

# DE LA COORDINATION VISUO-MOTRICE A L'ORGANISATION DE LA SAISIE MANUELLE

par

J. Paillard et D. Beaubaton

Dans les remarques finales qu'il formulait à l'issue d'un récent colloque sur le comportement moteur et les activités nerveuses programmées. Teuber (1974), paraphrasant l'affirmation de Flourens selon laquelle une anatomie sans physiologie resterait sans objet, formulait ainsi une question fondamentale « so it could be that the physiology of movement proceeds aimlessly unless there is the most searching analysis of the set, the task in which the particular motor behavior appears ». Une même activité musculaire ou une même séquence de mouvements peuvent en effet s'insérer dans des programmes d'action dont la finalité comportementale peut être très variable. De ce fait elles peuvent relever pour leur mise en jeu de structures et de mécanismes de fonctionnement différents. Une physiologie des mouvements n'atteint son véritable objet que dans le contexte d'une physiologie des actes biologiquement significatifs.

La physiologie des contrôles moteurs s'est considérablement enrichie au cours de la dernière décade: notamment grâce aux progrès de nos connaissances sur les structures fines de connectivité du système nerveux. Avec l'introduction des méthodes d'analyse des activités nerveuses unitaires chez l'animal vigile et libre de ses mouvements, elle se trouve aujourd'hui appelée à maîtriser les variables comportementales au niveau des activités gestuelles intégrées et biologiquement adaptatives. Elle ouvre ainsi la voie à une meilleure interprétation de la neuropathologie des perturbations des fonctions motrices chez l'Homme.

C'est ainsi que la physiologie des mouvements de la main, dépassant l'étude du réflexe de grasping ou des réactions de placement visuel ou tactile des membres antérieurs, aborde l'étude du geste de saisie d'un objet repéré dans l'espace visuel. Elle recherche les déterminants sensoriels de l'incitation d'un tel mouvement. la nature de l'organisation du programme de transport de la main, du guidage visuel de la trajectoire du mouvement, du guidage tactile de la saisie au contact de l'objet et du déclenchement des activités palpatoires et manipulatoires diverses qui constituent la finalité de l'action projetée.

---

Les idées exposées dans cet article doivent beaucoup aux travaux de l'équipe des chercheurs du Laboratoire : B. AMBLARD, M. BROUCHON-VITON, P. CONTI, M. COULMANCE, L. HAY, P. JORDAN, F. MARTINEZ, M. RABATTU, R. ROLL.

Ce faisant, l'analyse physiologique rejoint, dans son objet, celle des spécialistes du comportement et se trouve conduite à emprunter au vocabulaire éthologique ou psychologique des concepts tels que ceux de programmes d'action, d'attention, d'apprentissage, de prédiction, de consignes, en cherchant à leur donner un support neurophysiologique précis.

La libération des membres antérieurs des servitudes de la locomotion et la promotion de la main au rang d'organe principal d'exploration, de préhension, de manipulation des objets marquent très profondément la transformation des architectures nerveuses et la corticalisation des contrôles moteurs chez l'Homme (voir Paillard, 1960).

A bien des égards, la saisie manuelle d'un objet visuellement repéré relève d'une formule fonctionnelle similaire dans son principe général d'organisation à celle qui régit la capture fovéale d'une cible visuelle par l'œil ou la capture buccale d'une proie (Paillard, 1971), avec ses opérations d'alerte, de repérage spatial de la cible, de déplacement de la zone de capture au voisinage de l'objectif, de sa poursuite éventuelle, de sa saisie proprement dite (*grasping*) et enfin de la stabilisation de la surface d'analyse qui permet la mise en jeu des activités « consommatoires » au sens propre du mot s'agissant de la prise buccale, mais aussi au sens général que lui donnent les éthologistes : la préhension, la palpation identificatrice, la manipulation, la déformation, le déplacement de l'objet constituent autant d'objectifs diversifiés des comportements manuels.

