

Le traitement des informations spatiales

PAR J. PAILLARD

Professeur à l'Université d'Aix-Marseille

La cohérence de l'environnement spatial où nous localisons nos perceptions et où nous dirigeons nos actes est le résultat de la coordination et de l'intégration des informations collectées par nos organes des sens sur l'état et les événements du monde extérieur, sur la position et les déplacements de notre corps mobile dans cet univers ordonné et orienté.

Il est banal de rappeler que la réalité spatiale à laquelle accède un organisme dépend fondamentalement de l'équipement sensoriel dont il est doté. Il est traditionnel aussi d'aborder l'étude des bases physiologiques de la perception de l'espace par un inventaire des informations spatiales que les divers organes sensoriels sont susceptibles de fournir.

La description que le physicien peut faire du monde matériel, grâce aux instruments d'analyse de la connaissance scientifique, peut être très différente du système de description et de connaissance auquel accède un organisme à travers ses propres instruments d'analyse informationnelle. Cette description se limite, en effet, à celle permise par le dialogue sensorimoteur qui s'établit entre un organisme et son environnement pour permettre les réactions adaptatives favorables à sa survie. Il est donc parfaitement raisonnable de supposer que cette description du monde va différer suivant les espèces animales en fonction des potentialités de leurs systèmes récepteurs d'information et de leurs systèmes d'action sur le monde, eux-mêmes dépendants des conditions particulières imposées à

la survie des organismes. Elle dépendra aussi, bien entendu, de leur capacité d'assimiler cette matière informationnelle et par suite de la richesse des combinaisons et des opérations de traitement dont cette matière pourra être l'objet.

Aussi le parti pris de cette présentation sera-t-il de considérer tout recueil d'information par le système organique comme inséparable des activités d'exploration et de collecte active qui en conditionnent le choix et le traitement ultérieur de cette information, aux diverses étapes de son élaboration centrale, comme orienté par les activités qu'elle engendre et qui lui donnent un sens.

Tout organisme vivant est équipé pour extraire de son environnement les matériaux énergétiques utiles à la construction puis à la stationnarité de sa structure matérielle et pour y rejeter les déchets de sa machinerie métabolique. Cette structure matérielle se définit généralement par ses frontières ou interfaces délimitant un espace intérieur individualisé, l'espace du corps où s'ordonnent les architectures organiques. De l'autre côté de la frontière il y a l'espace extérieur, source d'énergie et d'ordre matériel assimilables. C'est au niveau de l'interface que vont s'organiser les échanges entre l'espace interne organisé et le milieu externe.

Plus la taille des structures organiques augmente, plus grands sont leurs besoins et plus nombreuses doivent être les chances de rencontre avec les matériaux énergétiques assimilables du milieu. Le déplacement d'abord aléatoire de l'organisme devient rapidement exploratoire. L'exploration elle-même ne tardera pas à s'armer de nouveaux instruments de guidage et d'orientation pour accroître les probabilités de rencontre utile. Un nouveau mode de relation et d'échanges se perfectionne alors entre l'organisme et son milieu: celui des signes. De nouveaux organes d'ingestion se perfectionnent mais l'énergie-matière qu'ils vont trier et choisir dans l'environnement n'est plus assimilée et intégrée à la matière organique comme nourriture matérielle et énergétique, elle devient nourriture informationnelle choisie, assimilée, transformée dans son support dès le transducteur et traduite en un langage interne aussi spécifique de l'individu que

l'était le matériau de son architecture organique et la composition de son milieu intérieur. Matière et énergie ne sont plus que le support d'un système de signes pour l'organisme qui les capte. Ainsi l'information n'a-t-elle de statut qu'au regard de la structure d'accueil qui lui donne un sens. Elle n'existe comme telle qu'à travers le champ de signification dans lequel l'insère l'organisme. Les besoins en nourriture informationnelle d'un organisme vont de toute évidence dépendre du mode de relation qu'il établit avec son environnement. Par son équipement propre d'ingesteurs et par ses capacités d'exploration, l'organisme apparaît comme le propre générateur d'un univers informationnel qu'il façonne à la mesure de ses capacités assimilatrices. La valeur signifiante de cette information ne se justifie elle-même que par sa valeur biologique adaptative, c'est-à-dire primitivement par sa capacité d'organiser les déplacements de l'organisme dans son milieu et de diriger ses actions dans et sur ce milieu de manière à assurer sa survie et à accroître la maîtrise de son environnement écologique.

Il n'est pas d'information utilisable sans présence de structures ordonnées, détachables d'un milieu espace-temps où elles apparaîtront comme éléments singuliers discernables. Ce sont ces arrangements spatiaux ou temporels accessibles à l'organisme qui deviennent le support de ses aliments informationnels. Le statut de signifiant de ces stimulations ne peut être acquis qu'en vertu de la régularité, de la stabilité, de la reproductibilité de tels arrangements.

S'agissant des informations sur l'espace, il est clair qu'elles vont dépendre des singularités spatialement discernables et par suite du pouvoir séparateur des instruments d'analyse, mais aussi, et d'une manière plus générale, de la « bande passante » des filtres interposés, dont on sait qu'elle limite de manière considérable le choix des supports de la nourriture informationnelle des organismes (étroites bandes de réception des vibrations mécaniques ou des vibrations électromagnétiques par exemple).

Mais parmi le flux des informations spatiales accessibles au système, le choix de celles qui seront utiles (assimilables) sera guidé par leur signification adaptative. En ce sens l'inventaire des réactions adaptatives qui vont justifier l'usage d'indices spatiaux peut constituer un guide utile.

Dès lors que les disponibilités locales en matériaux énergétiques viennent à s'épuiser, la bouche doit être transportée en un nouveau lieu où elle retrouve les conditions d'environnement lui permettant d'assumer sa fonction de captage sélectif. Ce qui amène le développement évolutif d'une *motricité de transport* du corps.

Ce transport peut être purement aléatoire mais les chances de rencontrer le milieu nutritionnel adéquat s'accroîtront par la détection d'une information sur le repérage en direction des hétérogénéités significatives du milieu environnant. La signification de l'information spatiale s'exprimera d'abord dans la *réaction d'orientation* de l'organisme et dans son *positionnement directionnel*, puis dans le *transport dirigé*, vers la source reconnue adéquate, du corps porteur de la bouche. Les processus primitifs d'acceptation ou de refus se différencient alors en activités d'approche ou d'évitement. Approcher consiste à réduire l'écart spatial entre l'objet et la bouche, éviter consiste à augmenter cet écart. Mais l'univers des animaux mobiles est non seulement constitué d'aliments à rechercher, à identifier, à consommer, mais aussi de conditions écologiques générales à optimiser : obscurité, chaleur, salinité, etc. La présence de proies à capturer ou de prédateurs à fuir s'accompagnera du perfectionnement des informations à signification alertante, à signification localisatrice, à signification identificatrice, à signification déclenchatrice des comportements adaptés.

Le progrès du développement des organes de collecte d'information spatiale va de pair avec le perfectionnement de l'appareil moteur dans le fonctionnement duquel s'exprime la signification de l'information recueillie par l'organisme pour l'alerter, l'orienter, déclencher des programmes d'action, de capture, de consommation, de fuite, de défense qui en constitueront le signifié. C'est donc dans les réactions motrices de l'animal et dans leur finalité fonctionnelle que nous devons en fin de compte rechercher la signification des informations spatiales retenues comme utiles par l'organisme et la nature des invariants qu'il doit extraire de son univers sensoriel pour assurer la cohérence des actions qui conditionnent sa survie.

L'univers spatial d'un organisme c'est d'abord l'espace de

ses actions utiles qui souvent n'est qu'un sous-ensemble de celui de ses réactions possibles, de même que son univers sensoriel est constitué des informations qu'il en extrait pour assurer l'efficacité de ses actions utiles et qui n'est souvent qu'un sous-ensemble parfois limité des informations qu'il est capable d'en extraire pour organiser de nouveaux types d'action et enrichir son répertoire adaptatif.

Chaque espèce se trouve marquée dans son *architecture morphologique* comme dans l'organisation fonctionnelle de sa motricité par les *contraintes spatiales* du monde physique qu'elle doit affronter.

Tous les êtres biologiques dotés d'une mobilité autonome sont équipés d'organes adaptés leur assurant une certaine maîtrise de l'espace aquatique, terrestre ou aérien où ils ont à évoluer. A travers la diversité morphologique des espèces, qui traduit la multiplicité des trajets suivis par l'évolution biologique pour assumer des finalités fonctionnelles identiques, apparaissent de remarquables constantes qu'il importe de souligner.

La masse corporelle où se trouvent rassemblés les organes végétatifs fondamentaux comprend invariablement un pôle oral, comme point privilégié de pénétration du flux des matériaux énergétiques et un pôle caudal d'expulsion des déchets du métabolisme interne. Ces deux pôles vont déterminer la polarité des mouvements d'orientation et de transport. Examinons en particulier l'organisation à symétrie longitudinale axiale qui constitue, de toutes les formes d'organisation animale, celle qui semble avoir donné lieu aux développements évolutifs les plus remarquables notamment dans la série des vertébrés. Elle porte essentiellement l'empreinte des contraintes spatiales liées à la présence des forces de pesanteur. Les organismes terrestres par exemple s'équipent de paires de segments articulés locomoteurs et porteurs de la masse corporelle végétative et d'un segment céphalique mobile dans le prolongement de l'axe et porteur de l'organe impair buccal. Sur ce segment céphalique se concentre l'essentiel des capteurs d'information sur l'espace externe (vision, audition, olfaction) sous forme de paires de capteurs symétriquement disposées.

Le positionnement de ce segment privilégié par rapport aux forces de pesanteur sera assuré par les organes pairs des appareils vestibulaires de l'oreille interne. L'organisme se trouve donc orienté par rapport au champ gravitaire avec un dos, un ventre, un avant, un arrière par rapport à la polarisation buccale et au sens de progression, un espace moteur droit et un espace moteur gauche servis par des paires de capteurs et des paires de segments mobiles. Parallèlement se constituent deux formations nerveuses symétriquement accolées, chargées de contrôler les actions sensori-motrices dans les hémichamps spatiaux droit et gauche du corps et de les coordonner grâce aux relations commissurales.

A considérer le *répertoire des activités motrices* dont un animal est doté pour maîtriser ses relations spatiales avec le monde qui l'entoure, on peut schématiquement y distinguer deux grandes sphères fonctionnelles: d'une part celle des actions *de positionnement et de transport* du corps au service d'une fonction large de repérage dans un espace orienté et de localisation des objets qui s'y trouvent, et d'autre part celle des *actions diversifiées de « manipulation »* dirigées sur les objets eux-mêmes: « saisie », transformation, consommation (Paillard, 1960, 1963, 1971).

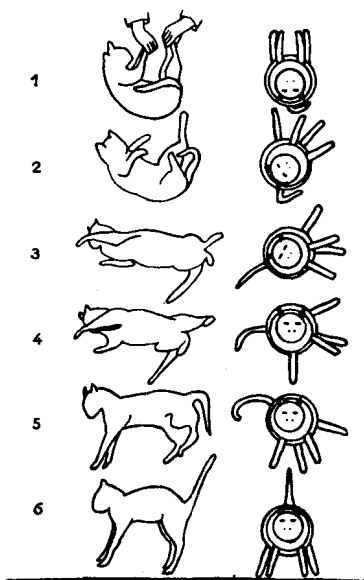
1° S'agissant des *fonctions de positionnement*, elles sont assurées par les activités motrices dites posturales qui assurent la fixation des pièces du squelette dans des positions déterminées solidaires les unes des autres et qui composent au corps une attitude d'ensemble. Cette attitude exprime la manière dont l'organisme affronte son environnement et se prépare à y agir. Elle résulte d'une véritable stabilisation automatique de la tête et du corps dans l'espace, suivant deux grands systèmes étroitement subordonnés:

— *Le positionnement antigravitaire* assuré par un ensemble de mécanismes capables de maintenir la position de la tête et la station du corps dans une attitude de référence propre à chaque espèce, caractéristique des états d'alerte préparatoire à l'affrontement sensoriel et moteur du monde extérieur. Il résulte d'une régulation stabilisatrice d'une grande précision où les informations d'origine labyrinthique et musculaire associées aux signaux visuels et cutanés plantaires interviennent pour le

maintien ou le rétablissement (fig. 1) de l'équilibre du corps dans son orientation fondamentale par rapport aux forces de pesanteur. Il s'inscrit dans le cadre des grandes constantes homéostatiques de l'organisme et constitue, sans aucun doute, un *référentiel basal* pour l'orientation spatiale de tous les organismes. Nous avons introduit à ce sujet la notion d'*invariant statural* (Paillard, 1971).

Fig. 1. - Réflexe de redressement du chat d'après l'analyse cinématographique de Marey. Les schémas de droite permettent de préciser le rôle directeur du positionnement de la tête pratiquement rétabli dès la phase 4, alors que le retournement du train antérieur et du train postérieur est plus tardif. On notera la position d'atterrissage caractéristique en extension.

(D'après J. Paillard, 1963.)



Sur le plan sensoriel c'est assurément l'appareil vestibulaire céphalique et son double fil à plomb utriculaire détecteur de la verticale physiquement invariante qui constituent l'axe fondamental de référence spatiale de tout être vivant. Toute contrainte dynamique s'exerçant sur cet équilibre fondamental, qu'elle soit d'origine externe (poussée, poids) ou interne (moment des forces de déplacement des membres), se trouvera automatiquement compensée. La physiologie nous a appris que ces régulations se consomment dans les parties basses du tronc cérébral en conjonction avec les structures cérébelleuses.

