producing a motor action improves later perception of biological motion: Evidence for a gender effect. *Acta Psychologica*, *134*, 215-224.
- Bidet-Ildei, C., Orliaguet, J. P., & Coello, Y. (2011). The role of motor representation in visual perception of human movement. *Annee Psychologique*, *111*(2), 409-445.
- Bidet-Ildei, C., Orliaguet, J. P., Sokolov, A. N., & Pavlova, M. (2006). Perception of elliptic biological motion. *Perception*, *35*(8), 1137-1147.

- Blake, R., Turner, L. M., Smoski, M. J., Pozdol, S. L., & Stone, W. L. (2003). Visual recognition of biological motion is impaired in children with autism. *Psychological Science, 14*(2), 151-157.
- Blakemore, S. J., & Frith, C. (2005). The role of motor contagion in the prediction of action. *Neuropsychologia, 43*(2), 260-267.
- Bonnet, C. (1986). *Manuel pratique de psychophysique*: Armand Collin.
- Boudreau, S., Romaniello, A., Wang, K., Svensson, P., Sessle, B. J., & Arendt-Nielsen, L. (2007). The effects of intra-oral pain on motor cortex neuroplasticity associated with short-term novel tongue-protrusion training in humans. *Pain, 132*(1-2), 169-178.
- Britten, K. H., Newsome, W. T., Shadlen, M. N., Celebrini, S., & Movshon, J. A. (1996). A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT. *Visual Neuroscience, 13*(1), 87-100.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., V, G., et al. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience, 13*(2), 400-404.
- Buchanan, J. J., Kelso, J. A., & Fuchs, A. (1996). Coordination dynamics of trajectory formation. *Biological Cybernetics, 74*(1), 41-54.
- Caetano, G., Jousmaki, V., & Hari, R. (2007). Actor's and observer's primary motor cortices stabilize similarly after seen or heard motor actions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104*(21), 9058-9062.
- Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., Pomper, J. K., Thier, P., Giese, M. A., et al. (2011). View-Based Encoding of Actions in Mirror Neurons of Area F5 in Macaque Premotor Cortex. *Current Biology, 21*(2), 144-148.
- Calmels, C., Holmes, P., Jarry, G., Hars, M., Lopez, E., Paillard, A., et al. (2006). Variability of EEG synchronization prior to and during observation and execution of a sequential finger movement. *Human Brain Mapping, 27*, 251-266.
- Calvo-Merino, B., Ehrenberg, S., Leung, D., & Haggard, P. (2010). Experts see it all: configural effects in action observation. *Psychological Research, 74*, 400-406.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grezes, J., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex, 15*(8), 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Grezes, J., Glaser, D. E., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology, 16*(19), 1905-1910.

- Candidi, M., Urgesi, C., Ionta, S., & Aglioti, S. M. (2008). Virtual lesion of ventral premotor cortex impairs visual perception of biomechanically possible but not impossible actions. *Social Neuroscience*, 3(3-4), 388-400.
- Casile, A., Dayan, E., Caggiano, V., Hendler, T., Flash, T., & Giese, M. A. (2010). Neuronal Encoding of Human Kinematic Invariants during Action Observation. *Cerebral Cortex*, 20(7), 1647-1655.
- Casile, A., & Giese, M. A. (2006). Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Current Biology*, 16(1), 69-74.
- Chobert, J. (2011). *Influence de l'apprentissage musical sur le traitement des syllabes chez des enfants normolecteurs et dyslexiques*. Université de la Méditerranée, Marseille.
- Christensen, A., Ilg, W., & Giese, M. A. (2011). Spatiotemporal Tuning of the Facilitation of Biological Motion Perception by Concurrent Motor Execution. *Journal of Neuroscience*, 31(9), 3493-3499.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., & Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *European Journal of Neuroscience*, 11(5), 1839-1842.
- Corcoran, D. W., & Rouse, R. O. (1970). An aspect of perceptual organization involved in reading typed and handwritten words. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22(3), 526-530.
- Correa, A., Lupianez, J., Madrid, E., & Tudela, P. (2006). Temporal attention enhances early visual processing: A review and new evidence from event-related potentials. *Brain Research*, 1076, 116-128.
- Cross, E. S., Hamilton, A. F., & Grafton, S. T. (2006). Building a motor simulation de novo: observation of dance by dancers. *Neuroimage*, 31(3), 1257-1267.
- Cutting, J. E., & Kozlowski, L. (1977). Recognizing friends by their walk: Gait perception without familiarity cues. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 9, 353-356.
- Cutting, J. E., Moore, C., & Morrison, R. (1988). Masking the Motions of Human Gait. *Perception & Psychophysics*, 44(4), 339-347.
- Dawson, G. D. (1953). Autocorrelation and automatic integration. *Symposia of IIIrd International EEG Congress. Electroenceph. clin. Neurophysiol. (Suppl.)*, 4, 26-37.
- Dayan, E., Casile, A., Levit-Binnun, N., Giese, M. A., Hendler, T., & Flash, T. (2007). Neural representations of kinematic laws of motion: evidence for action-perception coupling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(51), 20582-20587.
- Decety, J., & Jeannerod, M. (1995). Mentally simulated movements in virtual reality: Does Fitts's law hold in motor imagery? *Behavioural Brain Research*, 72(1-2), 127-134.