En un sens, c'est le perfectionnement et le raffinement de ces activités consommatoires que reflète, en premier lieu, le développement évolutif des structures corticales sensorielles, motrices et associatives : large représentation de la région fovéale d'analyse pour les projections rétinienne, privilège d'extension de la surface cutanée de la main pour les projections tactiles, finesse du clavier cortical de contrôle de la motricité digitale et emprise des contrôles corticaux sur la motricité oculaire; le *grasping* manuel et le *grasping* visuel ont des expressions pathologiques très comparables et correspondent à une atteinte des mécanismes corticaux qui les régissent, tous deux restent en particulier soumis aux contrôles des régions frontales qui asservissent ces mécanismes d'ancrage positionnel des surfaces d'analyse des organes de saisie manuelle et visuelle aux exigences du contrôle intentionnel des programmes d'action.

La saisie manuelle d'un objet repéré dans l'espace visuel pose en fait l'intéressant problème de la coordination de deux dispositifs de capture : visuelle d'une part et tactilokinesthésique d'autre part.

Cette coopération va s'exprimer aux diverses phases de l'organisation du geste de saisie manuelle.

a) **La capture visuelle de l'objet cible** caractérise la phase initiale avec le transport saccadique de la zone fovéale, l'ajustement terminal éventuel (saccade de correction) et finalement l'ancrage de la fixation du regard qui va permettre les opérations fovéales d'analyse. Cette première opération va fournir les éléments du repérage spatial de l'objet et les informations nécessaires au choix du programme de transport de la main.

b) **Les opérations fovéales d'analyse** des propriétés visuelles de l'objet conduisent à son identification perceptive. Ces données contribueront à l'élaboration du projet d'action de la main : contact, saisie, palpation, soupèsement, déplacement, déformation, etc. Elles vont se traduire au niveau du projet moteur dans une prédisposition de la main et des doigts préparatoire à l'action projetée.

c) **La capture manuelle de l'objet** va, comme dans le cas de l'œil, consister en un transport balistique de la main en direction de la cible, généralement assisté d'un ajustement visuel de la position dans sa phase terminale avec ancrage positionnel des segments porteurs de la main assurant l'opération terminale de saisie.

d) **La manipulation de l'objet** commence au moment du contact de la surface tactilo-kinesthésique d'analyse (fovea tactile) avec l'objet. Suivant la nature du projet d'action elle intéresse des activités manipulatoires variées où la vision peut intervenir à des degrés divers.

Nous avons, dans ce travail, abordé l'étude des mécanismes de la saisie manuelle à travers l'analyse d'un comportement de pointage d'une cible visuelle stable.

Cette performance motrice simple, facile à standardiser peut faire l'objet d'une description précise de ses caractéristiques temporelles et spatiales. Elle est aisément transposable de l'Homme au Singe. Elle minimise les fonctions visuelles d'identification au profit des fonctions de repérage. Elle réduit le projet d'action à un simple contact tactile avec une cible définie par sa localisation et son étendue dans l'espace visuel.

Nous nous sommes de ce fait plus spécialement intéressés au rôle de la fonction de repérage de la capture visuelle dans l'élaboration du programme de projection de la main vers la cible et aux modalités d'intervention des diverses sources d'informations rétroactives intervenant dans la régulation du mouvement projeté aux diverses étapes de son exécution.

Nous allons examiner tout d'abord les problèmes posés par la définition de la situation expérimentale et l'identification des variables contrôlables. Nous envisagerons ensuite les modalités d'intervention des afférences visuelles proprioceptives et tactiles aux diverses étapes de l'organisation du geste.

Nous nous interrogerons enfin sur les structures nerveuses impliquées dans l'accomplissement de la performance de pointage.

Nous laissons volontairement de côté dans cette étude le problème de la poursuite d'une cible mobile.

## I — LA SITUATION EXPERIMENTALE ET LE CONTROLE DES VARIABLES

Le principe général de la tâche de pointage telle qu'elle est réalisée dans notre laboratoire consiste à placer le sujet face à un panneau de travail comprenant dans sa partie inférieure un levier et dans sa partie supérieure

une surface de pointage où sont distribués les signaux d'exécution. C'est un appui spontané sur le levier qui détermine le début de l'essai, de plus ce point de départ standardise d'une certaine manière la position initiale du membre actif. Le sujet doit maintenir son appui pendant une période prédéterminée et variable au terme de laquelle la position de la cible à pointer va être signalée par une zone lumineuse de 5 mm de diamètre. La réponse consiste alors à relâcher le levier et à toucher du doigt la cible lumineuse. La précision de la réponse peut être estimée ou dans certains cas mesurée; l'ensemble de la surface de pointage est conçu de façon à détecter tout contact du doigt et un appareil électronique en affiche les coordonnées (Clottes, 1969). Divers aménagements de ce panneau de travail permettent de varier les conditions de l'expérience, la nature, la position et la durée des signaux. La distribution de ces différents paramètres est entièrement automatisée.