— *Le positionnement directionnel* se construit sur et à partir des architectures posturales antigravitaires en les soumettant aux réarrangements qu'exige une orientation de la tête et du

corps en direction des sources de stimulation externe. Il entraîne un remaniement automatique à partir du référentiel statural. Il est assuré par le jeu coordonné de trois opérateurs spatiaux assurant respectivement: le relèvement et l'abaissement de la tête dans le plan médian sagittal, le déplacement latéral droite-gauche dans le plan horizontal et la rotation dans les deux sens autour de l'axe du corps. Là encore, c'est le positionnement de la tête qui dirigera celui du corps (Paillard, 1963).

Il est intéressant de retrouver dans tout le dispositif de maîtrise de l'espace moteur une logique inhérente à la disposition mécanique des groupes d'action musculaire qui opèrent les transformations de la position du corps à partir de sa position de référence. Quel que soit le segment mobile considéré, tête ou membres (et de ce point de vue l'œil mobile en tant que segment obéit aux mêmes lois d'organisation), les transformations s'effectuent par le jeu de trois opérateurs rotationnels autour de trois axes perpendiculaires; la réversibilité étant assurée par la présence de deux groupes musculaires antagonistes (seules les articulations du coude et du genou sont unidimensionnelles) (Paillard, 1971).

Il n'est pas étonnant de ce fait de constater que l'organisation des trois canaux semi-circulaires de l'oreille interne détecteurs du mouvement de la tête reflète la même organisation suivant trois plans perpendiculaires.

Ces activités de positionnement semblent relever de *programmes automatiquement déclenchés* de coordination des trois opérateurs basaux dont le siège mésencéphalique a été bien démontré (voir Jung et Hassler, 1960). Le problème qui reste posé est celui du choix et du déclenchement de ces programmes qui supposent non seulement le repérage de la posture initiale sur le référentiel postural général, mais une information qui anticipe sur la posture finale à atteindre de manière à réaliser l'alignement directionnel correct de l'axe de la tête ou du corps avec la source de stimulation. Les modèles proposés pour rendre compte de cet intéressant mécanisme sont assez rares mais les données tirées de l'expérimentation sur les vertébrés inférieurs (Ingle, 1970) semblent indiquer que le tectum optique dispose d'une carte du champ visuel topographiquement ordonné dont la stimulation ponctuelle entraîne le déclenchement de tels

programmes de positionnement tendant à orienter l'axe orocéphalique dans une direction précise de l'espace, correspondant à la position du stimulus à atteindre repérée sur le champ rétinien de l'animal. Les relations anatomiques précises que contracte cette structure avec les opérateurs mésencéphaliques sont par ailleurs bien établies. Une complication importante intervient lorsque l'œil étend son champ d'action et accroît sa mobilité dans son orbite en constituant, de ce fait, un segment articulé du corps. Le calibrage de sa position par rapport au référentiel céphalique et par suite postural général se trouve posé. En effet, c'est moins la position du stimulus dans la géométrie rétinienne que la direction de l'axe optique définie par la capture fovéale du stimulus à atteindre qui devient, dans ce cas, le repère positionnel important. On ne devrait plus s'attendre alors à une définition terme à terme de la carte rétinienne du tectum optique avec celle du *behavioral space* comme le suppose Trevarthen (1968). Une telle carte suppose logiquement le calibrage des positions de l'œil dans le référentiel céphalocentrique et par suite dans le référentiel postural général. Kruger (1970) a fait une étude comparative de cette topographie tectale chez les vertébrés.

Contrairement aux autres articulations du squelette, l'œil ne dispose pas de détecteurs de position respective des deux segments reliés. Autrement dit, aucun récepteur articulaire ne peut apprécier la position respective de l'œil par rapport à la tête comme c'est le cas pour les articulations osseuses du squelette. Les hypothèses anciennement formulées sur le rôle des récepteurs proprioceptifs des muscles oculaires ont été sérieusement controversées par de nombreux travaux récents (voir revue dans Bishop, 1971). Contrairement aux articulations osseuses qui ne disposent pas (au moins prises individuellement) d'un stabilisateur de position autour d'une référence détectable (stabilisateur et référence qui existent cependant dans le cadre de la posture fondamentale), l'œil, grâce à son point central de fixation, dispose d'un référentiel oculocentrique qui repose sur la géométrie d'organisation des champs récepteurs de la rétine. Comment dès lors l'axe oculocentrique se trouve-t-il calibré dans le référentiel postural? Ce problème difficile est encore mal résolu. La musculature oculaire se trouve directement soumise aux influences d'origine vestibulaire

puisque pratiquement chacun des trois canaux semi-circulaires semble contrôler directement et indépendamment l'un des trois opérateurs rotationnels du positionnement oculaire. Tenant compte du fait que ces segments oculaires mobiles échappent à peu près totalement aux contraintes des forces de gravité et des forces extérieures, on a pu imaginer qu'ils se trouvent calibrés par certaines caractéristiques paramétriques de leurs efférences. Une correspondance univoque existe entre la position de l'œil et la configuration du pattern de commande motrice qui la détermine. C'est donc cette configuration même du pattern de commande qui constituerait le signal calibrant de la position de l'axe oculocentrique par rapport à la tête et au schéma postural général. L'étroite dépendance entre position de la tête et informations vestibulaires d'une part, entre ces dernières et les commandes motrices oculaires d'autre part, peut fournir un support à la calibration recherchée. L'œil dispose par ailleurs d'un circuit autonome de positionnement par rapport à l'axe oculocentrique et il serait intéressant d'évaluer le perfectionnement évolutif d'un système de centrage de l'axe du corps à partir d'une relation topographique référée sur la stimulation d'une rétine à peu près fixe solidaire de ce corps (poisson) et d'un système de centrage de la tête par rapport au corps basé sur un contrôle préalable de l'œil sur son référentiel oculocentrique. On pourrait, à la limite, considérer, par exemple, que c'est la bouche du poisson qui jouerait le rôle de fovéa rétinienne. En tout état de cause, on peut penser que ce rôle de l'œil dans le repérage directionnel des sources peut mettre en œuvre des détecteurs et des fonctions d'analyse différents de ceux qui présideraient à sa fonction d'explorateur et d'analyseur de l'objet. Trevarthen (1968) a suggéré cette dualité fonctionnelle des éléments rétiniens au service de la double fonction d'orientation et de détection des formes (*ambient vision* et *focal vision*), suspectant le rôle respectif des cônes et des bâtonnets (voir fig. 2), ce qui peut présenter quelques difficultés pour l'interprétation de l'exercice de la fonction en conditions photopiques; peut-être peut-on évoquer un autre type d'explication dans la dualité des récepteurs de position et des récepteurs de déplacement dégagée des ingénieuses expériences de McKay (1958) en vision stroboscopique.

La région fovéale elle-même nous semble pouvoir jouer une double fonction comme lieu de capture et d'ancrage directionnel dans un cas, comme lieu d'analyse fine de l'espace de l'objet dans l'autre cas (Paillard, 1971).

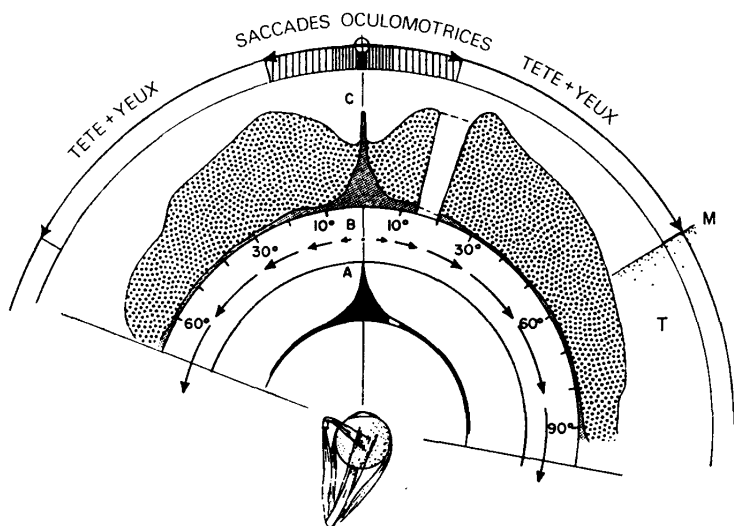


Fig. 2. - Champ visuel de l'œil droit dans le méridien horizontal chez l'Homme.

A : Acuité visuelle relative.

B : Vecteurs du déplacement rétinien pour des objets situés à égale distance de l'œil lorsque ce dernier se trouve porté en avant à une distance donnée le long de son axe.

C : Fréquence de distribution relative des bâtonnets (points) et des cônes (rayures diagonales).

M : Bord antérieur du croissant monoculaire temporal.

(D'après Trevarthen, 1968.)

Nous retiendrons de cette première analyse l'existence dans l'organisme de dispositifs d'ancrage positionnel du corps et de ses différents segments articulés, grâce à la détection par des capteurs spécialisés de *l'invariant physique* fondamental que constitue la direction des *forces de gravité*. Le maintien de cette position de référence fondamentale, c'est-à-dire de *l'invariance staturale*, se réalise grâce à des dispositifs d'asservissement

compensatoires suivant le principe d'un servomécanisme à constance. Sur ce plan l'ancrage directionnel de l'œil sur l'objet même mobile relèverait du même principe de stabilisation automatique.

2° Des changements de positions vont, bien entendu, résulter les *activités de transport* proprement dites. Ces dernières supposent le déverrouillage de la position initiale par rapport à ses circuits stabilisateurs, un transport programmé ou guidé et un ancrage stabilisateur sur la nouvelle position prévue lorsqu'elle est stable et repérable dans le référentiel spatial (Paillard, 1971).

On doit tout d'abord distinguer ici le *transport du corps dans son ensemble*, et le *transport des segments mobiles* sur un corps stable et orienté.

Le premier va mettre en jeu une *machinerie locomotrice* dont les programmes et les systèmes d'ajustement correcteur constituent un opérateur d'un type particulier effectuant la translation horizontale du corps dans une direction déterminée. Ce déplacement, en fait, peut être l'objet d'un réglage en vitesse, en amplitude et en force. Il peut, lorsqu'il s'agit du saut par exemple, relever d'un principe de programmation assez peu différent de celui qui préside à la saccade oculaire. L'idée que nous voudrions exprimer est que, dans toutes les opérations de changement de position du corps, le paramètre important demeure l'estimation référencée de la position finale à atteindre par rapport à la position initiale et que le transport lui-même résultera d'un programme d'activité en quelque sorte instruit par le paramètre initial sous son double aspect: direction et distance à parcourir. Il n'y aurait donc pas de différence fondamentale entre une saccade de positionnement oculaire, une orientation de la tête vers une source sonore, une projection du membre vers une cible visuelle, un saut du corps au-delà d'une marque définie et par extension la projection d'une balle vers une cible. La machine biologique dispose de ce point de vue d'une remarquable capacité d'instruction de ses programmes de changement de position. Un véritable générateur d'invariants spatiaux — par repérage des positions des segments et du corps propre par rapport au référentiel antigravitaire fondamental, et confrontation avec la carte visuelle de localisation des objets

extérieurs par rapport au corps — semble doté de la capacité d'élaborer un répertoire de programmes moteurs assurant la modification des rapports spatiaux. On devra bien entendu s'interroger sur la nature innée de certains de ces programmes et leur caractère précâblé rigide ou acquis.

De ce point de vue il ne fait guère de doute que la saccade oculaire résulte d'une programmation rigide et précâblée justifiée par l'absence à peu près complète d'imprévu, d'obstacles ou de contraintes mécaniques. C'est précisément cette liaison rigide entre commandes et effets qui peut justifier qu'une information sur le calibrage de la position puisse être entièrement obtenue à partir de la commande elle-même. Il n'en est pas tout à fait de même pour les commandes des membres. Si les contraintes gravitaires permanentes et stables sont prévisibles et si les dispositifs de correction automatique de programme (proprioception) peuvent théoriquement lui donner la flexibilité requise, les caractéristiques de dimension et de masse du corps resteront variables pendant la longue période de croissance, ce qui paraît assez incompatible avec une prédétermination rigide (Paillard, 1971). A ce sujet, les singes totalement désafférentés de Taub (1968) présentent de remarquables ajustements directionnels de la projection d'un membre en direction de cibles visuelles, à condition toutefois que la position initiale de ce membre soit une position standard habituelle. La commande programmée semble capable d'assurer, à elle seule, l'ajustement correct de la trajectoire balistique. La grande question qui reste posée toutefois est celle de l'établissement initial de ces standards et de ces programmes. Nous pensons qu'ils doivent se constituer progressivement au cours de l'enfance sur la base d'une confrontation conjointe des données visuelles, proprioceptives, musculaires, articulaires et vestibulaires comme autant d'invariants moteurs en relation avec les invariants visuels. Il semble toutefois logiquement nécessaire de leur conférer une capacité de remaniement interne *a priori* peu compatible avec un principe de codage structural rigide.

Un autre mécanisme peut venir également assister l'accomplissement du programme, en particulier dans sa phase finale, c'est le mécanisme d'ancrage de la position.