- Dehaene, S. (2007). *Les neurones de la lecture*. Paris: Odile Jacob.
- Deiber, M. P., Caldarà, R., Ibanez, V., & Hauert, C. A. (2001). Alpha band power changes in unimanual and bimanual sequential movements, and during motor transitions. *Clinical Neurophysiology*, *112*(8), 1419-1435.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, *134*(1), 9-21.
- deSperati, C., & Viviani, P. (1997). The relationship between curvature and velocity in two-dimensional smooth pursuit eye movements. *Journal of Neuroscience*, *17*(10), 3932-3945.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, *91*(1), 176-180.
- Di Russo, F., Martinez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, *15*(2), 95-111.
- Dipietro, L., Krebs, H. I., Fasoli, S. E., Volpe, B. T., & Hogan, N. (2009). Submovement changes characterize generalization of motor recovery after stroke. *Cortex*, *45*(3), 318-324.
- Dipietro, L., Krebs, H. I., Fasoli, S. E., Volpe, B. T., Stein, J., Bever, C., et al. (2007). Changing motor synergies in chronic stroke. *Journal of Neurophysiology*, *98*(2), 757-768.
- Dounskaia, N., Van Gemmert, A. W., & Stelmach, G. E. (2000). Interjoint coordination during handwriting-like movements. *Experimental Brain Research*, *135*(1), 127-140.
- Dubner, R., & Zeki, S. M. (1971). Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Research*, *35*(2), 528-532.
- Dum, R. P., & Strick, P. L. (2005). Frontal lobe inputs to the digit representations of the motor areas on the lateral surface of the hemisphere. *Journal of Neuroscience*, *25*(6), 1375-1386.
- Dupont, P., Orban, G. A., Debruyn, B., Verbruggen, A., & Mortelmans, L. (1994). Many areas in the human brain respond to visual motion. *Journal of Neurophysiology*, *72*(3), 1420-1424.
- Dushanova, J., & Donoghue, J. (2010). Neurons in primary motor cortex engaged during action observation. *European Journal of Neuroscience*, *31*(2), 386-398.

- Eskenazi, T., Grosjean, M., Humphreys, G. W., & Knoblich, G. (2009). The role of motor simulation in action perception: a neuropsychological case study. *Psychological Research*, 73(4), 477-485.
- Etzel, J. A., Gazzola, V., & Keysers, C. (2008). Testing Simulation Theory with Cross-Modal Multivariate Classification of fMRI Data. *PLoS One*, 3(11).
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor Facilitation during Action Observation - a Magnetic Stimulation Study. *Journal of Neurophysiology*, 73(6), 2608-2611.
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47(6), 381-391.
- Flores d'Arcais, G. B. (1994). Order of Strokes Writing as a Cue for Retrieval in Reading Chinese Characters. *European Journal of Cognitive Psychology*, 6(4), 337-355.
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science*, 308(5722), 662-667.
- Fox, R., & McDaniel, C. (1982). The perception of biological motion by human infants. *Science*, 218(4571), 486-487.
- Freyd, J. J. (1983a). The mental representation of movement when static stimuli are viewed. *Perception & Psychophysics*, 33(6), 575-581.
- Freyd, J. J. (1983b). Representing the dynamics of a static form. *Memory & Cognition*, 11(4), 342-346.
- Freyd, J. J. (1987). Dynamic mental representations. *Psychological Review*, 94(4), 427-438.
- Friedman, D., & Johnson, R., Jr. (2000). Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: a selective review. *Microscopy Research and Technique*, 51(1), 6-28.
- Funk, M., Shiffrar, M., & Brugger, P. (2005). Hand movement observation by individuals born without hands: phantom limb experience constrains visual limb perception. *Experimental Brain Research*, 164(3), 341-346.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119, 593-609.
- Gallese, V., & Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(12), 493-501.
- Gastaut, H., Dongier, M., Courtois, G. (1954). On the significance of 'wicket rhythms' ('rythmes en arceau') in psychosomatic medicine. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 6, 687.

- Gazzola, V., & Keysers, C. (2009). The Observation and Execution of Actions Share Motor and Somatosensory Voxels in all Tested Subjects: Single-Subject Analyses of Unsmoothed fMRI Data. *Cerebral Cortex*, *19*(6), 1239-1255.
- Georgopoulos, A. P. (2000). Neural aspects of cognitive motor control. *Current Opinion in Neurobiology*, *10*(2), 238-241.
- Georgopoulos, A. P., Kalaska, J. F., Caminiti, R., & Massey, J. T. (1982). On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, *2*(11), 1527-1537.
- Gibson, J. J. (1979). *The Ecological Approach to Visual Perception*. New Jersey Lawrence Erlbaum Associates Inc.
- Gilet, E. (2009). *Modélisation Bayésienne d'une boucle perception-action : application à la lecture et à l'écriture*. Université Joseph-Fourier, Grenoble I, Grenoble.
- Gilet, E., Diard, J., & Bessiere, P. (2011). Bayesian Action-Perception Computational Model: Interaction of Production and Recognition of Cursive Letters. *PLoS One*, *6*(6).
- Goebel, R., Khorram-Sefat, D., Muckli, L., Hacker, H., & Singer, W. (1998). The constructive nature of vision: direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery. *European Journal of Neuroscience*, *10*(5), 1563-1573.
- Graf, M., Schütz-Bosbach, S., Prinz, W. (2009). Motor Involvement in Action and Object Perception : Similarity and Complementarity. In G. Semin, Echterhoff, G. (Ed.), *Grounding sociality: neurons, mind, and culture*. New York: Psychology Press.
- Grafton, S. T., Arbib, M. A., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography .2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, *112*(1), 103-111.
- Grainger, J., & Holcomb, P. J. (2009). An ERP investigation of orthographic priming with relative-position and absolute-position primes. *Brain Research*, *1270*, 45-53.
- Grainger, J., Rey, A., & Dufau, S. (2008). Letter perception: from pixels to pandemonium. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(10), 381-387.
- Grezes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: A meta-analysis. *Human Brain Mapping*, *12*(1), 1-19.
- Grosjean, M., Shiffrar, M., & Knoblich, G. (2007). Fitts's law holds for action perception. *Psychological Science*, *18*(2), 95-99.
- Grossman, E. D., & Blake, R. (1999). Perception of coherent motion, biological motion and form-from-motion under dim-light conditions. *Vision Research*, *39*(22), 3721-3727.