Pour ce qui est de l'expérimentation menée chez le Singe (*Papio papio*) nous utilisons une cage du type de celle décrite par Trevarthen (voir fig. 65). L'animal est dressé à présenter spontanément sa tête dans un masque fixé à la partie antérieure du dispositif, assurant ainsi une certaine normalisation de la posture générale face au panneau de travail. Ce masque est muni

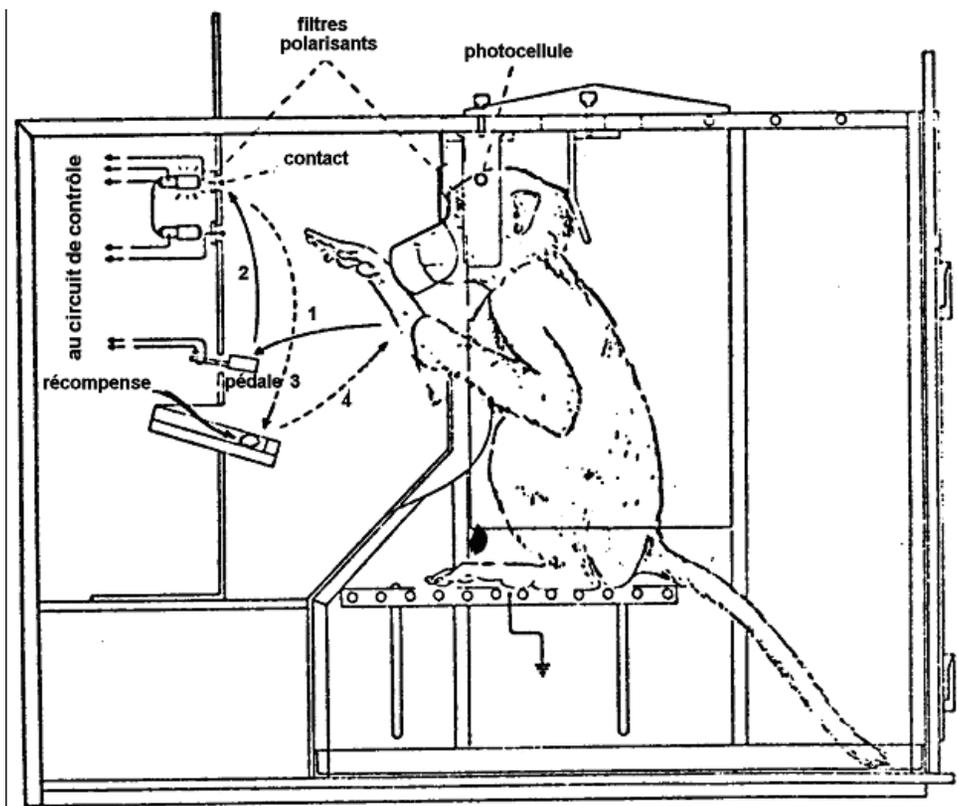


FIG. 65. — Dispositif expérimental utilisé chez le singe : voir description dans le texte (d'après TREVARTHEN, 1972).

d'oculaires qui peuvent être occultés ou pourvus de filtres polarisés. Un système de portes coulissantes permet de contraindre le sujet à n'utiliser qu'un seul bras pour effectuer sa réponse.