Nous avons vu précédemment que la fonction référentielle de certaines informations spatiales s'accompagnait de la mise en jeu d'un véritable servomécanisme de positionnement, réalisant l'ancrage de la position et assurant sa stabilité. Tel est le cas du référentiel antigravitaire. C'est aussi le cas du référentiel oculocentrique qui capte la stimulation dans sa région fovéale, et si le stimulus bouge l'œil s'accroche à la cible et la suit. C'est probablement aussi le cas de la détection d'écart que réalisera l'œil dans sa fonction de guidage en fin de trajectoire balistique, afin de corriger la trajectoire du segment mobile et d'ancrer son extrémité de pointage sur la position réelle.

Les spécialistes de la motricité oculaire ont bien distingué ces deux mécanismes de la saccade et de la poursuite oculaire qui relèvent de deux opérations différenciées, l'un travaillant sur un principe d'instruction anticipatrice en boucle ouverte (*feed forward*), l'autre sur un principe de correction automatique d'erreur en boucle fermée (*feedback*). Cette distinction reste capitale pour la compréhension des ajustements moteurs aux données spatiales.

D'une tout autre nature, semble-t-il, seront les mouvements projetés dans l'espace qui reçoivent leur instruction non plus d'un objectif spatialement repéré qu'il faut atteindre, mais d'un modèle interne, en quelque sorte, qui engendre un programme de trajectoires motrices dont la variété peut être surprenante chez l'Homme. Ces mouvements supposent un pouvoir de mobilisation graduée des effecteurs permettant de diversifier les parcours dans l'espace moteur suivant des combinaisons infinies: danse, attitude, expression corporelle, langage gestuel, graphisme, etc. Ce sont des déplacements très différents de ceux régis par les trajectoires balistiques de positionnement. On pourrait, dans un certain sens, évoquer un générateur de formes motrices spatiales au même titre qu'il existe un générateur de formes perceptives. On retrouve dans ce domaine des propriétés d'invariance et de généralisation assez analogues à celles qui régissent le traitement des formes perceptives (transformation homothétique par exemple). Le graphisme qui relève très certainement d'un tel générateur a fait l'objet des belles études de L. Lurçat (1966). Les perspectives théoriques ouvertes par ce champ de recherches sont d'un indiscutable intérêt. On sait que, ayant appris à signer son nom, on peut exécuter cette signature

avec la même facilité en la dilatant dans l'espace ou en utilisant un autre segment du membre. On peut s'interroger sur les rapports qu'entretient ce générateur de trajectoires spatiales avec les systèmes précédemment décrits, mais il me semble que bien des analogies devraient lui être trouvées dans son principe de fonctionnement avec le générateur des formes perceptives. Au même titre que ce dernier, il suppose un instrument opératoire assez élaboré impliquant probablement la mise en jeu d'une fonction corticalisée. Le développement des relations du cortex moteur avec le système de voies descendantes au service des contrôles de la musculature proximale des membres (Kuypers, 1958) pourrait peut-être constituer l'une des voies d'expression de ces commandes.

La fonction de guidage visuel ne prend-elle pas également dans un tel cadre un nouvel aspect spécifique? A ce sujet on a souvent suggéré l'intervention du cervelet dans l'exécution, sinon l'élaboration et le stockage, des programmes « saccadiques » ou de transport balistique (Kornhuber, 1971), alors que les structures striaires interviendraient davantage dans le réglage des mouvements à trajectoires contrôlées par un modèle interne (*ramp generator* de Kornhuber). Certaines observations indiquent des défaillances de la fonction de guidage visuomotrice par lésions discrètes du noyau caudé chez le chat (Gybels et coll., 1967).

Une meilleure définition des caractéristiques de la performance visuomotrice exigée de l'animal permettra sans doute de poser aux expérimentations neurophysiologiques traditionnelles des problèmes mieux définis. Dans une ligne méthodologique assez analogue à celle qui a conduit à la découverte des détecteurs de caractéristiques dans l'analyse des systèmes d'entrées sensorielles, la perspective ne reste-t-elle pas ouverte d'une découverte des éléments du codage spatial des mouvements au niveau des étapes les plus terminales de leur programmation centrale?

3° Evoquons maintenant les activités qui relèvent de la seconde sphère fonctionnelle évoquée plus haut: celle des actions qui vont opérer sur l'espace de l'objet lui-même.

Elles seront diversifiées à la mesure du perfectionnement des organes de saisie, de manipulation et de transformation dont l'organisme est équipé.

a / Les actions les plus primitives sont certainement celles qu'exerce l'orifice oral pour la saisie, le déplacement, la succion, l'ingestion, les transformations masticatoires. Cette dominance du pôle oral va commander toute l'organisation motrice des vertébrés pratiquement jusqu'aux primates. La bouche sera l'outil de préhension et d'action. Elle pourra s'accompagner chez les vertébrés du développement d'outils accessoires: dents, défenses, cornes, ou de l'évolution d'organes spécialisés (tels que la trompe de l'éléphant) ; mais ce sont les invertébrés qui nous offrent sous ce rapport une fertilité inventive de l'évolution qui ne le cède en rien à celle qui a prévalu dans la sphère des fonctions locomotrices. Les contrôles moteurs de la tête mis au service de ces nouvelles fonctions vont échapper à la sphère fonctionnelle des mouvements de la tête impliqués dans les fonctions de positionnement et de repérage. Bien entendu la triade effectrice rotationnelle continuera de constituer la voie finale commune d'expression de ces deux types de contrôle. La finesse des contrôles moteurs s'accroît et va exiger, dans le contrôle de l'espace, une assistance permanente des détecteurs cutanés péribuccaux et labiaux. On peut suivre dans l'échelle des vertébrés le développement de ce système cortico-rhombencéphalique dont le cortex prendra en charge les fonctions d'analyse motrice correspondante, assistées par les fonctions d'analyse cutanée des régions faciales, buccales et péribuccales (Paillard, 1960).

b / Mais l'émergence la plus intéressante sera celle de la promotion de la main au rang d'organe de préhension, de « manipulation », de transformation. Précieux héritage du dispositif locomoteur des singes arboricoles, le contrôle fin de la motricité digitale sera pris en charge par le cortex moteur associé à un développement considérable des zones de projections cutanées correspondantes, indiquant clairement le rôle tenu par ce canal d'information tactile dans le guidage et l'ajustement de la motricité digitale. On peut, là aussi, suivre l'apparition d'un véritable système corticospinal (dit pyramidal) et son évolution depuis la chauve-souris jusqu'à l'Homme. De récents travaux (Rosen et Asanuma, 1972) nous révèlent la

finesse confondante de ces contrôles tactilo-moteurs mis en évidence au niveau du cortex sensori-moteur du singe (fig. 3). Là encore c'est le cortex qui prend en charge les fonctions d'analyse spatiale fine.

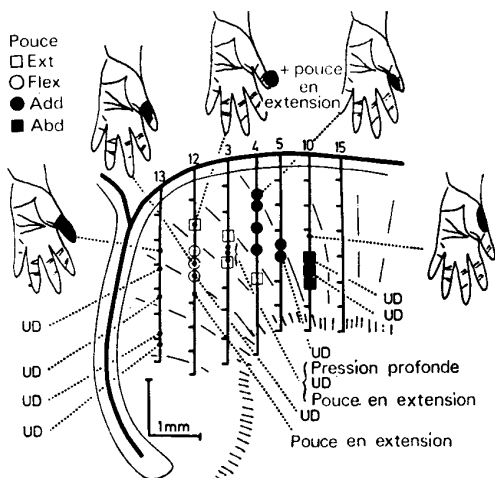


Fig. 3. — Reconstruction schématique des trajets de pénétration dans le cortex sensori-moteur du singe d'électrodes intracellulaires. Marquage sur chacun des axes de pénétration des caractéristiques des diverses cellules rencontrées.

U.D. (*undriven cells*) : Neurones ne répondant pas à la stimulation tactile périphérique.

Les divers symboles, carrés et cercles, blanc ou noir, correspondent aux effets moteurs obtenus sur les différents muscles du pouce (extenseur, fléchisseur, adducteur et abducteur) par stimulation électrique de la zone considérée. (D'après Rosen et coll., 1972.)

c / Evoquons enfin le développement de la fonction visuelle sur laquelle s'est en général concentrée l'attention la plus large et la plus soutenue. Véritable « manipulation » informationnelle au service de laquelle on voit se développer des aires corticales de projections visuelles dont la topographie (comme celle des aires tactiles, d'ailleurs, dans le domaine précédent) indique clairement, par l'importance de la place réservée au champ fovéal, qu'elle est au service de cette « bouche informationnelle » qui atteindra, associée au contrôle fin de la motricité oculaire, un pouvoir de résolution et d'analyse d'une extrême

précision. Là encore, et tout en jouant sur la même voie terminale que les systèmes de positionnement, nous pensons que se développe un contrôle moteur d'une finalité fonctionnelle toute différente. Parallèlement à l'apparition d'une voie rétinogéniculée corticale se différencie un système cortical de contrôle de la motricité oculaire au même titre que se justifiait, pour la main, l'apparition d'un système lemniscal sur le versant de la somesthésie et d'une voie pyramidale pour le contrôle des mouvements de la main et des doigts.

Cernons de plus près les mécanismes impliqués par le fonctionnement de ces analyseurs fins de l'espace des objets. Nous retrouvons chez chacun d'eux une fonction clé, celle assurée par un dispositif de *capture* et non plus simplement de *captage* d'un flux énergétique et informationnel qu'il suffit de drainer dans l'orifice. L'objet repéré (par les fonctions précédentes) doit être capturé, étreint, maintenu et soumis aux manipulations et transformations de la zone privilégiée d'analyse. La bouche, la main, la fovéa représentent trois exemples types d'un dispositif sensori-moteur d'ingestion sélective. Ces trois systèmes disposent d'une zone de capture, fondamentalement tactile pour la première et la seconde, essentiellement visuelle pour la troisième. Ces dispositifs semblent s'identifier assez étroitement avec le dispositif de stabilisation positionnelle par détecteur d'écart évoqué précédemment (voir Paillard, 1971). Ils relèvent d'une évaluation paramétrique de l'écart entre la situation de l'objet et celle de la zone de saisie et de la mise en jeu, par feedback, des activités de réduction d'un tel écart. Ils impliquent des circuits sensori-moteurs relativement courts et paraissent justifier la présence d'un précâblage structural du système selon une géométrie précise. La neurologie nous indique la mise en jeu très précoce de ces dispositifs pour l'œil (réflexe de fixation), pour la main (réflexe de grasping), pour la bouche (réflexe des points cardinaux par stimulation des régions tactiles péribuccales) et la rigueur d'organisation topographique des aires de projections sensorielles correspondantes doit en partie servir à l'accomplissement d'une telle fonction.

— Les études éthologiques nous montrent que cette fonction focale peut aussi se déployer dans l'espace du comportement au service de la capture des proies avec mise en place d'étonnants dispositifs de détection de distance précâblés.

Les beaux travaux de Maldonado et coll. (1967) sur la mante religieuse sont très illustratifs à cet égard. Ces mécanismes évoquent irrésistiblement l'identification par Bishop (1970) des *gate neurones* binoculaires qui ne déchargent que lorsque le stimulus se trouve à une distance critique de la tête par rapport

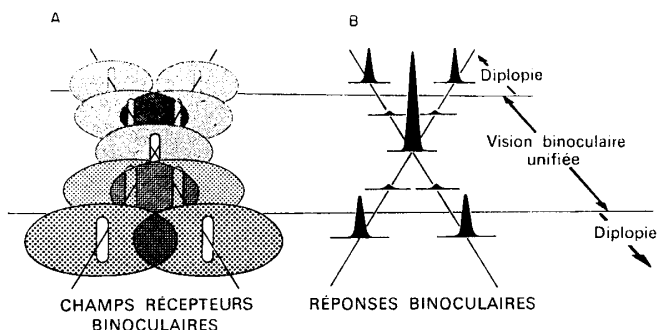


Fig. 4. — Diagramme schématique du mécanisme de vision de la distance et du relief.

A : Sur les deux axes réceptifs correspondant à la réponse d'un neurone cortical à la stimulation de chacun des yeux ont été placées les étendues théoriques des champs récepteurs auxquels répond ce neurone lorsqu'on déplace la stimulation autour de l'axe (zone blanche +, grise -). C'est au point d'intersection des deux axes qu'il y a superposition des deux champs réceptifs.

B : Représentation schématique des histogrammes de décharge de la cellule considérée lorsqu'on stimule binoculairement l'animal. La facilitation maximale est observée lorsqu'il y a superposition des champs réceptifs au point d'intersection des deux axes. La dépression maximale est observée dans les régions immédiatement en avant et en arrière de ce point. Par contre, à une plus grande distance en avant et en arrière, il y a vision de deux points spatialement non confondus et diplopie. (D'après Bishop, 1970.)

au plan frontal, constituant ainsi de véritables détecteurs de distance (fig. 4). Ils enrichissent la carte corticale de représentation bidimensionnelle de la troisième dimension. Ils seraient peut-être au service d'un type de capture cristallinienne (accommodation). On peut évoquer enfin les mécanismes de capture manuelle d'objet visuellement repéré qui constituent un dispositif fonctionnellement voisin mais qui suppose la coordination des champs sensoriels distincts non câblés dans le système, justifiant probablement la constitution d'un répertoire de programmes remaniables ainsi que le démontrent les expériences de décorrélation du système par le port de lunettes

prismatiques. Par contre, il semble démontré que la décorrélation de l'évaluation paramétrique au niveau même de l'appareil rétinien par solidarisation du prisme avec une lentille de contact (Smith et Molitor, 1969) conduit à une impossibilité totale de remaniement.