- Guldenpenning, I., Koester, D., Kunde, W., Weigelt, M., & Schack, T. (2011). Motor expertise modulates the unconscious processing of human body postures. *Experimental Brain Research*, 213(4), 383-391.
- Hamilton, A., Wolpert, D., & Frith, U. (2004). Your own action influences how you perceive another person's action. *Current Biology*, 14(6), 493-498.
- Hamm, J. P., Johnson, B. W., & Corballis, M. C. (2004). One good turn deserves another: An event-related brain potential study of rotated mirror-normal letter discriminations. *Neuropsychologia*, 42(6), 810-820.
- Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S., & Rizzolatti, G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: A neuromagnetic study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(25), 15061-15065.
- Haslinger, B., Erhard, P., Altenmüller, E., Schroeder, U., Boecker, H., & Ceballos-Baumann, A. O. (2005). Transmodal sensorimotor networks during action observation in professional pianists. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(2), 282-293.
- Hauelsen, J., & Knoesche, T. R. (2001). Involuntary Motor Activity in Pianists Evoked by Music Perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(6), 786-792.
- Heckmann, J. G., Lang, C. J., & Neundorfer, B. (2001). Recognition of familiar handwriting in stroke and dementia. *Neurology*, 57(11), 2128-2131.
- Hellige, J. B., & Adamson, M. M. (2007). Hemispheric differences in processing handwritten cursive. *Brain and Language*, 102(3), 215-227.
- Hermens, H. J., Freriks, B., Disselhorst-Klug, C., & Rau, G. (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 10, 361-374.
- Herrmann, C. S., Grigutsch, M., & Busch, N. A. (2005). EEG oscillations and wavelet analysis. In T. C. Handy (Ed.), *Event-related potentials: A methods handbook* (pp. 229-259). Cambridge, MA: MIT Press.
- Holcomb, P. J., & Grainger, J. (2006). On the time course of visual word recognition: an event-related potential investigation using masked repetition priming. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(10), 1631-1643.
- Hollerbach, J. M. (1981). An Oscillation-Theory of Handwriting. *Biological Cybernetics*, 39(2), 139-156.
- Hommel, B., Musseler, J., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(5), 849-878; discussion 878-937.

- Horst, S. (2005). The Computational Theory of Mind. In E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biology*, 3(3), 529-535.
- Jacobs, A., & Shiffrar, M. (2005). Walking perception by walking observers. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 31(1), 157-169.
- James, K. H., & Gauthier, I. (2006). Letter processing automatically recruits a sensory-motor brain network. *Neuropsychologia*, 44(14), 2937-2949.
- James, K. H., & Gauthier, I. (2009). When writing impairs reading: letter perception's susceptibility to motor interference. *Journal of Experimental Psychology: General*, 138(3), 416-431.
- Jasper, H., & Penfield W. (1949). Electrocorticograms in man: Effect of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus. *Arch. Psychiat.*, 183, 163-173.
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: A unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage*, 14(1), S103-S109.
- Jeannerod, M. (2005). Is the motor cortex only executive area? Its role in motor cognition. In A. Riehle & E. Vaadia (Eds.), *Motor cortex voluntary movements. A distributed system for distributed functions* (pp. 241-256). Boca Raton: CRC Press.
- Jeannerod, M. (2006). *Motor Cognition: What Actions Tell to the self*. Oxford: Oxford University Press.
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, 14, 201-211.
- Johansson, G. (1975). Visual motion perception. *Scientific American*, 232(6), 76-88.
- Johnson-Frey, S. H., Maloof, F. R., Newman-Norlund, R., Farrer, C., Inati, S., & Grafton, S. T. (2003). Actions or hand-object interactions? Human inferior frontal cortex and action observation. *Neuron*, 39(6), 1053-1058.
- Jokisch, D., Daum, I., Suchan, B., & Troje, N. F. (2005). Structural encoding and recognition of biological motion: evidence from event-related potentials and source analysis. *Behavioural Brain Research*, 157(2), 195-204.
- Kandel, S., Orliaguet, J. P., & Boe, L. J. (2000). Detecting anticipatory events in handwriting movements. *Perception*, 29(8), 953-964.
- Kandel, S., Orliaguet, J. P., & Viviani, P. (2000). Perceptual anticipation in handwriting: the role of implicit motor competence. *Perception & Psychophysics*, 62(4), 706-716.

- Kaneoke, Y., Bundou, M., Koyama, S., Suzuki, H., & Kakigi, R. (1997). Human cortical area responding to stimuli in apparent motion. *Neuroreport*, 8(3), 677-682.
- Kato, C., Isoda, H., Takehara, Y., Matsuo, K., Moriya, T., & Nakai, T. (1999). Involvement of motor cortices in retrieval of kanji studied by functional MRI. *Neuroreport*, 10(6), 1335-1339.
- Kellis, E. (1998). Quantification of quadriceps and hamstring antagonist activity. *Sports Medicine*, 25(3), 211-211.
- Kelso, J. A. (1981). On the oscillatory basis of movement. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 18, 63.
- Kelso, J. A. (1984). Phase transitions and critical behavior in human bimanual coordination. *American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 15, 1000-1004.
- Kelso, J. A. (1995). *Dynamic patterns: The self-organization of brain and behavior*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Keysers, C., & Perrett, D. I. (2004). Demystifying social cognition: a Hebbian perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(11), 501-507.
- Kilner, J. M. (2011). More than one pathway to action understanding. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(8), 352-357.
- Kilner, J. M., Marchant, J. L., & Frith, C. D. (2009). Relationship between activity in human primary motor cortex during action observation and the mirror neuron system. *PLoS One*, 4(3), e4925.
- Kim, J. J., Doop, M. L., Blake, R., & Park, S. (2005). Impaired visual recognition of biological motion in schizophrenia. *Schizophrenia Research*, 77(2-3), 299-307.
- Kinoshita, S., & Lupker, S. J. (2003). *Masked priming: State of the Art*. New York: Psychology Press.
- Kinsbourne, M., & Hicks, R. E. (1978). Functional cerebral space: A model for overflow, transfer, and interference effects in human performance: A tutorial. In J. Requin (Ed.), *Attention and Performance VII* (pp. 345-362). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Kiyonaga, K., Grainger, J., Midgley, K., & Holcomb, P. J. (2007). Masked cross-modal repetition priming: an Event-Related Potential investigation. *Language & Cognitive Processes*, 22(3), 337-376.
- Knoblich, G., & Flach, R. (2001). Predicting the effects of actions: interactions of perception and action. *Psychological Science*, 12(6), 467-472.
- Knoblich, G., & Flach, R. (2003). Action identity: Evidence from self-recognition, prediction, and coordination. *Consciousness and Cognition*, 12(4), 620-632.