On reste frappé par l'abondance des résultats contradictoires qui caractérise la littérature scientifique consacrée à l'étude des activités de saisie, malgré la similitude apparente des situations expérimentales. Nous avons dans une étude antérieure (Paillard et Beaubaton, 1975, a et b) recherché l'origine de ces contradictions dans deux grandes catégories de facteurs. La première relèverait de la configuration d'afférences ou de réafférences accessibles au système étudié. Des modifications ou des restrictions peuvent ainsi être imposées, à son insu, par l'expérimentateur soucieux d'isoler certaines variables; car, pour ce faire, il a adopté parfois un dispositif expérimental qui interdit l'utilisation de certains indices non contrôlés. La seconde catégorie correspondrait au choix de l'acte moteur étudié. Son exécution peut impliquer la mise en jeu préférentielle de groupes musculaires distaux ou proximaux, de trajectoires d'amplitude et de direction différentes pré-ludant à une séquence terminale exigeant un contrôle plus ou moins complexe.

Il est important d'ajouter qu'outre les facteurs que nous venons d'évoquer le choix de la variable dépendante, c'est-à-dire du critère de quantification de la performance, va se révéler déterminant pour l'interprétation des données recueillies. Ainsi la qualité de la performance de pointage peut être diversement appréciée selon que seront analysés la trajectoire du geste, la précision du point d'arrivée, les aspects chronométriques de la séquence (temps d'incitation ou d'exécution de la réponse). Ces considérations nous ont amenés à envisager trois classes de variables rendant possibles le contrôle et la quantification de l'épreuve de pointage :

**Les variables d'espace.** — Dans les résultats que nous présentons ici elles vont intéresser principalement la *précision terminale* du mouvement. Si comme l'affirme Keele (1968), la compréhension des mécanismes sous-tendant le contrôle du geste passe par une analyse des variables influençant la précision des réponses, il peut paraître important de mener une étude quantitative des erreurs de pointage en recherchant les modalités d'intervention des facteurs liés à l'élaboration et à l'exécution de la performance. Si nous nous limitons au domaine des variables spatiales dont l'effet sur le contrôle du geste paraît important, nous devons insister sur la définition des paramètres posturaux. Dans ce type d'épreuve semble essentielle la nécessité d'un contrôle des positions de référence du corps et de ses segments mobiles dont vont dépendre les composantes spatiales du programme de mouvement (voir fig. 66). Il est également important de considérer la nature des rapports spatiaux de l'environnement : ceux qui vont définir en direction et en distance la position de la cible par rapport au corps, mais aussi ceux qui permettent de référer la cible et les mouvements du corps par rapport aux repères de l'espace ambiant.

**Les variables chronologiques.** — Bien que non directement exploitée dans les résultats que nous présentons ici, l'importance particulière accordée à cette dimension temporelle du comportement dans les travaux consacrés à l'analyse du mouvement humain (cf. Keele, 1968) doit être relevée.

C'est en effet généralement à partir des indices chronométriques de la réponse qu'ont été abordées les questions d'organisation du mouvement, notamment des relations entre vitesse et précision. Outre les problèmes de définition des facteurs intervenant dans la phase d'incitation du geste, tels qu'ils ont été abordés dans les tâches de temps de réaction (cf. Requin, ce volume), il est clair que se pose la question des relations entre la vitesse d'exécution de la réponse et les caractéristiques biomécaniques du mouvement exécuté (voir par exemple Fiori et coll., 1974). Le type d'épreuve que nous utilisons