On peut aussi soulever le problème suivant: la forme à inspecter par l'analyseur peut par ses dimensions sortir du cadre d'appréhension de sa zone de traitement et c'est le cas le plus fréquent. Cette forme doit donc être parcourue successivement en ses divers points pour être appréhendée dans sa totalité, ce qui donne lieu à une procédure d'analyse séquentielle. Cette exigence paraît à première vue contradictoire avec la fonction qui la maintient captive au lieu privilégié d'analyse. Il faut donc logiquement prévoir un dispositif de contrôle de cette fonction de capture, susceptible d'assurer le relâchement, ne serait-ce qu'un court instant, de la vigilance des sentinelles de l'ancrage positionnel, au risque de laisser l'objet s'échapper. Ce contrôle semble bien exister au niveau des aires frontales prémotrices dont la lésion conduit au grasping manuel ou visuel forcé (Jeannerod, 1968). On peut prévoir aussi qu'un tel contrôle sera sous la dépendance directe des motivations et des intentions du sujet et qu'il va devenir un instrument fondamental de la maîtrise des activités perceptives.

Mais abordons maintenant le problème des *activités* « *manipulatrices* » propres à l'analyseur lui-même. Nous atteignons à ce niveau les *opérations d'analyse* proprement dites des formes visuelles ou tactiles qui aboutiront à l'extraction des caractéristiques pertinentes du signal sur lesquelles vont pouvoir s'effectuer les opérations d'indexation figurative. Un nombre considérable de travaux leur a été consacré et tous les manuels classiques de psychologie les évoquent dans le chapitre consacré à la perception avec le cortège des problèmes traditionnellement soulevés à leur sujet. Nous ne les aborderons pas ici.

Si nous nous en tenons aux principes qui régissent l'analyse des informations spatiales au niveau de la zone de captage on peut, dès l'abord, concevoir que cette analyse va procéder d'un système de traitement totalement différent de celui mis en œuvre dans les systèmes de positionnement. Ces derniers sont englués dans la logique du codage moteur spatial et des contraintes que les référentiels posturaux imposent à l'analyse.

Nous songeons en particulier à l'organisation symétrique en miroir de l'appareil moteur par rapport au plan sagittal qui se reflète dans l'espace des déplacements de la motricité proximale des membres. Si tant est que l'on puisse supposer que l'analyse spatiale des formes au niveau de son appareil de traitement spécifique se trouve libérée des contraintes posturales (et l'on pourrait ici trouver une justification supplémentaire à ce qu'elle le soit effectivement dans la motricité oculaire elle-même), elle perdrait du même coup ses référentiels spatiaux fondamentaux. Elle devrait donc impérativement et inévitablement s'en constituer d'originaux au risque de rester impuissante à organiser la matière sensorielle surabondante qu'elle canalise dans son système de captage et de distribution. Effectivement nous voyons ce système surmonter la difficulté et de deux manières au moins. D'abord en extrayant de cette masse d'informations des indices pertinents et les progrès récents de la neurophysiologie des voies visuelles nous ont apporté dans ce domaine de très remarquables précisions (voir revue dans Bishop et Henry, 1971), puis et surtout en opérant sur ces indices avec un incroyable appétit d'invariance. A l'extraction de caractéristiques (*features detector*), qui s'effectue dès le niveau rétinien chez la grenouille mais au niveau du corps genouillé et du cortex strié chez les mammifères dont Hubel et Wiesel (1962) ont aujourd'hui identifié et déchiffré la cascade hiérarchique de filtres sélectifs, succèdent des opérations de traitement d'un tout autre ordre. Tout se passe comme si nous devions à ce niveau du traitement central imaginer une nouvelle structure fonctionnelle isomorphe de celle que nous avons entrevue à l'interface entre l'organisme et l'environnement. Le modèle central du monde extérieur issu des opérations sélectives d'extraction qui en réalisent d'une certaine manière la stimulation interne sur un support et avec un langage de description très éloignés de ceux de la projection que nous faisons de ce modèle sur le monde réel va constituer l'environnement d'un nouveau système d'opérateurs spécifiques. Ces derniers seront les vecteurs d'une nouvelle étape du traitement central. Nous connaissons mal les propriétés de cette nouvelle interface comme nous ignorons l'organisation interne du système dont elle contribue à définir les frontières. On est amené à imaginer de nouvelles fonctions de capture, de choix, de sélection, de transformation au service desquelles on peut

postuler l'existence d' « attracteurs », de traducteurs du modèle précédent dans un nouveau langage interne probablement différent de celui des systèmes d'entrée.

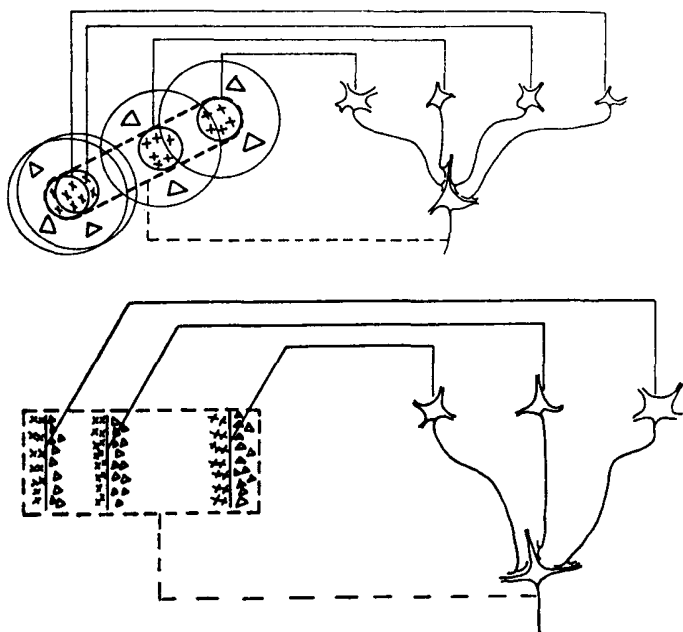


Fig. 5. — Modèle de convergence des afférences visuelles provenant de cellules de niveau inférieur sur un neurone d'ordre supérieur d'après les données d'Hubel et Wiesel. Sur le schéma du haut sont représentés les champs récepteurs (*on* au centre, *off* à la périphérie) tels que circonscrits au niveau des cellules du corps genouillé latéral et l'organisation colonnaire à laquelle donne lieu leur convergence sur un neurone cortical.

Sur le schéma inférieur, nous voyons comment ces organisations colonnaires intégrées sur le premier neurone cortical se trouvent associées par convergence sur un neurone de deuxième ordre sous la forme d'un champ réceptif caractéristique. (D'après Held, 1970.)

On peut évoquer à ce sujet la notion de « secteur cortical intrinsèque » introduite par Pribram (1960) pour définir cet ensemble fonctionnel dépourvu de relations spécifiques avec le thalamus et conçu comme un système d'indexation, de classification, de programmation d'opérations complexes sur les éléments fournis par le secteur « extrinsèque » du cortex.

L'identification des champs récepteurs rétiniens et leur organisation topographique en colonne ont pu faire espérer un moment que la neurophysiologie moderne relevait le défi pittoresque que Claparède (1900) lançait à Bonnier au début de ce siècle (1). On reste aujourd'hui convaincu que seules les premières étapes du processus ont été déchiffrées mais que l'essentiel reste à découvrir.

En tout cas, les analyses récentes, aussi bien celles très remarquables effectuées sur la représentation tactile (Werner, 1970) que celles tirées de l'étude des aires visuelles (Hubel et Wiesel, 1962) convergent pour établir que la représentation corticale qui supporte à ce niveau le modèle de l'univers sensoriel est de nature topologique et non géométrique. Cette topologie elle-même ne paraît d'ailleurs être qu'une disposition utile à la distribution des opérations du niveau supérieur et non réellement significative du maintien d'un certain ordre spatial (Doty, 1961). Sur ce point les intéressants développements de G. Werner (1970) sur la confrontation centrale des cartes tactiles corticales l'amènent à établir l'existence d'un homéomorphisme entre la géométrie de la distribution des récepteurs à la périphérie et la représentation des cartes corticales de projection, et à formuler quelques hypothèses sur la nature des correspondances fonctionnelles qui peuvent s'établir entre une telle carte corticale et le répertoire central de spécification des stimulations périphériques sur la base des propriétés de trajectoires de *lifting* (Greene, 1964). Le modèle de perception de Sutherland (1968) s'efforce précisément de formaliser ce système d'interaction. Les tentatives de Greene (1964) de formaliser les relations entre espaces de divers degrés d'abstraction devront aussi conduire à des modèles utiles (voir discussion dans Werner, 1970). Il en est, en effet, bien ainsi dans d'autres régions corticales impliquées dans le traitement des données visuelles (pulvinar, cortex inférotemporal). La topographie des champs récepteurs s'y dissout dans une séparation devenue intelligible en termes d'organisation spatiale.

(1) Critiquant le vocabulaire employé par Bonnier pour décrire les supports nerveux centraux de la perception visuelle lorsqu'il parlait « de points d'images dans les centres » et d'images « topographiquement localisées », Claparède s'exclamait : « Je serais obligé à M. Bonnier de vouloir bien me dire combien de millimètres carrés a sa représentation de Notre-Dame, si elle est cubique ou ovoïde et s'il croit qu'un individu doué de la faculté de vision à travers les corps opaques et armé d'une bonne loupe l'apercevrait sous son crâne gisant dans quelque recoin de son cuneus. »

Toutefois les conclusions tirées des expériences perceptives de la psychologie animale comme de la psychologie humaine sembleraient incliner à un avis différent. L'identification des formes obéit davantage, semble-t-il, à des principes *d'analyse relationnelle ou topologique* qu'à des principes d'évaluation métrique (Held, 1970). Alors qu'on pourrait soutenir certainement l'inverse pour la discrimination des lieux et pour le repérage des positions qui reposent essentiellement sur la *métrique* que lui impose le codage moteur des actions.

Enfin, s'il apparaît légitime de séparer fonctions de positionnement assurant le repérage des lieux et des objets dans l'espace et fonctions de « palpation » et de transformation assurant l'identification des objets d'après leurs caractéristiques spatiales de forme et de rechercher dans l'organisation structurale et fonctionnelle de la machine nerveuse un support au traitement différencié des données spatiales, on comprendrait mal que ces deux sphères fonctionnelles ne soient pas sans rapport ni interpénétration.

Lorsque la main saisit un objet et le palpe on conçoit que si cet objet est suffisamment petit et léger elle puisse à loisir développer son activité exploratoire et extraire de cette inspection les indices qui permettront son identification. Mais que cet objet soit de plus grande taille et la main devra se déplacer sur sa surface et le long de ses arêtes. Sans aucun doute ce déplacement va résulter de la mise en jeu des articulations proximales. Ces dernières, nous l'avons vu, voient leurs positions calibrées dans le référentiel postural contrairement, semble-t-il, aux positions respectives des doigts de la main, impliqués dans le complexe opératoire tactilo-manuel (soulignons, là encore, l'analogie avec le système visuel). N'est-il pas concevable que le système des références positionnelles et directionnelles puisse fournir sur les relations spatiales internes à l'objet des indices suffisants pour en appréhender l'organisation et la forme? Et, s'il en est ainsi, l'analyse métrique du système positionnel et l'analyse relationnelle du système de palpation sont-elles compatibles et vont-elles conduire à une élaboration différente? Probablement pas; et on peut s'attendre à ce que la soif d'invariance du système nerveux central le conduise très rapidement à intégrer les résultats de ces deux systèmes d'analyses en leur

donnant cohérence et stabilité à travers l'invariance fondamentale établie sur la stabilité et la permanence de l'objet exploré.

Nous avons soumis cette hypothèse à la vérification expérimentale chez des enfants de différents âges, clairvoyants et aveugles de naissance (Martinez, 1971), dans une épreuve de reconnaissance d'identité de formes tactiles en permettant d'une part l'exploration par palpation digitale, les articulations proximales étant stabilisées, d'autre part l'exploration tactile de ces mêmes formes par la pulpe de l'index, le poignet étant cette fois stabilisé et l'exploration résultant de la mise en jeu de la seule motricité proximale. Comme on pouvait s'y attendre tous les enfants réussissent (dès 3 ans) cette épreuve lors d'une exploration limitée à un membre. On pouvait aussi tenter de mettre en défaut la congruence des deux systèmes d'analyse en faisant l'hypothèse que l'organisation en miroir du référentiel postural des positions devrait contaminer l'analyse tactile de l'objet et entraîner la confusion des formes en miroir par rapport au plan sagittal dans le cas d'une expérience de comparaison bimanuelle permettant le libre jeu du positionnement postural des mains exploratrices, alors que le système d'identification palpatoire limité au seul jeu de la motricité digitale ne devrait pas subir cette contrainte. Les résultats ont pleinement confirmé cette hypothèse chez les jeunes enfants clairvoyants chez lesquels cette confusion persiste jusqu'à 7 ans 6 mois, et chez les jeunes aveugles jusqu'à 11 ans.