- Knoblich, G., & Prinz, W. (2001). Recognition of self-generated actions from kinematic displays of drawing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 27(2), 456-465.
- Knoblich, G., & Prinz, W. (2005). Linking perception and action: An ideomotor approach. In M. J. H.-J. Freund, M. Hallett, & R. C. Leiguarda (Ed.), *Higher-order motor disorders* (pp. 79-104). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Knoblich, G., Seigerschmidt, E., Flach, R., & Prinz, W. (2002). Authorship effects in the prediction of handwriting strokes: evidence for action simulation during action perception. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 55(3), 1027-1046.
- Korte, A. (1915). Kinematoskopische Untersuchungen. *Zeitschrift für Psychologie*, 72, 194-296.
- Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2000). Activation in human MT/MST by static images with implied motion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(1), 48-55.
- Kozlowski, L., & Cutting, J. E. (1977). Recognizing the sex of a walker from dynamic point-light displays. *Perception & Psychophysics*, 21, 575-580.
- Krakowski, A. I., Ross, L. A., Snyder, A. C., Sehatpour, P., Kelly, S. P., & Foxe, J. J. (2011). The neurophysiology of human biological motion processing: a high-density electrical mapping study. *Neuroimage*, 56(1), 373-383.
- Kraskov, A., Dancause, N., Quallo, M. M., Shepherd, S., & Lemon, R. N. (2009). Corticospinal Neurons in Macaque Ventral Premotor Cortex with Mirror Properties: A Potential Mechanism for Action Suppression? *Neuron*, 64(6), 922-930.
- Lacquaniti, F., Terzuolo, C., & Viviani, P. (1983). The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychol (Amst)*, 54(1-3), 115-130.
- Lange, J., De Lussanet, M., Kuhlmann, S., Zimmermann, A., Lappe, M., Zwitserlood, P., et al. (2009). Impairments of Biological Motion Perception in Congenital Prosopagnosia. *PLoS One*, 4(10).
- Lebeltel, O., Bessière, P., Diard, J., & Mazer, E. (2004). Bayesian robot programming. *Autonomous Robots*, 16, 49-79.
- Levit-Binnun, N., Schechtman, E., & Flash, T. (2006). On the similarities between the perception and production of elliptical trajectories. *Experimental Brain Research*, 172(4), 533-555.
- Lieberman, A. M., Cooper, F. S., Shankweiler, D. P., & Studdert-Kennedy, M. G. P. (1967). Perception of the speech code. *Psychological Review*, 74, 431-461.
- Lieberman, A. M., & Mattingly, I. G. (1985). The Motor Theory of Speech-Perception Revised. *Cognition*, 21(1), 1-36.

- Liu, B., Dijkstra, T. M., & Oomes, A. H. (2002). The beholder's share in the perception of orientation of 2-D shapes. *Perception & Psychophysics*, *64*(8), 1227-1247.
- Loftus, G. R., & Masson, M. E. J. (1994). Using confidence-intervals in within-subject designs. *Psychonomic Bulletin & Review*, *1*(4), 476-490.
- Longcamp, M., Anton, J. L., Roth, M., & Velay, J. L. (2003). Visual presentation of single letters activates a premotor area involved in writing. *Neuroimage*, *19*(4), 1492-1500.
- Longcamp, M., Hlushchuk, Y., & Hari, R. (2011). What differs in visual recognition of handwritten vs. printed letters? An fMRI study. *Human Brain Mapping*, *32*(8), 1250-1259.
- Longcamp, M., Lagarrigue, A., & Velay, J. L. (2010). Contribution of writing movements to visual recognition of letters. *Psychologie Française*, *55*(2), 181-194.
- Longcamp, M., Tanskanen, T., & Hari, R. (2006). The imprint of action: motor cortex involvement in visual perception of handwritten letters. *Neuroimage*, *33*(2), 681-688.
- Louis-Dam, A., Kandel, S., & Orliaguet, J. P. (2000). Anticipation motrice et anticipation perceptive. *Psychologie Française*, *45*, 333-342.
- Louis-Dam, A., Orliaguet, J. P., & Coello, Y. (1999). Perceptual anticipation in grasping movement: When does it become possible? In M. G. Grealy & J. A. Thomson (Eds.), *Studies in Perception and Action*. London: Lawrence Erlbaum Associates.
- Loula, F., Prasad, S., Harber, K., & Shiffrar, M. (2005). Recognizing people from their movement. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, *31*(1), 210-220.
- Lurçat, L. (1974). *Etudes de l'acte graphique*. Paris.
- Madec, S., Rey, A., Dufau, S., Klein, M., & Grainger, J. (2012). The Time Course of Visual Letter Perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*.
- Marshall, R. S., Perera, G. M., Lazar, R. M., Krakauer, J. W., Constantine, R. C., & DeLaPaz, R. L. (2000). Evolution of cortical activation during recovery from corticospinal tract infarction. *Stroke*, *31*(3), 656-661.
- Martel, L., Bidet-ildei, C., & Coello, Y. (2011). Anticipating the terminal position of an observed action: Effect of kinematic, structural and identity information. *Visual Cognition*, *19*, 785-798.
- Massol, S., Grainger, J., Dufau, S., & Holcomb, P. (2010). Masked Priming From Orthographic Neighbors: An ERP Investigation. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, *36*(1), 162-174.