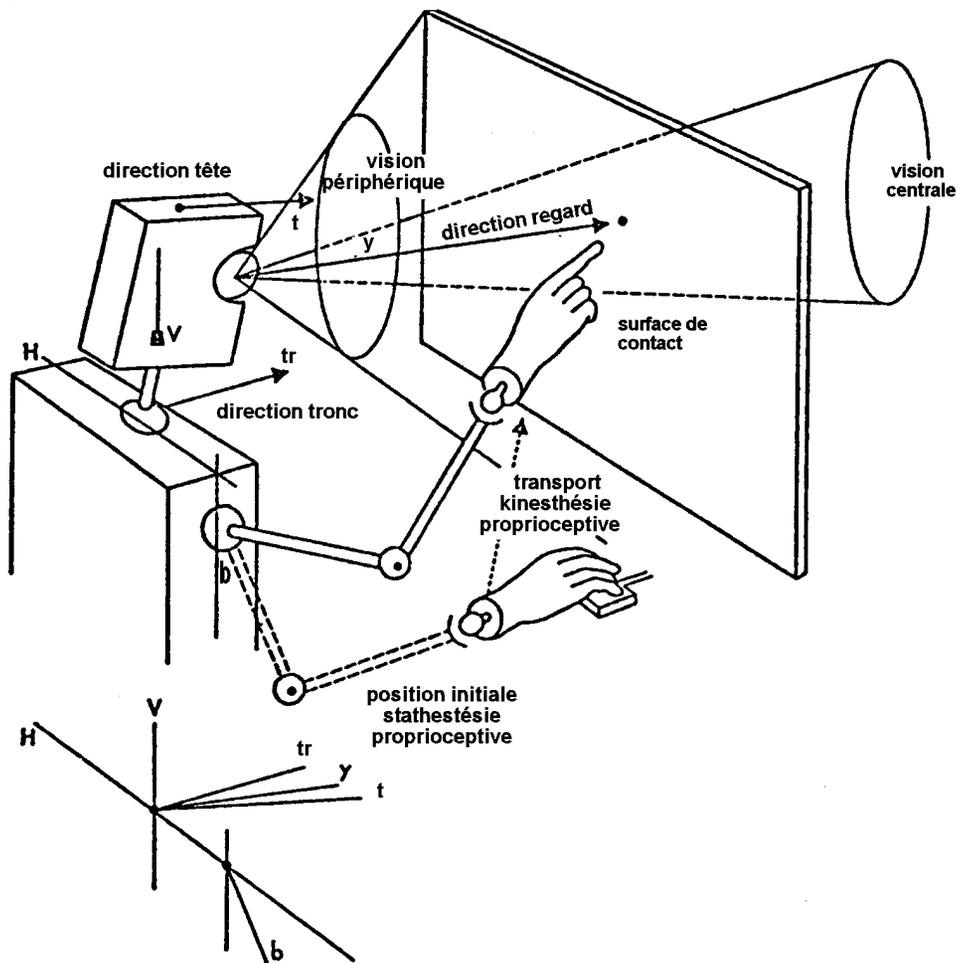


FIG. 66. — Représentation schématique du mouvement de pointage avec indication des principaux axes de références à partir desquels le mouvement va s'organiser. Axe vertical (V) et horizontal (H), direction de la tête (t), des yeux (Y), du tronc (tr) et du bras (b). On notera les zones d'intervention de la vision centrale et de la vision périphérique. Les informations tactiles interviennent au niveau de la surface de contact en fin de trajectoire. Le jeu des informations proprioceptives d'origine articulaire et musculaire est à rechercher au niveau de la spécification des positions initiales (stathésie) et au cours de l'exécution du mouvement (kinesthésie).

peut en tout cas permettre l'accès aux variables temporelles relatives à l'incitation et à l'exécution du mouvement de pointage (Nysenbaum-Requin et coll., 1968; Beaubaton et Requin, 1972, 1973; Paillard et Beaubaton 1975 b; Beaubaton et coll., 1976).

**Les variables cinématiques.** — Il faut inclure dans cette catégorie non seulement les paramètres descriptifs des caractéristiques de la trajectoire du mouvement dont la prise en considération, depuis les travaux classiques de Woodworth (1899), a donné lieu à un ensemble de recherches qui mettent bien en évidence l'existence de contrôles spécifiques des diverses phases du geste (Howarth et coll., 1971; Beggs et Howarth, 1972 a et b) mais aussi tous ceux qui concernent le contrôle des mouvements de la tête et des mouvements des yeux. Mouvements dont la contribution apparaîtra essentielle pour les fonctions de détection et de localisation des objectifs à atteindre.

## II. — LE ROLE DES INFORMATIONS VISUELLES

Dans une étude récente consacrée aux effets d'une disconnexion inter-hémisphérique par section callosale sur les contrôles visuo-moteurs chez le Singe (Paillard et Beaubaton, 1975) nous étions amenés à distinguer au moins quatre grandes modalités d'intervention des afférences visuelles aux diverses étapes de l'initiative, de la programmation, de l'exécution et de l'ajustement terminal d'une réaction de pointage visuomanuel.