On peut s'attendre à ce que cette contamination soit également présente dans le domaine visuel, la confusion des figures en miroir, encore très importante dans les premières années du développement, disparaissant vers 7 ans. Particulièrement intéressants, de ce point de vue, sont les très beaux résultats obtenus par Ingle (1967) sur la vision des formes chez le poisson rouge (fig. 6). Cet auteur a pu montrer qu'une confusion en miroir dans une comparaison de la performance de chacun des yeux survenait pour autant que la forme présentée dépasse 20° , alors que la forme était correctement identifiée si la dimension du stimulus est inférieure à 15° , indiquant qu'au-dessus d'une taille critique du stimulus le système d'analyse de la position prend la discrimination de forme à sa charge, mais en exprimant les défauts que lui imposent les contraintes posturales.

Des résultats du même ordre, mais interprétés très différemment, ont été rapportés par Noble (1968) chez le singe.

On rappellera enfin que la psychologie de la perception a rencontré le problème des interactions entre l'orientation des objets par rapport à un cadre de référence et leur forme (voir revue dans Howard et Templeton, 1966) interactions qui semblent bien refléter l'interprétation compétitive des deux systèmes d'analyse envisagés.

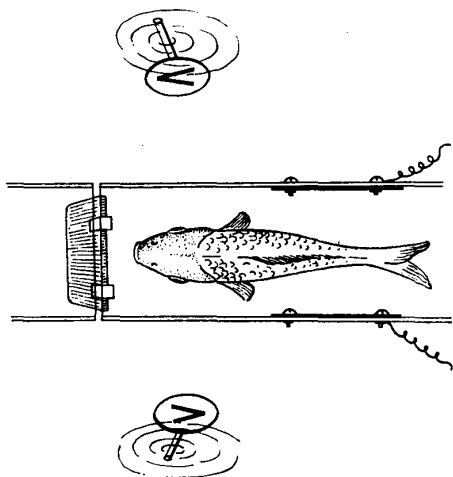


Fig. 6. — Schéma d'une expérience de jugement d'équivalence de deux stimulations recueillies indépendamment par chacun des deux yeux chez le poisson rouge. Le poisson soumis à un conditionnement d'une réponse d'évitement fuit dans le compartiment voisin lorsqu'il juge les stimulations équivalentes. Les figures symétriques en miroir par rapport au plan sagittal médian ($>$ $<$) sont jugées équivalentes seulement si l'angle de vision de la figure dépasse 15° . Pour un angle inférieur à 10° , ce sont les figures déduites par simple translation frontale ($<$ $<$) qui sont jugées équivalentes. (D'après Ingle, 1967.)

En conclusion, nous avons pris comme point de départ de cette étude le principe d'un traitement des informations spatiales étroitement soumis aux exigences d'une activité motrice qui organise le champ sensoriel des signaux susceptibles de la guider, de l'orienter, de la spécifier.

Cette activité est d'abord fondamentalement une activité de *positionnement* et de *transport* d'un corps mobile articulé au

sein d'un univers où l'organisme doit rechercher les matériaux énergétiques nécessaires à sa survie, assurer sa protection et pourvoir à sa reproduction. L'organisation d'un système de mise en relation entre l'organisme et les objets ou événements du monde qui l'entourent s'élabore sur un *référentiel statural* essentiellement céphalocentrique ancré lui-même sur la *référence géocentrique* universelle de la direction des forces de pesanteur.

Cette activité est aussi au service de la *capture automatique*, par la bouche énergétique ou les bouches informationnelles que constituent les organes des sens, des matériaux ou des signaux qui vont être soumis aux *activités manipulatrices et transformatrices* des organes d'ingestion, les préparant aux opérations assimilatrices et intégratrices de l'appareil central de traitement.

Cette double sphère fonctionnelle, qui assure d'une part la maîtrise des relations spatiales entre les éléments de l'environnement physique et un corps mobile au sein de cet environnement, d'autre part l'identification de l'ordre spatial qui caractérise la forme même des objets et l'invariance de leurs propriétés, s'exprime au double plan du traitement des informations spatiales et de l'organisation des commandes motrices. C'est, au *plan sensoriel*, la reconnaissance d'un double système: celui des voies spécifiques à projection corticale au service d'une analyse de la forme et des qualités de l'objet, et celui des systèmes à distribution sous-corticale au service d'un repérage des lieux et des positions. C'est aussi, au *plan moteur*, l'identification d'une dualité fonctionnelle entre un système d'origine corticale au service de la manipulation orale (cortico-géniculé) et digitale (pyramidal) des objets et un système extrapyramidal d'organisation des activités posturo-cinétiques de positionnement et de transport orienté.

Tentons maintenant sur quelques faits expérimentaux d'illustrer la portée d'un tel cadre explicatif et sa valeur heuristique.

La notion d'une séparation fonctionnelle entre systèmes de « perception de l'espace » et de « perception des objets » n'est pas nouvelle. Elle fait depuis longtemps l'objet de chapitres séparés dans les manuels classiques de psychologie, sans pour

autant réussir à ordonner les faits expérimentaux dans un cadre d'explication pleinement satisfaisant. Elle s'est récemment réimposée à la suite d'un travail de Schneider sur le hamster (1969) et d'une série de données convergentes de la neuroanatomie, de la neurophysiologie, de la physiologie du comportement et de la psychologie expérimentale comparée. Plus précisément, elle est réapparue à plusieurs équipes de recherches s'intéressant à la vision comme un constat collectif les conduisant à admettre l'existence d'un double système visuel anatomique ment et fonctionnelle ment différencié respectivement au service des fonctions de *localisation* et d'*identification* (Ingle et coll., 1967, 1968).

1 / Le perfectionnement des *techniques histologiques*, et notamment l'introduction des techniques modifiées de Nauta pour la fixation des dégénérescences synaptiques (Fink et Heimer, 1967), a permis de préciser notre connaissance de la distribution centrale des messages visuels et de l'élargir à toute la série des vertébrés. S'il est aujourd'hui reconnu que la distribution des messages visuels emprunte une multiplicité de voies de distribution depuis la rétine (voir revue de Meulders, 1970) et qu'au moins cinq zones différentes de projection topographique ont été identifiées dans les structures centrales, l'intérêt s'est principalement porté sur la dualité du *système rétino-tectal* avec une projection topographique conforme à la représentation du champ visuel global et du *système rétino-géniculo-strié* avec une projection topographique dilatant considérablement les aires fovéales et parafovéales au détriment de la périphérie rétinienne.

2 / On connaît l'admirable voie ouverte à la neurophysiologie par la découverte des *détecteurs de caractéristiques* à l'aide des techniques microphysiologiques d'abord chez la grenouille puis chez le pigeon (Lettvin et coll., 1959; Maturana, 1962) au niveau de la rétine elle-même, du tractus optique et du tectum optique, découverte étendue au chat puis au singe, au niveau du corps genouillé et du cortex strié. Inaugurés par Hubel en 1959, ces travaux ont conduit depuis cette date à l'exemplaire analyse de Hubel et Wiesel (1962-1963-1970) ouvrant un champ de prospection d'une exceptionnelle fécondité qui inspire

aujourd'hui de très nombreux travaux (voir revue de Imbert, 1970). Nous avons déjà évoqué les très beaux résultats de Blakemore (1969) et de Bishop (1970) sur la vision binoculaire de la distance et l'identification de champ récepteur d'intégration des actions binoculaires où certaines cellules, répondant à la stimulation de deux points correspondants de la rétine, révèlent l'existence d'un véritable codage de la distance. La détection de caractéristiques appartenant au tectum chez les vertébrés inférieurs s'est-elle entièrement transférée au système géniculostrié des vertébrés supérieurs? En quoi le tectum des vertébrés supérieurs continue-t-il d'assumer un rôle analogue à celui des poissons et des batraciens dans l'orientation? Quelles sont les dépendances de ces structures tectales vis-à-vis des structures supérieures et la nature des actions ascendantes qu'elles exercent sur certaines structures cérébrales? Tels sont, parmi beaucoup d'autres, quelques-uns des problèmes qui guident actuellement l'exploration neurophysiologique dans ce domaine.

3 / Un autre développement majeur s'est trouvé lié aux analyses comportementales de la perception visuelle et du *contrôle visuomoteur* entreprises chez les mammifères par des voies d'approche diverses mais convergentes.

L'étude des conséquences d'une *destruction expérimentale* des voies géniculostriées d'une part, des voies rétino-tectales d'autre part a donné lieu à des observations nouvelles importantes (voir revue dans Bishop et Henry, 1971).

Travaillant sur le hamster, Schneider (1969) a montré que les lésions du cortex visuel entraînent chez cet animal la perte de la capacité d'identifier les formes mais préservent sa capacité de s'orienter correctement dans l'espace visuel, alors qu'inversement une lésion tectale se traduit par une perte dramatique des possibilités d'orientation visuelle vers les objets alors que se trouvent préservées les capacités de discrimination des formes (fig. 7).

Ces données ont pu être étendues dans une certaine mesure aux chats et aux singes. Chez ces espèces toutefois, l'interpénétration de ces deux sphères fonctionnelles et leur relation d'interdépendance sont plus grandes, ce qui rend plus délicate l'interprétation des effets de lésions localisées.

Dans la même voie, je rappellerai une belle expérience réalisée dans le laboratoire de Konorski par Lawicka (1964) sur la différenciation d'indices de localisation et d'indices sonores qualitativement différents dans un apprentissage animal, expérience qui nous a incité à transposer cette procédure à une situation visuelle en utilisant une performance de pointage visuo-manuelle chez nos singes à cerveau dédoublé.

		MOUVEMENT D'ORIENTATION DE LA TÊTE (et mouvements associés du corps) pendant :				APPRENTISSAGE DISCRIMINATIF D'UNE FORME VISUELLE
		Stimulation visuelle	Stimulation auditive	Stimulation tactile	Fouissement toilette	
LÉSION CÉRÉBRALE	COLLICULUS SUPÉRIEUR Bilatérale Totale					NORMAL (sauf si activités d'orientation impliquées)
	COLLICULUS SUPÉRIEUR Bilatérale Subtotale					NORMAL (sauf si activités d'orientation impliquées)
	COLLICULUS SUPÉRIEUR Droite Subtotale					
	CORTEX VISUEL Bilatérale Aires 17 et 18 Quasi totale					ÉCHECS (sauf les points gris)
	CORTEX VISUEL Droite Aires 17 et 18 ou 17, 18, 18 a et voisinage					
	NULLE					NORMAL

Fig. 7. — Diagramme résumant le résultat d'expériences chez le hamster portant sur l'effet de lésions soit des tubercules quadrijumeaux supérieurs, soit du cortex visuel sur les capacités de l'animal à orienter sa tête soit à gauche, soit à droite (quadrants inférieurs des cercles), soit vers le haut (quadrants supérieurs) en réponse à une stimulation visuelle, auditive ou tactile. La couleur noire du quadrant indique l'incapacité de réaliser un mouvement d'orientation; la couleur grise, une détérioration de cette capacité; la couleur blanche, l'absence de perturbation. On notera que quelle que soit la lésion les activités de fouissement et de toilette restent préservées. La colonne de droite résume les performances de l'animal dans une épreuve de discrimination perceptive. (D'après Schneider, 1969.)

L'expérience polonaise soumettait des chiens à la discrimination de deux sources sonores qualitativement différentes (haut-parleur et métronome) placées l'une en avant, l'autre en arrière de l'animal. La réponse était un déplacement de l'animal à droite pour l'un des signaux et à gauche pour l'autre signal. L'apprentissage terminé, il devenait indifférent de modifier l'emplacement respectif des deux sources car l'indice de localisation avait été utilisé de manière prédominante. Par contre les mêmes conditions expérimentales associées à une performance de réponse ou de non-réponse au signal conduisent à donner la prévalence aux *indices qualitatifs* sur les *indices de localisation*.

En jouant sur les conditions de présentation des stimulations nous avons appris à nos singes à réaliser une tâche de pointage sur une cible située soit à gauche, soit à droite de la ligne de présentation des signaux, en se basant soit sur l'indice de localisation, soit sur l'indice de forme (ce dernier apprentissage est notablement plus long à réaliser). Nous avons ensuite testé les capacités de transfert de cet apprentissage à l'hémisphère contralatéral. Nous avons retrouvé le fait bien établi qu'un apprentissage de discrimination de forme n'est absolument pas transféré à l'hémisphère non entraîné, confirmant ainsi le siège cortical de ces processus d'analyse de la forme. Par contre nous avons constaté que l'apprentissage basé sur la discrimination de la localisation était totalement et immédiatement transféré à l'autre hémisphère, dans la mesure toutefois où le membre primitivement entraîné reste impliqué dans la performance (Beaubaton, Nysenbaum et Paillard, 1970). Ce résultat plaide incontestablement en faveur du siège non cortical du processus d'analyse de la localisation et vient en confirmation d'observations antérieures plus indirectes sur ce même type de préparation *split-brain* (Bossom et Hamilton, 1963; Trevarthen, 1965 ; Hamilton, 1967).