- Matelli, M., Camarda, R., Glickstein, M., & Rizzolatti, G. (1986). Afferent and efferent projections of the inferior area-6 in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 251(3), 281-298.
- Matsuo, K., Kato, C., Okada, T., Moriya, T., Glover, G. H., & Nakai, T. (2003). Finger movements lighten neural loads in the recognition of ideographic characters. *Cognitive Brain Research*, 17(2), 263-272.
- Maunsell, J. H. R., & Vanessen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 3(12), 2563-2586.
- McFarland, K., & Ashton, R. (1978a). The influence of brain lateralization of function on a manual skill. *Cortex*, 14(1), 102-111.
- McFarland, K., & Ashton, R. (1978b). Influence of concurrent task difficulty on manual performance. *Neuropsychologia*, 16(6), 735-741.
- McFarland, K., & Ashton, R. (1978c). The lateralized effects of concurrent cognitive and motor performance. *Perception & Psychophysics*, 23(4), 344-349.
- Meary, D., Chary, C., Palluel-Germain, R., & Orliaguet, J. P. (2005). Visual perception of writing and pointing movements. *Perception*, 34(9), 1061-1067.
- Meary, D., Kitromilides, E., Mazens, K., Graff, C., & Gentaz, E. (2007). Four-Day-Old Human Neonates Look Longer at Non-Biological Motions of a Single Point-of-Light. *PLoS One*, 2(1).
- Miall, R. C., Stanley, J., Todhunter, S., Levick, C., Lindo, S., & Miall, J. D. (2006). Performing hand actions assists the visual discrimination of similar hand postures. *Neuropsychologia*, 44(6), 966-976.
- Mima, T., Nagamine, T., Nakamura, K., & Shibasaki, H. (1998). Attention modulates both primary and second somatosensory cortical activities in humans: A magnetoencephalographic study. *Journal of Neurophysiology*, 80(4), 2215-2221.
- Mitra, P., & Coch, D. (2009). A masked priming ERP study of letter processing using single letters and false fonts. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 9(2), 216-228.
- Montagna, M., Cerri, G., Borroni, P., & Baldissera, F. (2005). Excitability changes in human corticospinal projections to muscles moving hand and fingers while viewing a reaching and grasping action. *European Journal of Neuroscience*, 22(6), 1513-1520.
- Morin, O., & Grezes, J. (2008). What is "mirror" in the premotor cortex? A review. *Neurophysiologie Clinique-Clinical Neurophysiology*, 38(3), 189-195.
- Mosbæk-Johannessen, C. (2010). *Forensic analysis of graphic trademarks. A multimodal social semiotic approach*. University of Southern Denmark.

- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., & Fried, I. (2010). Single-Neuron Responses in Humans during Execution and Observation of Actions. *Current Biology*, 20(8), 750-756.
- Musseler, J., & Hommel, B. (1997). Blindness to response-compatible stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23(3), 861-872.
- Neri, P., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1998). Seeing biological motion. *Nature*, 395(6705), 894-896.
- Neuper, C., & Pfurtscheller, G. (1996). Post-movement-synchronization of beta rhythms in the EEG over the cortical foot area in man. *Neuroscience Letters*, 216(1), 17-20.
- Niedermeyer, E., & Lopes da Silva, F. (Eds.). (2005). *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields* (5th ed.). Baltimore: Lippincott Williams & Wilkins.
- Nishitani, N., Avikainen, S., & Hari, R. (2004). Abnormal imitation-related cortical activation sequences in Asperger's syndrome. *Annals of Neurology*, 55(4), 558-562.
- Nishitani, N., & Hari, R. (2002). Viewing lip forms: cortical dynamics. *Neuron*, 36(6), 1211-1220.
- O'Craven, K. M., Kanwisher, N.G. (1997). Visual Imagery of Moving Stimuli Activates MT/MST. *New Orleans*.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113.
- Orliaguet, J. P., Kandel, S., & Boe, L. J. (1997). Visual perception of motor anticipation in cursive handwriting: influence of spatial and movement information on the prediction of forthcoming letters. *Perception*, 26(7), 905-912.
- Papeo, L., Vallesi, A., Isaja, A., & Rumiati, R. I. (2009). Effects of TMS on different stages of motor and non-motor verb processing in the primary motor cortex. *PLoS One*, 4(2), e4508.
- Parkinson, J., Dyson, B. J., & Khurana, B. (2010). Line by line: the ERP correlates of stroke order priming in letters. *Experimental Brain Research*, 201(3), 575-586.
- Parkinson, J., & Khurana, B. (2007). Temporal order of strokes primes letter recognition. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 60(9), 1265-1274.
- Pascual-Marqui, R. D. (2002). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods & Findings in Experimental & Clinical Pharmacology*, 24 Suppl D, 5-12.

- Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M., & Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *International Journal of Psychophysiology*, *18*, 49-65.
- Pavlova, M., & Sokolov, A. (2000). Orientation specificity in biological motion perception. *Perception & Psychophysics*, *62*, 889-899.
- Pavlova, M., Staudt, M., Sokolov, A., Birbaumer, N., & Krageloh-Mann, I. (2003). Perception and production of biological movement in patients with early periventricular brain lesions. *Brain*, *126*, 692-701.
- Pazzaglia, M., Smania, N., Corato, E., & Aglioti, S. M. (2008). Neural underpinnings of gesture discrimination in patients with limb apraxia. *Journal of Neuroscience*, *28*(12), 3030-3041.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *72*(2), 184-187.
- Peter-Derex, L., Comte, J. C., Mauguiere, F., & Salin, P. A. (2012). Density and Frequency Caudo-Rostral Gradients of Sleep Spindles Recorded in the Human Cortex. *Sleep*, *35*(1), 69-79.
- Petit, J. P., Midgley, K. J., Holcomb, P. J., & Grainger, J. (2006). On the time course of letter perception: a masked priming ERP investigation. *Psychonomic Bulletin and Review*, *13*(4), 674-681.
- Pfurtscheller, G., & Aranibar, A. (1977). Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *42*(6), 817-826.
- Pfurtscheller, G., & da Silva, F. H. L. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology*, *110*(11), 1842-1857.
- Pfurtscheller, G., Stancak, A., & Neuper, C. (1996). Post-movement beta synchronization. A correlate of an idling motor area? *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *98*(4), 281-293.
- Pobric, G., & Hamilton, A. F. D. (2006). Action understanding requires the left inferior frontal cortex. *Current Biology*, *16*(5), 524-529.
- Polyakov, F., Drori, R., Ben-Shaul, Y., Abeles, M., & Flash, T. (2009). A compact representation of drawing movements with sequences of parabolic primitives. *PLoS Computational Biology*, *5*(7), e1000427.
- Polyakov, F., Stark, E., Drori, R., Abeles, M., & Flash, T. (2009). Parabolic movement primitives and cortical states: merging optimality with geometric invariance. *Biological Cybernetics*, *100*(2), 159-184.

- Press, C., Cook, J., Blakemore, S. J., & Kilner, J. (2011). Dynamic Modulation of Human Motor Activity When Observing Actions. *Journal of Neuroscience*, *31*(8), 2792-2800.
- Prinz, W. (1984). Attention and sensitivity in visual search. *Psychological Research*, *45*, 355-366.
- Proffitt, D. R., Stefanucci, J., Banton, T., & Epstein, W. (2003). The role of effort in perceiving distance. *Psychological Science*, *14*(2), 106-112.
- Proverbio, A. M., Riva, F., & Zani, A. (2009). Observation of static pictures of dynamic actions enhances the activity of movement-related brain areas. *PLoS One*, *4*(5), e5389.
- Pulvermüller, F. (1999). Words in the brain language. *Behavioral and Brain Sciences*, *22*, 253-336.
- Purves, D., Augustine, G. A., Fitzpatrick, D., & Hall, W. C. (2005). *Neurosciences* (Vol. 1). Bruxelles: De Boeck.
- Qiao, E., Vinckier, F., Szwed, M., Naccache, L., Valabregue, R., Dehaene, S., et al. (2010). Unconsciously deciphering handwriting: subliminal invariance for handwritten words in the visual word form area. *Neuroimage*, *49*(2), 1786-1799.
- Reina, G. A., & Schwartz, A. B. (2003). Eye-hand coupling during closed-loop drawing: Evidence of shared motor planning? *Human Movement Science*, *22*(2), 137-152.
- Repp, B. H. (1987). The Sound of 2 Hands Clapping - an Exploratory-Study. *Journal of the Acoustical Society of America*, *81*(4), 1100-1109.
- Repp, B. H., & Knoblich, G. (2007). Action can affect auditory perception. *Psychological Science*, *18*, 6-7.
- Rey, A., Dufau, S., Massol, S., & Grainger, J. (2009). Testing computational models of letter perception with item-level event-related potentials. *Cognitive Neuropsychology*, *26*(1), 7-22.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, *27*, 169-192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L., & Gallese, V. (1999). Resonance behaviors and mirror neurons. *Archives Italiennes De Biologie*, *137*(2-3), 85-100.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, *3*(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(9), 661-670.

- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2007). *Mirrors in the brain: how our minds share actions, emotions and experience*. New York: Oxford University Press.
- Roland, P. E., Skinhoj, E., Lassen, N. A., & Larsen, B. (1980). Different cortical areas in man in organization of voluntary movements in extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology*, 43(1), 137-150.
- Rorden, C., & Karnath, H. O. (2004). Using human brain lesions to infer function: a relic from a past era in the fMRI age? *Nature Reviews Neuroscience*, 5(10), 813-819.
- Sallagoity, I., Athènes, S., Zanone, P. G., & Albaret, J. M. (2004). Stability of coordination patterns in handwriting: Effects of speed and hand. *Motor Control*, 8(4), 405-421.
- Salmelin, R., Hamalainen, M., Kajola, M., & Hari, R. (1995). Functional segregation of movement-related rhythmic activity in the human brain. *Neuroimage*, 2(4), 237-243.
- Salmelin, R., & Hari, R. (1994). Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. *Neuroscience*, 60(2), 537-550.
- Sato, M., Grabski, K., Glenberg, A. M., Brisebois, A., Basirat, A., Menard, L., et al. (2011). Articulatory bias in speech categorization: Evidence from use-induced motor plasticity. *Cortex*, 47(8), 1001-1003.
- Saumier, D., Chertkow, H., Arguin, M., & Whatmough, C. (2005). Establishing visual category boundaries between objects: a PET study. *Brain and Cognition*, 59(3), 299-302.
- Saygin, A. P. (2007). Superior temporal and premotor brain areas necessary for biological motion perception. *Brain*, 130(Pt 9), 2452-2461.
- Saygin, A. P., Wilson, S. M., Hagler, D. J., Jr., Bates, E., & Sereno, M. I. (2004). Point-light biological motion perception activates human premotor cortex. *Journal of Neuroscience*, 24(27), 6181-6188.
- Schubo, A., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). Interactions between perception and action in a reaction task with overlapping S-R assignments. *Psychological Research*, 65(3), 145-157.
- Schubo, A., Prinz, W., & Aschersleben, G. (2004). Perceiving while acting: action affects perception. *Psychological Research*, 68(4), 208-215.
- Schurmann, M., Hesse, M. D., Stephan, K. E., Saarela, M., Zilles, K., Hari, R., et al. (2005). Yearning to yawn: the neural basis of contagious yawning. *Neuroimage*, 24(4), 1260-1264.
- Schutz-Bosbach, S., & Prinz, W. (2007). Perceptual resonance: action-induced modulation of perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(8), 349-355.