**L'initiative de l'acte** peut supposer le préalable d'une consigne, d'une attitude, d'une attente anticipatrice, d'un signal de déclenchement. La détection du signal devient alors déclenchatrice des opérations de mobilisation du programme d'action. C'est très certainement le cas dans la situation expérimentale que nous avons adoptée : celle de la réaction de pointage d'une cible visuelle. Le temps requis pour le déclenchement de l'action va dépendre de la complexité de la situation et en particulier de ce qui, dans cette situation, peut être prévisible donc préparé par anticipation. Le temps de réaction va dépendre en particulier du nombre des incertitudes à lever sur la date d'apparition du signal, sur sa direction, sur sa distance. Il va dépendre aussi de la charge de ce programme en fonction des exigences de vitesse ou de précision. Ce problème des fonctions anticipatrices a été largement traité par ailleurs dans ce séminaire (Requin). Nous n'y insisterons donc pas ici.

Nous retiendrons pour notre propos que la *fonction de détection*, prélude à l'initiative de l'acte, utilise d'abord l'information visuelle comme *signal d'alerte* pour le système rétinien de capture fovéale. La saccade oculaire de saisie (complétée, dans le cas d'une alerte des régions plus excentriques. d'une petite saccade de correction terminale) aboutit à la fixation du regard en direction de l'objectif. Le signal visuel est donc traité à ce stade comme *signal de repérage* dans la carte rétinienne de la position du stimulus par rapport à la zone fovéale de saisie. Cette carte rétinienne a été identifiée au niveau des structures colliculaires.

Il lui correspond une matrice de spécification des programmes moteurs de transport saccadique de l'œil ajusté en direction et en distance de manière à amener le stimulus dans la zone de saisie (voir revue de ces travaux dans Paillard, 1976).

Le maintien de la fixation qui conditionne la stabilité de la direction du regard va dès lors utiliser l'information visuelle comme *signal stabilisateur*, c'est-à-dire comme détecteur des changements de position de l'œil par rapport à la cible. Tout écart déclenche une réaction automatique de rattrapage (réflexe de fixation proprement dit) et d'ancrage positionnel. Ce très important mécanisme ancre en effet le regard sur le lieu de l'espace physique où se trouve situé le stimulus. Si ce stimulus se déplace, il est poursuivi par la fovéa et l'œil se trouve pour ainsi dire transporté par le stimulus physique : c'est la réaction de poursuite. On a souvent comparé le transport de l'œil au transport passif du bras accompagnant la main cramponnée à un objet qui l'entraîne, ou encore accompagnant le corps qui bouge alors que la main reste cramponnée à un objet stable. Il en est également ainsi des mouvements de la tête. Fixant un objet nous pouvons bouger la tête dans diverses directions sans quitter l'objet du regard. Autrement dit l'œil est amené à se mouvoir dans l'orbite céphalique en étroite coordination avec les mouvements de la tête pour maintenir son ancrage positionnel sur un lieu donné de l'espace physique environnant. Ce mécanisme, dont les travaux neurophysiologiques modernes commencent à dévoiler le support nerveux, revêt une importance essentielle pour la coordination des dispositifs de capture visuelle et de capture manuelle sollicités par la même cible localisée en un point défini de l'espace physique (voir Paillard, 1974).

**Cet ancrage fovéal** (comme le grasping manuel d'ailleurs) doit bien entendu être suspendu pour permettre les changements de direction du regard au service de l'exploration visuelle de l'environnement ou de l'inspection des qualités de l'objet (sa manipulation). Nous reviendrons ultérieurement sur le siège cortical de ce type de contrôle.

De la stabilité de la direction du regard vont dépendre en général deux nouveaux modes de traitement des informations visuelles au service respectivement des opérations d'identification et de localisation qui vont conditionner l'élaboration du projet d'action et sa programmation.