4 / Nous évoquerons aussi le très beau champ d'exploration ouvert par l'introduction des procédures de restriction ou de distorsion sensorielle. Elles ont été appliquées au problème du développement des capacités sensori-motrices au cours du premier âge et de leur plasticité adaptative à l'âge adulte.

a / Si l'on prive un jeune chaton de l'expérience des formes dès sa naissance pendant plusieurs mois, il est affecté d'une inaptitude quasi irréversible à réaliser ultérieurement cette fonction. Hubel et Wiesel (1970) ont appliqué leur méthode d'analyse micro-physiologique à ce problème. Des chatons sont privés monoculairement de vision à des périodes variables après la naissance et testés ensuite du point de vue des caractéristiques de réponses des cellules visuelles aux deux niveaux de la voie optique: corps genouillé et cortex strié. Ils démontreront tout d'abord que l'ensemble des propriétés des détecteurs de caractéristiques observables à ces deux niveaux sur le chat adulte est déjà présent chez l'animal nouveau-né dont la vision est encore vierge (Hubel et Wiesel, 1963). Ce qui indique la finesse de prédétermination contenue dans le programme génétique et la présence, à ce niveau du système, d'un câblage de connexions tout prêt à réaliser les fonctions complexes d'analyse de la forme. Toutefois une absence d'expérience visuelle des formes (réalisée par suture de la paupière ou insertion d'une lentille de contact en verre dépoli qui laisse passer la lumière en supprimant le stimulus que constitue la forme des objets) devient critique au cours d'une période qui débute à la fin de la troisième semaine, atteint son maximum d'effet entre la sixième et la huitième semaine, puis décline dans ses conséquences pour disparaître vers la fin du troisième mois. Une occlusion monoculaire de plus d'une année chez un chat adulte ne produit par contre aucun effet détectable. De plus, durant la période de haute susceptibilité de la cinquième semaine, une occlusion de trois à quatre jours a des conséquences dramatiques (le nombre des cellules réactives tombant de 85% à 7%) et une occlusion de six jours conduit pratiquement à une détérioration aussi importante que trois mois de restriction monoculaire depuis la naissance. Un contrôle effectué chez de tels animaux après cinq ans d'exercice d'une vision binoculaire normale montre que cette dégradation a été irréversible bien que du point de vue comportemental on puisse noter un retour de certaines capacités discriminatives.

Paradoxalement, les effets d'une privation binoculaire conduisent à des dégradations moins massives, à des restaurations plus marquées bien que les progrès soient lents et le rétablissement jamais total.

Ces résultats, qui rejoignent l'ensemble des études modernes sur les périodes critiques du développement, indiquent clairement l'importance que revêt, pour la consolidation définitive des dispositifs fonctionnels génétiquement planifiés et structurellement constitués, leur approvisionnement, à une période critique du développement, en nourriture informationnelle qualifiée (Blakemore et Cooper, 1970).

Des expériences récentes tendent à montrer que cette carence informationnelle peut même être limitée à certaines caractéristiques (Hirsch et Spinelli, 1971). Un animal élevé dans un univers de lignes horizontales ne détecterait plus les verticales par régression des détecteurs de caractéristiques correspondants. On imagine aisément l'attraction qu'exerce actuellement ce champ d'investigation dont on peut attendre les développements les plus inattendus.

b / Au vu de ces étonnants résultats concernant la détection des formes on se pose immédiatement la question: qu'en est-il des systèmes de localisation? L'exploration de ce domaine a beaucoup progressé depuis l'introduction de ce type de recherches par Held et Hein en 1963. Rappelons que le principe en est d'opérer sur le chaton, non plus une restriction sensorielle portant sur la vision des objets, mais, laissant cette expérience visuelle normale, de restreindre sélectivement l'expérience motrice que l'animal peut faire sur le monde. Un chaton privé d'une telle expérience pendant les quatre premières semaines de la vie, bien qu'ayant été confronté parallèlement à un univers sensoriel normal dans lequel il est déplacé passivement, se conduira comme un chaton aveugle, butant contre les obstacles, tombant à l'extrémité d'une table, franchissant les bords d'une falaise perceptive, etc. Il semble dépourvu des capacités d'orienter ses déplacements et de localiser les objets par rapport à son propre corps. L'expérience du carrousel de chatons de Held est maintenant trop célèbre pour qu'il soit nécessaire d'y revenir ici. Ces travaux qui ont donné lieu à des prolongements nombreux s'éclairent d'une lumière nouvelle dans la perspective de la division des deux systèmes de localisation et d'identification. En effet, s'il est bien établi que les chatons de Hubel et Wiesel (1963) privés pendant leur période critique de la vision des formes ont par contre parfaitement constitué leur système d'orientation, de même les chatons de Held privés d'expérience

motrice semblent avoir conservé leur capacité de détection des formes, encore que sur ce dernier point des expériences plus systématiques devraient conduire à mieux préciser ce que peut être le rôle de l'expérience motrice dans l'identification des propriétés des objets et dans la construction des invariants perceptifs. Là encore, le champ d'investigation est immense et riche de promesses.

c / Citons parmi les dernières acquisitions de ce domaine l'intéressante distinction établie par Hein et Held (1967) entre la composante d'incitation visuelle du réflexe de placement chez le chaton, non liée pour son apparition à une expérience motrice préalable, et la composante de positionnement des pattes qui est supprimée par un élevage en conditions de restriction sensorimotrice. Cette observation indique le caractère probablement précâblé des référentiels de l'espace visuomoteur qui sont à la base du déclenchement des mouvements de transport, mais le caractère moins rigide des mécanismes de guidage visuel du mouvement justifiant la mise en place de mécanismes de correction et d'ajustement en direction et en amplitude sur les objectifs visuellement repérés. C'est le même déficit que font apparaître les expériences de restriction limitées à la vision des membres antérieurs réalisées, aussi bien chez le chaton que chez le singe, par ces mêmes auteurs. Lorsqu'elles sont pratiquées monoculairement on peut observer l'étrange imprécision que manifestent ces animaux dans le guidage visuel du déplacement de leur membre dans l'espace. Les mouvements sont bien projetés vers les objectifs à atteindre dans une direction approximative mais les programmes de transport sont totalement inadaptés. Ils pourront toutefois se rétablir rapidement et c'est là une importante différence qui distingue le champ des systèmes de discrimination des formes de celui de l'orientation et de l'organisation des mouvements de transport dans un univers spatialement repéré. Si les restrictions sensorielles qui altèrent le premier système entraînent des dégâts irréversibles et mal compensés, le second conduit à une défaillance non durable: les progrès sont relativement rapides, indiquant les capacités de remaniement adaptatif de ces systèmes.

d / C'est précisément cette plasticité adaptative que nous retrouvons, chez l'adulte cette fois, à travers les expériences de

décorrélation sensorielle dont le prototype a été la célèbre expérience des lunettes inversantes de Stratton conduisant à l'étonnante réadaptation consécutive à leur port prolongé. Held a repris ce problème dans le cadre de la problématique de « l'activité-passivité » dégagée de ses expériences antérieures sur la restriction sensori-motrice. Le fait de base réside dans la constatation qu'un *déplacement prismatique* de l'espace visuel

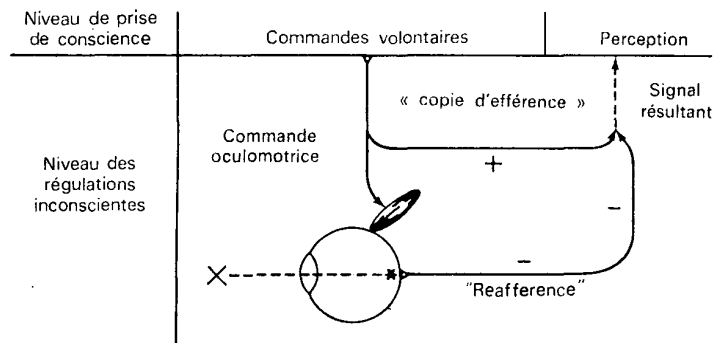


Fig. 8. - Schéma du modèle de commande de von Holst indiquant comment la décharge corrolaire (copie d'efférence) dérivée de la commande motrice oculaire tend à annuler le signal visuel de réafférence né du mouvement provoqué par cette commande, assurant ainsi la perception d'un objet stabilisé. (D'après Held et Hein, 1963.)

qui entraîne une décorrélacion entre le système de repérage visuel des positions dans l'espace et le champ moteur de positionnement du membre ne peut se réorganiser que si le membre est déplacé activement dans le champ visuel dévié, alors qu'il reste très incomplet si le membre est vu passivement transporté par l'expérimentateur ou simplement immobile.

Ce beau domaine expérimental a donné lieu à une floraison de travaux au cours des cinq dernières années et il ne peut être question d'en donner ici un aperçu même succinct (voir revue de Brouchon, 1968). Notre équipe est engagée dans cette voie expérimentale avec les hypothèses suivantes: la carte primitive de champ spatial visuel probablement génétiquement précablée (nécessitant peut-être une confirmation fonctionnelle du type de celle observée pour les détecteurs de forme) doit être corrélée avec les dispositifs d'ancrage positionnel du référentiel postural

(qui repère la localisation respective de notre corps et de ses différents segments) pour pouvoir guider correctement dans l'espace les mouvements de transport des membres et leurs changements de position rapportés à un même cadre de référence.

C'est la vision des membres en déplacement actif qui semble permettre une calibration du système positionnel postural sur le système positionnel visuel probablement plus rigide et plus stable. De cette calibration va dépendre la production d'un programme de transport correct du membre permettant le passage d'une position initiale référencée dans l'espace postural à une position finale repérée dans l'espace visuel. Cette calibration est remaniable. Tout porte à croire que le remaniement intéresse le calibrage positionnel du membre actif dans le cadre du référentiel postural et nous sommes sur ce point en accord avec Harris (1965). Nous avons pu montrer avec L. Hay et M. Brouchon (1971) qu'il était possible d'opérer une recalibration segmentaire du schéma par vision prismatique d'un mouvement actif limité à un segment. Nous avons reconnu la structure d'emboîtement de ce schéma. Une recalibration du poignet est limitée aux programmes de transport de la main, mais une recalibration de l'épaule bénéficie aux programmes de positionnement de l'articulation du coude et de l'articulation du poignet. Il n'y a pas transfert au membre controlatéral mais si les mouvements actifs de la tête sont permis il y a généralisation de la recalibration à tout le schéma (Hamilton, 1964).

Le problème se trouve finalement posé de la nature des processus qui sous-tendent la recalibration. Diverses théories ont été émises (voir revue de Brouchon, 1968). Nous pensons en fait que ces référentiels peuvent, chez l'adulte qui dispose de structures opératoires de niveau supérieur, être, dans une certaine mesure, remaniables par des opérateurs d'invariance aptes à surmonter « les discordances » sensorielles et motrices sur la base d'un univers spatial d'objets lui-même stabilisé. Toutefois nous pensons que le « mouvement actif » constitue le générateur primitif du référentiel postural des positions du corps; que ce générateur est à l'œuvre au cours des premières années de la vie pour édifier, confirmer, rectifier, adapter le système de positionnement postural aux exigences de la croissance du corps et de sa compatibilité avec le marquage rigide de

l'espace par la vision. Ce système garde une grande plasticité; cette plasticité lui permet de conserver l'efficacité du calibrage positionnel d'une structure dont les segments articulés vont constamment changer de taille jusqu'à l'âge adulte; plasticité qui rend compte également de son extrême capacité à incorporer à ses propres segments des prolongements artificiels en intégrant curieusement leurs contours dans le schéma général de l'espace du corps actif (cane de l'aveugle, outils, voiture, etc.).

Mais on est alors conduit à s'interroger sur les facteurs nerveux d'une telle calibration, d'un tel marquage des positions dans le référentiel central. Nous avons pu dans nos recherches montrer que le facteur calibrant du mouvement actif dans les expériences de recorrélation visuomotrice résidait dans ses discontinuités, autrement dit ses positions transitoires. Dans un mouvement de va-et-vient la seule vision d'une position de rebroussement conduit à la recalibration, alors que la vision fragmentaire d'une partie du trajet est beaucoup moins efficace. On peut de ce point de vue et parallèlement s'interroger sur la participation éventuelle d'un signal visuel spécifique dans le processus de recalibration. La vue du membre en mouvement doit probablement intéresser les récepteurs spécifiques du mouvement de la rétine dont nous avons vu qu'ils pouvaient être fonctionnellement différenciés par illumination stroboscopique du champ. Ce problème mérite examen (McKay, 1970).

Nous avons dans un premier temps éliminé cette difficulté du facteur visuel en recourant à une étude du *sens de la position* en condition aveugle. En mesurant la précision avec laquelle la position d'un membre est repérable par l'autre membre dans le référentiel postural, nous avons pu montrer:

- 1° que cette précision bénéficie largement des conditions d'un positionnement actif du membre alors qu'elle se dégrade dans les conditions de sa mobilisation passive ou de son maintien actif ou passif;
- 2° que ce bénéfice présentait un décours temporel de 15 secondes environ.

Nous avons fait l'hypothèse que le facteur calibrant lié à l'activité pourrait être constitué par un signal lié à la décélération

du mouvement précédant son arrêt. La position finale pourrait être ainsi définie par l'intégration d'un signal de vitesse. L'inventaire des afférences susceptibles de distinguer la mobilisation active de la mobilisation passive nous a amenés à postuler l'intervention d'un signal de vitesse émanant des fuseaux neuromusculaires (Paillard et Brouchon, 1968) sous l'activation spécifique de l'innervation gamma dynamique du muscle accompagnant les commandes volontaires au cours de la mobilisation active alors qu'elles ne sont pas mises en jeu au cours d'une mobilisation passive.