- Schwartz, A. B. (1994). Direct cortical representation of drawing. *Science*, 265(5171), 540-542.
- Schwartz, A. B., Moran, D. W., & Reina, G. A. (2004). Differential representation of perception and action in the frontal cortex. *Science*, 303(5656), 380-383.
- Sebanz, N., & Shiffrar, M. (2007). Bluffing bodies: Inferring intentions from actions. *Perception*, 36, 176-176.
- Serino, A., De Filippo, L., Casavecchia, C., Coccia, M., Shiffrar, M., & Ladavas, E. (2010). Lesions to the Motor System Affect Action Perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(3), 413-426.
- Sharma, N., Baron, J. C., & Rowe, J. B. (2009). Motor imagery after stroke: relating outcome to motor network connectivity. *Annals of Neurology*, 66(5), 604-616.
- Shiffrar, M., & Freyd, J. J. (1990). Apparent Motion of the Human-Body. *Psychological Science*, 1(4), 257-264.
- Shiffrar, M., & Freyd, J. J. (1993). Timing and apparent motion path choice with human body photographs. *Psychological Science*, 4(6), 379-384.
- Simion, F., Regolin, L., & Bulf, H. (2008). A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(2), 809-813.
- Smith, M. E. (1993). Neurophysiological manifestations of recollective experience during recognition memory judgments. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5(1), 1-13.
- Solnik, S., Rider, P., Steinweg, K., DeVita, P., & Hortobagyi, T. (2010). Teager-Kaiser energy operator signal conditioning improves EMG onset detection. *European Journal of Applied Physiology*, 110(3), 489-498.
- Sosnik, R., Hauptmann, B., Karni, A., & Flash, T. (2004). When practice leads to co-articulation: the evolution of geometrically defined movement primitives. *Experimental Brain Research*, 156(4), 422-438.
- Sosnik, R., Shemesh, M., & Abeles, M. (2007). The point of no return in planar hand movements: an indication of the existence of high level motion primitives. *Cognitive Neurodynamics*, 1(4), 341-358.
- Stadler, W., Ott, D. V. M., Springer, A., Schubotz, R. I., Schutz-Bosbach, S., & Prinz, W. (2012). Repetitive TMS suggests a role of the human dorsal premotor cortex in action prediction. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6.
- Starkes, J. L. (1987). Skill in Field Hockey - the Nature of the Cognitive Advantage. *Journal of Sport Psychology*, 9(2), 146-160.

- Stoet, G., & Hommel, B. (2002). Interactions between features binding in perception and action. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common Mechanisms in Perception and Action (Attention and Performance)* (Vol. XIX, pp. 538-552): Oxford University Press.
- Tai, Y. F., Scherfler, C., Brooks, D. J., Sawamoto, N., & Castiello, U. (2004). The human premotor cortex is 'mirror' only for biological actions. *Current Biology*, *14*(2), 117-120.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1996). Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *Journal of Neuroscience*, *16*(13), 4240-4249.
- Taniguchi, M., Kato, A., Fujita, N., Hirata, M., Tanaka, H., Kihara, T., et al. (2000). Movement-Related Desynchronization of the Cerebral Cortex Studied with Spatially Filtered Magnetoencephalography. *Neuroimage*, *12*(3), 298-306.
- Tarkiainen, A., Helenius, P., Hansen, P. C., Cornelissen, P. L., & Salmelin, R. (1999). Dynamics of letter string perception in the human occipitotemporal cortex. *Brain*, *122* (11), 2119-2132.
- Tootell, R. B. H., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Malach, R., Born, R. T., Brady, T. J., et al. (1995). Functional-analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic-resonance-imaging. *Journal of Neuroscience*, *15*(4), 3215-3230.
- Touryan, J., Gibson, L., Horne, J. H., & Weber, P. (2011). Real-time measurement of face recognition in rapid serial visual presentation. *Frontiers in psychology*, *2*, 42.
- Troje, N. F., Sadr, J., Geyer, H., & Nakayama, K. (2006). Adaptation aftereffects in the perception of gender from biological motion. *Journal of Vision*, *6*(8), 850-857.
- Uhlhaas, P. J., & Singer, W. (2010). Abnormal neural oscillations and synchrony in schizophrenia. *Nature Reviews Neuroscience*, *11*(2), 100-113.
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., et al. (2001). I know what you are doing: A neurophysiological study. *Neuron*, *31*(1), 155-165.
- Urgesi, C., Calvo-Merino, B., Haggard, P., & Aglioti, S. M. (2007). Transcranial magnetic stimulation reveals two cortical pathways for visual body processing. *Journal of Neuroscience*, *27*(30), 8023-8030.
- Vallortigara, G., Regolin, L., & Marconato, F. (2005). Visually inexperienced chicks exhibit spontaneous preference for biological motion patterns. *PLoS Biology*, *3*(7), 1312-1316.
- Van Sommers, P. (1984). *Drawing and Cognition: Descriptive and Experimental Studies of Graphic Production Processes*. New York: Cambridge University Press.

- Vanessen, D. C., Maunsell, J. H. R., & Bixby, J. L. (1981). The middle temporal visual area in the macaque - myeloarchitecture, connections, functional- properties and topographic organization. *Journal of Comparative Neurology*, *199*(3), 293-326.
- Viviani, P. (1990). Motor-perceptual interactions: the evolution of an idea. In M. Piatelli Palarini (Ed.), *Cognitive science in Europe: issues and trends* (pp. 11-39): Golem.
- Viviani, P. (2002). Motor competence in the perception of dynamic events: a tutorial. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common Mechanisms in Perception and Action: Attention and Performance XIX* (pp. 406-443). New York, NY: Oxford University Press.
- Viviani, P., Baud-Bovy, G., & Redolfi, M. (1997). Perceiving and tracking kinesthetic stimuli: further evidence of motor-perceptual interactions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *23*(4), 1232-1252.
- Viviani, P., & Schneider, R. (1991). A developmental study of the relationship between geometry and kinematics in drawing movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *17*(1), 198-218.
- Viviani, P., & Stucchi, N. (1989). The effect of movement velocity on form perception: geometric illusions in dynamic displays. *Perception & Psychophysics*, *46*(3), 266-274.
- Viviani, P., & Stucchi, N. (1992). Biological movements look uniform: evidence of motor-perceptual interactions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*(3), 603-623.
- Wagner, N. M., & Harris, L. J. (1994). Effects of typeface characteristics on visual field asymmetries for letter identification in children and adults. *Brain and Language*, *46*(1), 41-58.
- Watson, J. D. G., Myers, R., Frackowiak, R. S. J., Hajnal, J. V., Woods, R. P., Mazziotta, J. C., et al. (1993). Area-V5 of the human brain - evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic-resonance-imaging. *Cerebral Cortex*, *3*(2), 79-94.
- Wexler, M., Kosslyn, S. M., & Berthoz, A. (1998). Motor processes in mental rotation. *Cognition*, *68*(1), 77-94.
- Wexler, M., Panerai, F., Lamouret, I., & Droulez, J. (2001). Self-motion and the perception of stationary objects. *Nature*, *409*(6816), 85-88.
- Williams, A. M., & Davids, K. (1998). Visual search strategy, selective attention, and expertise in soccer. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, *69*(2), 111-128.
- Wohlschläger, A. (2000). Visual motion priming by invisible actions. *Vision Research*, *40*, 925-930.

- Wong, A. C., Gauthier, I., Woroeh, B., DeBuse, C., & Curran, T. (2005). An early electrophysiological response associated with expertise in letter perception. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 5(3), 306-318.
- Woodworth, R. S. (1899). The accuracy of voluntary movement. *Psychological Review*, 3(3, Suppl. 13), 1-119.
- Wuhr, P., & Musseler, J. (2001). Time course of the blindness to response-compatible stimuli. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 27(5), 1260-1270.
- Yang, S. J., Gallo, D. A., & Beilock, S. L. (2009). Embodied Memory Judgments: A Case of Motor Fluency. *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition*, 35(5), 1359-1365.
- Yeh, S. L., & Li, J. L. (2003). Do "Chinese and American see opposite apparent motions in a Chinese character"? Tse and Cavanagh (2000) replicated and revised. *Visual Cognition*, 10(5), 537-547.
- Zanker, J. M., & Quenzer, T. (1999). How to tell circles from ellipses: perceiving the regularity of simple shapes. *Naturwissenschaften*, 86(10), 492-495.
- Zanone, P. G., & Kelso, J. A. (1992). Evolution of behavioral attractors with learning: nonequilibrium phase transitions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18(2), 403-421.
- Zeki, S., Watson, J. D. G., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., & Frackowiak, R. S. J. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual-cortex. *Journal of Neuroscience*, 11(3), 641-649.
- Zwicker, J., Grosjean, M., & Prinz, W. (2007). Seeing while moving: measuring the online influence of action on perception. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 60(8), 1063-1071.
- Zwicker, J., Grosjean, M., & Prinz, W. (2010). On interference effects in concurrent perception and action. *Psychological Research*, 74(2), 152-171.

Auteur : Yannick WAMAIN

Titre : Quel est le rôle fonctionnel du cortex moteur primaire dans la perception visuelle de traces graphiques ? Etudes comportementale et neurophysiologique.

Directeurs de thèse : Marieke LONGCAMP et Pier-Giorgio ZANONE

Laboratoire : PRISSMH - Programme de Recherche Interdisciplinaire en Sciences du Sport et du Mouvement Humain (EA-4561), Faculté des Sciences du Sport et du Mouvement Humain (F2SMH), Université Toulouse 3

Discipline : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS)

Ecole Doctorale : Comportement, Language, Education, Socialisation et COgnition (CLESCO)

Résumé :

Depuis la fin des années 80, un grand nombre d'études comportementales ont démontré que nos représentations motrices participent à la perception visuelle du mouvement biologique ou de son résultat. Suite à la découverte des neurones miroir, un autre champ de recherche a révélé que la perception des stimuli impliquant un mouvement, active des régions corticales motrices telles que le cortex moteur primaire (M1). Bien que le rapprochement entre ces deux types de littérature soit facile et permette de spéculer sur un rôle direct de M1 dans la perception visuelle de stimuli impliquant un mouvement, cette relation causale mérite d'être directement testée. Afin d'étudier le rôle fonctionnel de M1 dans la perception visuelle, nous avons utilisé un paradigme de tâche duelle (motrice et perceptive) dans le but de manipuler directement le niveau d'activation de M1. Les conséquences de cette manipulation sur la perception visuelle de traces graphiques ont été mesurées sur le plan comportemental (Etudes 1 et 2) et neurophysiologique (Etudes 3 et 4).

Les études comportementales révèlent que la sensibilité de discrimination durant l'observation visuelle de traces graphiques évolue en fonction de deux paramètres : les propres préférences motrices du participant dans la production de traces graphiques, mais également en fonction de la « disponibilité » de M1 lors de la tâche perceptive.

Les études neurophysiologiques, quant à elles, ont réussi à mettre en évidence que M1 de l'observateur serait d'autant plus activé durant la perception visuelle d'une lettre, que cette dernière lui est familière sur le plan moteur. De plus, à travers cette notion de familiarité motrice, nos résultats ont révélé que M1 influence effectivement le traitement visuel des lettres. Cette influence se produit dès 300 ms après la présentation visuelle.

L'ensemble de ces résultats fournissent des arguments en faveur de l'implication de M1 dans le traitement visuel de formes graphiques.

Mots-clés : tâche duelle, interactions perceptivo-motrices, mouvement biologique, EEG, ellipse, lettre.