Nous poursuivons actuellement la vérification de cette hypothèse. Une intervention sur le fonctionnement périphérique du fuseau par le refroidissement du muscle ou par sa vibration semble en apporter une intéressante confirmation (Paillard et Brouchon, sous presse). Ces résultats devraient conduire à rechercher la destination centrale de ces signaux spécifiques et l'interprétation de leur valeur calibrante. L'opinion assez générale qui prévaut actuellement est que la sensibilité proprioceptive musculaire ne participe en rien au sens de la position des membres puisque cette dernière disparaît après anesthésie des récepteurs articulaires.

Je suis d'accord avec Merton (1964) lorsqu'il pense qu'après exclusion ischémique des récepteurs articulaires le sens de l'effort ou l'innervation volontaire du segment mobilisé peut suffire à calibrer correctement l'amplitude du geste effectué. Le sujet peut en effet reproduire un mouvement d'amplitude donnée et force est d'admettre qu'il ne peut baser son jugement que sur une évaluation de la commande motrice qu'il destine au muscle. Je dénie par contre à une telle expérience la valeur démonstrative du fait que la seule évaluation de la commande motrice (*sensation empfindung* des anciens auteurs) puisse contribuer à calibrer la position finale du membre. Il est d'ailleurs très significatif dans ce cas de constater que, si l'on fait obstacle à l'exécution du mouvement programmé par le sujet, celui-ci croit l'avoir accompli puisqu'il n'a aucune information sensorielle sur la position finale à atteindre. Si on peut estimer que le signal de vitesse proprioceptif, auquel nous sommes tentés d'accorder une valeur, est encore présent dans l'expérience de Merton (1964), il n'a évidemment plus rien à calibrer puisque les informations articulaires sont absentes et

que l'on est en quelque sorte en présence d'une calibration sans contenu. On peut adresser la même critique aux expériences de Gelfan et Carter (1967) sur le jugement porté par des sujets volontaires auxquels on étire passivement les tendons de leur muscle après les avoir exposés chirurgicalement. Ces auteurs concluent à l'absence de sens musculaire chez l'Homme et par suite à la non-participation du proprioceptif d'origine musculaire au sens de la position. J'ajoute enfin que notre cadre d'interprétation nous permet de prévoir que la reproduction d'un mouvement d'amplitude donnée suppose un niveau de traitement des informations articulaires inférieur à celui que justifient les intégrations de ces mêmes informations dans le référentiel général de l'espace visuomoteur (Howard, 1971).

Nous pensons en fin de compte que le proprioceptif musculaire pourrait constituer l'élément commun de calibration spatiale des divers champs d'afférences extéroceptives (visuel, auditif et tactile) et le facteur de leur unification. Le rôle des mouvements de la tête (et des informations proprioceptives qui en découlent) pour la coordination des espaces visuels et auditifs paraît fondé. Le rôle de ces mêmes mouvements de la tête dans la recalibration de la position des membres au cours des décorrélations de l'espace visuomoteur peut donner un support à l'hypothèse d'une intégration des espaces tactile et visuel par le canal du référentiel postural général (Paillard, 1971).

Je pense aussi que si nous avons trouvé quelques raisons pour justifier l'indépendance du système de positionnement visuel vis-à-vis du référentiel postural pour une analyse des formes, cette insertion paraît néanmoins nécessaire dans la fonction oculaire de repérage dans l'espace visuel. Quoi qu'on en ait dit, la proprioception des muscles oculaires existe (Bach y Rita, 1971) et le peu d'influences qu'elle semble exercer sur les noyaux moteurs oculaires, où son intervention comme ajusteur de programmes ne se justifie guère, n'a pas lieu de surprendre. Peut-être a-t-elle une autre fonction? Serait-elle de même nature que celle recherchée pour nos signaux de vitesse? Cette hypothèse mériterait sans doute d'être testée.

Quant au rôle des activités propres du sujet dans cette construction de l'invariance spatiale du monde des objets, il

apparaît assez clairement dans sa fonction corrélatrice des divers espaces sensoriels ou recorrélatrice des discordances éventuelles. On conçoit qu'une fois ces référentiels mis en place dans un organisme ayant atteint ses dimensions définitives, stables, confirmées, renforcées par l'expérience quotidienne de notre corps habituel et de ses performances habituelles, ce proprioceptif organisateur des référentiels de base et des invariances positionnelles de l'organisme puisse sans perturbation grave pour le système être supprimé (sujets sans appareils vestibulaires, singes radicotomisés), sans qu'on puisse pour autant en conclure à la non-intervention de ces afférences dans le phénomène (Taub, 1968). Sans doute la vue peut-elle, à ce stade, largement suppléer à cette déficience et les programmes moteurs de transport répondre avec efficacité à ses demandes (singes de Taub). Ceci, bien entendu, sous réserve que les contraintes des forces extérieures n'apportent aucun imprévu dans l'accomplissement du programme initial car les régulations proprioceptives dans leur rôle d'ajusteur des programmes centraux restent, sur ce plan, irremplaçables.

La dernière question que nous devons poser, bien qu'elle reste actuellement sans réponse, est celle de savoir où nous devons rechercher ces référentiels dans les structures nerveuses. Bien qu'on puisse se hasarder à quelques hypothèses (signalons celle récente de O'Keefe et Dostrovsky (1971) sur le rôle des structures hippocampiennes dans l'élaboration de la carte cognitive de l'espace chez le rat), il me semble en tout état de cause assez illusoire de vouloir les situer dans des régions dont l'arrangement topographique évoque la disposition d'une carte spatiale de représentation. Ces structures topographiquement ordonnées, nous l'avons vu, peuvent effectivement fournir les éléments d'un codage spatial des entrées sensorielles ou de ses sorties motrices aux niveaux les plus périphériques de leur traitement ou dans l'organisation de certains feedback correcteurs d'espace, mais ce mode de câblage s'arrête aux frontières d'un système de traitement d'ordre supérieur dont les opérateurs et le langage nous sont encore inconnus.

C'est cette interface qui semble marquer la limite de progression des techniques d'exploration microphysiologique unitaire dont les succès retentissants de ces dernières années,

notamment dans le domaine de la fonction visuelle, ne doivent pas nous masquer la distance considérable qui nous sépare encore d'une connaissance des mécanismes nerveux centraux qui sont à la base de ces fonctions de recherche, d'extraction et de construction d'invariance, et qui en font la spécificité.

Il est bien reconnu que l'une des infirmités majeures du calculateur, lorsqu'on compare ses performances à celles du cerveau humain, réside dans l'extrême difficulté de la programmation d'opérations telles que celles exigées pour une reconnaissance de formes spatiales ou sonores (comme celle du langage), performances qui semblent réalisées par la machine biologique dès les premiers stades de son développement avec une facilité déconcertante. Ce problème irritant a donné lieu à d'innombrables efforts de conception et de réalisation de modèles de reconnaissance de forme de la part de spécialistes de l'intelligence artificielle sans pour autant nous fournir, au stade actuel, une simulation pleinement satisfaisante des opérations mises en œuvre dans le système nerveux central.

Dans la recherche des issues à cette difficulté majeure, on retiendra comme tout à fait prometteuse l'adéquation d'un formalisme mathématique basé sur la géométrie différentielle des groupes de Lie (aptés à décrire les relations entre les transformations spatiales du monde physique et les invariants par rapport à ces transformations) pour rendre compte des aspects fondamentaux de la perception visuelle (Hoffman, 1966). Ce modèle est prédictif de tous les phénomènes de constances perceptives et de la plupart des illusions classiques et images consécutives connues.

Hoffman a montré comment l'algèbre de Lie qui décrit la structure perceptive finale du monde des objets se décompose en un nombre restreint de sous-algèbres qui correspondent à des restrictions du système final, tout en gardant, chacune à leur niveau, les propriétés de fermeture des groupes. Ayant identifié les opérateurs de chacune de ces sous-algèbres, il montre comment ils s'engendrent les uns les autres jusqu'à constituer les opérateurs de l'algèbre terminale selon un processus qui semble bien décrire les étapes de la genèse de la perception chez l'enfant. En outre le modèle implique la liaison des formes, des déplacements et de la profondeur et semble rendre compte du rôle des activités du sujet dans l'engendrement des divers

groupes d'invariance et la constitution des opérateurs associés. On reste très frappé de la force d'un tel modèle qui a permis de prévoir de nouveaux types d'illusions visuelles dont l'expérience a parfaitement vérifié l'existence (McKay, 1961).

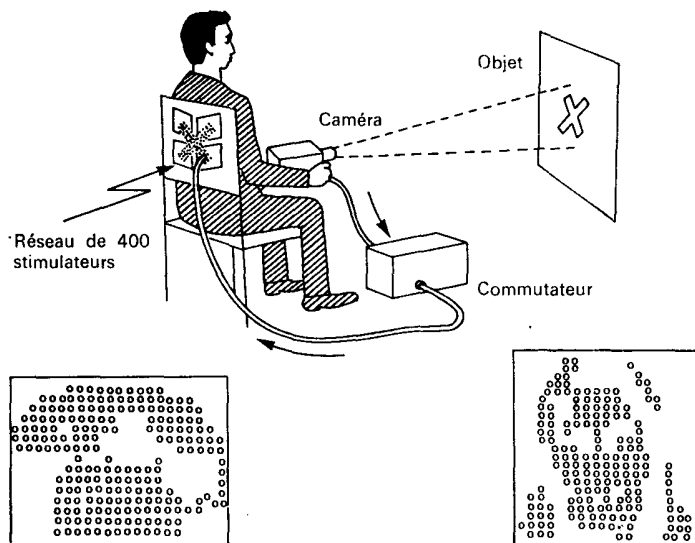


Fig. 9. - Schéma général d'organisation du système de télévision tactile. Le sujet manipule lui-même la caméra qu'il dirige sur l'objet à identifier. L'image vidéo est convertie par la vibration de 400 vibreurs appliqués suivant quatre matrices de 100 points sur le dos du sujet. Sur les deux figures du bas est reproduite l'image des tacteurs actifs pour un téléphone à gauche et un visage humain à droite. (D'après White et coll., 1970.)

C'est probablement dans cette perspective explicative qu'il nous faut interpréter le surprenant succès de certaines prothèses sensorielles récemment réalisées dans le domaine tactile (White et coll., 1970; Bach y Rita, 1971). Elles montrent que la projection sur la peau d'une image « pictoriale » à l'aide d'une matrice de 400 vibrotacteurs, et à condition qu'on fournisse au sujet le moyen d'explorer activement cette image (déplacement d'une caméra de télévision), permet au système de traitement central de constituer très rapidement les opérateurs d'invariance conduisant à une perception élaborée du monde des objets, très

monde des objets, très similaire à celle qui nous est fournie par notre appareil visuel (fig. 9). Ce nouveau champ d'exploration d'une grande portée théorique et pratique est actuellement en plein développement.

Ces faits démontrent l'erreur commise jusqu'ici dans le domaine des prothèses sensorielles, erreur qui avait consisté à s'ingénier à fournir au canal sensoriel de suppléance (la peau) une description précodée des formes à identifier (auditives ou visuelles) en traitant en quelque sorte la machine biologique comme un ordinateur, auquel on fournit un nombre prédéterminé et sélectionné de données et d'instructions. Dans un tel contexte la machine biologique présente les mêmes infirmités qu'exprime l'ordinateur pour la construction d'invariances. Elle limite son action à une indexation des indices qu'on a bien voulu lui fournir avec toutes les limitations qu'implique la capacité limitée de traitement du canal choisi. Mais si on lui donne une « image pictoriale » même déformée ou simplifiée du réel à traiter et que le système soit mis en état d'y appliquer ses propres activités « manipulatrices », il détermine lui-même les transformations qui vont aboutir à la mise en place des opérateurs d'invariance du type de ceux que nous fournit le modèle de l'algèbre de Lie. F. Bresson (1971) a récemment souligné la portée de ce modèle qui s'intègre parfaitement aux théories psychologiques modernes sur la genèse des propriétés des objets (Piaget).

Dès lors toute une série de questions nouvelles se pose: devons-nous concevoir un *générateur d'invariances* centralisé capable de s'appliquer aux diverses données qui lui parviennent par les différents canaux d'information du système nerveux central ou devons-nous considérer ce mode de traitement comme une propriété fondamentale commune aux divers sous-systèmes impliqués dans l'engendrement des formes perceptives et des formes motrices? Qu'en est-il d'autre part de la genèse des opérateurs fondamentaux de ce niveau au cours du développement? Une observation d'aveugle-né opéré à l'âge de 53 ans (Gregory et coll., 1971) nous paraît apporter d'intéressantes précisions sur ce point. Ce sujet a été soumis à la série des illusions perceptives classiques. Ces illusions se trouvent diversement affectées et il nous semble que la nature des déficits rapportés permet précisément d'identifier les opérateurs des

sous-algèbres de Lie qui se trouvent défailants. Peut-on imaginer la constitution d'une méthodologie d'investigation qui permettrait l'identification de présence ou d'absence des divers opérateurs du générateur d'invariance et dégagerait un mode d'approche entièrement nouveau des phénomènes perceptifs? Si tant est que soient résolus les problèmes de ce niveau, nous serions alors confrontés à une nouvelle frontière où se profile l'existence d'un système de *générateurs de signification* sur la nature desquels peu de choses sont encore connues. D'autres formalismes de type topologique (Thom, 1968) actuellement en voie d'élaboration et qui laissent espérer une généralisation à l'étude du comportement de certains modèles applicables en linguistique (Thom, 1970) et à l'étude de la morphogenèse biologique (Thom, 1972) indiquent que la Science risque de ne pas rester toujours aussi démunie que certains veulent le laisser entendre pour investir ces nouveaux champs d'exploration.

Dans ces domaines d'après-demain comme dans tous ceux d'aujourd'hui trop superficiellement abordés dans ce rapport, la voie est largement ouverte pour de nouvelles et passionnantes prospections.

BIBLIOGRAPHIE

- BACH y RITA (P.), A tactile vision substitution system based on sensory plasticity, in T. D. STERLING, E. A. BERING Jr., S. V. POLLACK, H. G. VAUGHAN Jr., *Visual prosthesis: the underdisciplinary dialogue*, New York, Academic Press, 1971, 281-290.
- BACH y RITA (P.), COLLINS (C.), HYDE (J. E.), *The control of eye movements*, New York, Academic Press, 1971, 560 p.
- BEAUBATON (D.), NYSENBAUM-REQUIN (S.), PAILLARD (J.), Etude du transfert interhémisphérique de l'analyse de la forme ou de la position du signal chez le singe à cerveau dédoublé, *J. Physiol. (Fr.)*, 1970, 62, suppl. 3, 343.
- BISHOP (P. O.), Beginning of form vision and binocular depth discrimination in cortex, in F. O. SCHMITT, *The Neurosciences (second study program)*, New York, Rockefeller Univ. Press, 1970, chap. 43, 471-485.
- BISHOP (P. O.), HENRY (G. H.), Spatial vision, *Psychol. Rev.*, 1971, 78, 119-160.
- BLAKEMORE (C.), Binocular depth discrimination and the nasotemporal division, *J. Physiol. (G. B.)*, 1969, 205, 471-497.
- BLAKEMORE (C.), COOPER (G. F.), Development of the brain depends on the visual environment, *Nature (London)*, 1970, 288, 477-478.

- BOSSOM (J.), HAMILTON (C. R.), Interocular transfer of prism altered coordination in split-brain monkeys, *J. comp. physiol. Psychol.*, 1963, 56, 769-774.
- BRESSON (F.), La genèse des propriétés des objets, *J. Psychol. norm. pathol.*, 1971, 68, 143-168.
- BROUCHON (M.), Les coordinations visuomotrices. Etude expérimentale de l'adaptation au déplacement de l'espace visuel chez l'homme, *Année psychol.*, 1968, 68, 525-547.
- CLAPARÈDE (E.), Avons-nous des sensations spécifiques de position des membres?, *Année psychol.*, 1900, 7, 249-263.
- DOTY (R. W.), Functional significance of the topographical aspects of the retinocortical projection, in R. JUNG, *The visual system: Neurophysiology and Psychophysics*, Berlin, Springer Verlag, 1961, 228-245.
- FINK (R. P.), HEIMER (L.), Two methods for selective impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system, *Brain Res.*, 1967, 4, 369-374.
- GELFAN (S.), CARTER (S.), Muscle sense in man, *Exper. Neurol.*, 1967, 18, 469-473.
- GREENE (P. H.), New problems in adaptative control, in J. T. Tow, R. H. WILCOX, *Computer and information sciences*, Washington, Sparton Book, 1964.
- GREGORY (R. L.), WALLACE (J. G.), Perceptual implications of recovery from blindness in man, in A. DUBOIS-POULSEN, G. C. LAIRY, A. RÉMOND, *La fonction du regard*, Colloque I.N.S.E.R.M., Paris, 1971, 243-276.
- GYBELS (J.), MEULDERS (M.), CALLENS (M.), COLLE (J.), Disturbances of visuo-motor integration in cats with small lesions of the caudale nucleus, *Arch. intern. Physiol. Bioch.*, 1967, 75, 283-302.
- HAMILTON (C. R.), Intermanual transfer to adaptation to prisme, *Amer. J. Psychol.*, 1964, 77, 457-462.
- HAMILTON (C. R.), Effects of brain bisection on eye-hand coordination in monkeys wearing prisme, *J. comp. physiol. Psychol.*, 1967, 64, 434-443.
- HARRIS (C. S.), Perceptual adaptation to inverted, reversed and displaced vision, *Psychol. Rev.*, 1965, 72, 419-444.
- HAY (L.), BROUCHON (M.), Analyse de la réorganisation des coordinations visuo-motrices chez l'homme, *Année psychol.*, 1972, 72, 25-38.
- HEIN (A.), HELD (R.), Dissociation of the visual placing response into elicited and guided components, *Science*, 1967, 158, 390-392.
- HELD (R.), Two modes of processing spatially distributed visual stimulation, in F. O. SCHMITT, *The Neurosciences (second study program)*, New York, Rockefeller Univ. Press, 1970, chap. 31, 317-324.
- HELD (R.), HEIN (A.), Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior, *J. comp. physiol. Psychol.*, 1963, 56, 872-76.
- HIRSCH (H. V.), SPINELLI (D. N.), Modification of the distribution of receptive field orientation in cats by selective visual exposure during development, *Exper. Brain Res.*, 1971, 13, 509-527.
- HOFFMAN (W. C.), The Lie Algebra of visual perception, *J. math. Psychol.*, 1966, 3, 65-98.

- HOWARD (I. P.), Perceptual learning and adaptation, *Brit. Med. Bull.*, 1971, 27, 248-252.
- HOWARD (I. P.), TEMPLETON (W. B.), *Human spatial orientation*, New York, Wiley, 1966.
- HUBEL (D. H.), Single unit activity in striate cortex of unrestrained cats, *J. Physiol.*, 1959, 147, 226-238.
- HUBEL (D. H.), WIESEL (T. N.), Receptive fields binocular interaction and functional architecture in cat's visual cortex, *J. Physiol.*, 1962, 160, 106-154.
- HUBEL (D. H.), WIESEL (T. N.), Receptive fields of cells in striate cortex of very young visually unexperienced kittens, *J. Neurophysiol.*, 1963, 26, 994-1002.
- HUBEL (D. H.), WIESEL (T. N.), The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens, *J. Physiol.* (G.B.), 1970, 206, 419-436.
- IMBERT (M.), Aspects récents de la physiologie des voies visuelles primaires chez les vertébrés, *J. Physiol.* (Fr.), 1970, 62, suppl. 1, 3-59.
- INGLE (D.), Two visual mechanisms underlying the behavior of fish, *Psychol. Forsch.*, 1967, 31, 44-51.
- INGLE (D.), Visuomotor function of the frog optic tectum, *Brain Behav. Evol.*, 1970, 3, 57-71.
- INGLE (D.), SCHNEIDER (G. E.), TREVARTHEN (C. B.), HELD (R.), Locating and identifying. Two modes of visual processing, *Psychol. Forsch.*, 1967-68, 31, 44-62 et 299-348.
- JEANNEROD (M.), KIYONO (S.), MOURET (J.), Effet des lésions frontales bilatérales sur le comportement oculomoteur chez le chat, *Vision Res.*, 1968, 8, 575-583.
- JUNG (R.), HASSLER (R), The extrapyramidal motor system, in *Handbook of Physiology*, Section I: *Neurophysiology*, 1960, vol. 2, 1345-1372.
- KORNHUBER (H. H.), Motor function of cerebellum and basal ganglia, *Kybernetik*, 1971, 8, 157-162.
- KRUGER (L.), The topography of the visual projection to the mesencephalon: a comparative survey, *Brain Behav. Evol.*, 1970, 3, 169-177.
- KUYPERS (H. G. J. M.), An anatomical analysis of cortice bulbar connexions of the pons and lower brain stem in the cat, *J. Anat.*, London, 1958, 92, 198-218.
- LAWICKA (W.), The role of stimuli modality in successive discrimination and differentiation learning, *Bull. Acad. Sci. polon.*, 1964, 12, 35-38.
- LETTVIN (J. Y.), MATURANA (H. R.), McCULLOCH (W. S.), PITTS (H. H.), What the frog's eye tells the frog's brain, *Proc. I.R.E.*, 1959, 47, 1940-1951.
- LURÇAT (L.), La genèse de l'acte graphique, *Bull. Psychol.*, 1966, 19, 506-515.
- MacKAY (D. M.), Perceptual stability of a stroboscopically lit visual field containing self luminous objects, *Nature*, 1958, 181, 507-508.
- MacKAY (D. M.), Interactive processes in visual perception, in W. A. ROSENBLITH, *Sensory communication*, New York, Wiley, 1961, 339-355.
- MALDONADO (H.), LEVIN (L.), BARROS PITA (J. C.), Hit distance and the predatory strike of the praying mantis, *Zeitsch. für vergl. Phys.*, 1967, 56, 237-257.

- MARTINEZ (F.), Comparison of two types of tactile exploration in a task of mirror-image recognition, *Psychol. Sci.*, 1971, 22, 124-125.
- MATURANA (H. R.), Functional organization of the pigeon retina, in Information processing in the nervous system, *Proc. Int. Union Physiol. Sci.*, 1962, 3, 170-178.
- MERTON (P. A.), Human position sense and sense of effort, *Symp. Soc. exper. Biol.*, 1964, 18, 387-400.
- MEULDERS (M.), Intégration centrale des afférences visuelles, *J. Physiol. (Fr.)*, 1970, 62, suppl. 1, 61-109.
- NOBLE (J.), Paradoxical interocular transfer of mirror-image discriminations in the optic chiasm sectioned monkey, *Brain Res.*, 1967, 10, 127-151.
- O'KEEFE (J.), DOSTROVSKY (J.), The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat, *Brain Res.*, 1971, 34, 171-175.
- PAILLARD (J.), The patterning of skilled movements, in *Handbook of Physiology*, Section I: *Neurophysiology*, 1960, vol. 3, 1679-1708.
- PAILLARD (J.), Les attitudes dans la motricité, in *Les attitudes*, Paris, P.U.F., 1961, 7-31 et 101-140.
- PAILLARD (J.), Tonus, posture et motricité téléocinétique, in Ch. KAVSER, *Physiologie II*, Paris, Flammarion, 1963, 403-512.
- PAILLARD (J.), Les déterminants moteurs de l'organisation spatiale, *Cahiers de Psychol.*, 1971, 14, 261-316.
- PAILLARD (J.), Proprioception musculaire et sens de la position, *Arch. ital. Biol.*, 1974, sous presse.
- PAILLARD (J.), BROUCHON (M.), Active and passive movements in the calibration of position sense, in S. J. FREEDMAN, *The neuropsychology of spatially oriented behavior*, Homewood (Ill.), Dorsey Press, 1968, chap. 3, 37-55.
- PAILLARD (J.), BROUCHON (M.), Aiming and reaching. A proprioceptive contribution in the spatial encoding of locating cues, *Brain Research*, 1974, sous presse.
- PRIBRAM (K.), The intrinsic systems of the forebrain, in *Handbook of Physiology*, Section I: *Neurophysiology*, 1960, vol. 2.
- ROSEN (I.), ASANUMA (H.), Peripheral afferent inputs to the forelimb area of the monkey motor cortex: input-output relations, *Exper. Brain Res.*, 1972, 14, 257-273.
- SCHNEIDER (G. E.), Two visual systems, *Science*, 1969, 163, 895-902.
- SMITH (K. D.), MOLITOR (K.), Adaptation to reversal of retinal feedback of eye movements, *J. Motor Beh.*, 1969, 1, 69-87.
- SUTHERLAND (N. S.), Outlines of a theory of pattern recognition in animals and man, *Proc. Roy. Soc., ser. B, Biol. Sci.*, 1968, 171, 297-317.
- TAUB (E.), BERMAN (A. J.), Movement and learning in the absence of sensory feedback, in S. J. FREEDMAN, *The neuropsychology of spatially oriented behavior*, Homewood (Ill.), Dorsey Press, 1968.
- TEUBER (H. L.), MISHKIN (M.), Judgement of visual and postural vertical after brain injury, *J. Psychol.*, 1954, 38, 161-175.
- THOM (R.), Topologie et signification, *Age de la Science*, Paris, Dunod, 1968, 4, 1-24.

- THOM (R.), Topologie et linguistique, in A.HAEFLIGER, R. NARASDDIAN, *Essays on topology and related topics*. Mémoires dédiés à Georges de Rham, Berlin, Springer Verlag, 1970, 226-248.
- THOM (R.), *Stabilité structurelle et morphogénèse*, Benjamin, Mass., 1972, 362 p.
- TREVARTHEN (C. B.), Functional interactions between the cerebral hemisphere of the split-brain monkey, Ciba Foundation Meeting on *Functions of the corpus callosum*, London, 1964. In Ciba Foundation Study Group n° 20, 24-41.
- TREVARTHEN (C. B.), Two mechanisms of vision in primates, *Psychol. Forsch.*, 1968, 31, 299-337.
- WERNER (G.), The topology of the body representation in the somatic afferent pathway. In F. O. SCHMITT, *The Neurosciences (second study program)*, New York, Rockefeller Univ. Press, 1970, chap. 54, 605-607.
- WHITE (B. W.), SAUNDERS (F. A.), SCADDEN (L.), BACH y RITA (P.), COLLINS (C. C.), Seeing with the skin, *Percept. Psychophys.*, 1970, 7, 23-27.