**L'élaboration du projet d'action.** — D'une manière générale le projet d'action lorsqu'il n'est pas simplement exploratoire devant un objet inconnu, dont les qualités tactiles de rugosité, de dureté, de chaleur, de poids sont incertaines, s'appuie sur l'expérience acquise et suppose fondamentalement une identification visuelle, une reconnaissance de l'objet par ses qualités de forme, de couleur, de dimension. Les informations visuelles sont alors traitées comme des *signaux d'identification* de caractéristiques : forme, texture, surface, volume, couleurs... Nous savons qu'interviennent ici les propriétés d'analyse de la zone fovéale. Elles mettent principalement en jeu le système géniculostrié et ses aires visuelles de projection corticale. Les motifs de l'action vont évidemment se construire à partir de la valeur de signification que cet objet va acquérir en fonction de l'état réactionnel de l'organisme. Dans le cadre restreint du comportement de préhension que nous abordons ici, nous avons soulevé ailleurs (Paillard et Beaubaton,

1975) le problème de la préparation de la préhension digitale en fonction des caractéristiques de l'objet à saisir. Les caractéristiques de taille, de forme et les propriétés présumées de consistance et de poids s'accompagnent de la mise en position anticipée du poignet et des doigts de la main au cours même du mouvement de projection. Saisir une cacahuète, une orange ou pointer une cible visuelle sur un panneau entraîne même en boucle ouverte, c'est-à-dire sans contrôle visuel, le prépositionnement anticipé de la main selon un répertoire postural constitué sur la base des expériences antérieures du sujet. Ce programme est mobilisé par les informations visuelles à fonction identificatrice. Il témoigne de la nature du projet d'action qui motive l'initiative de l'acte de saisie manuelle.

Il a été montré que les postures préparatoires de l'organe de saisie manuelle ne peuvent plus être mobilisées, chez le Singe à cerveau bissectionné, par l'hémisphère voyant que pour un mouvement de la main contralatérale (Paillard et Beaubaton, 1975). Ce déficit spécifique du contrôle visuomoteur des commandes ipsilatérales, souvent masqué par les adaptations rapides qui interviennent sur une base tactile, dès que la main établit le contact avec l'objet à manipuler, se révèle avec netteté lorsque la tâche introduit un brouillage des informations tactiles pertinentes. C'est en particulier certainement le cas dans les expériences de Brinkman et Kuypers (1973) où le Singe doit extraire un morceau de pomme d'un réseau de rainures où la main a tendance à s'égarer dès qu'elle confie le guidage de son exploration aux seules informations tactiles. Un examen, critique de ce point de vue, des situations expérimentales variées utilisées par les nombreux auteurs qui ont employé les préparations à cerveau dédoublé pour l'analyse des contrôle visuomoteurs, permet de rendre compte d'un certain nombre de résultats contradictoires (Paillard et Beaubaton, 1975). Nous reviendrons ultérieurement sur la nécessité du contrôle de l'intervention des informations tactiles dans l'analyse des composantes de la performance visuomanuelle.

Nous retiendrons ici l'intérêt d'une prise en considération du répertoire des activités de prépositionnement manuel et digital comme indicateur du *projet d'action* qui préside à la programmation du geste de saisie. Répertoire qui peut, de ce fait, constituer un indicateur important chez le nourrisson comme témoin des opérations cognitives de construction des propriétés de l'objet. Il serait enfin intéressant de systématiser les perturbations pathologiques d'une telle fonction.

### III. — L'ÉLABORATION DU PROGRAMME DE TRANSPORT

Le pointage d'une cible visuelle comme l'activité de saisie d'un objet suppose la projection balistique du membre porteur de la main en direction de l'objectif à atteindre. Le programme du mouvement de transport demande à être spécifié en direction, en distance et en vitesse. La précision d'une telle spécification des paramètres du mouvement peut être appréciée dans les conditions où le système doit opérer « en boucle ouverte » c'est-à-dire sans

disposer des informations visuelles susceptibles de corriger la trajectoire du mouvement en cours d'exécution et surtout sans disposer des possibilités d'estimation de l'erreur de visée en fin de trajectoire au voisinage de la cible.

Dans ces conditions, l'erreur de visée peut être mise sur le compte soit de l'imprécision du calcul de la trajectoire de déplacement soit des imperfections de l'exécution du mouvement prévu.

L'élaboration d'un programme de déplacement balistique du membre suppose le codage des commandes nerveuses du mouvement en direction, distance et vitesse.

L'évaluation de la direction et de la distance de la cible par rapport au corps pose le problème de la nature et du rôle respectif des informations visuelles et proprioceptives dans cette évaluation.

S'agissant de la *direction du regard*, il est clair que la réaction de capture fovéale suivie de l'ancrage positionnel vont spécifier la position de l'axe optique de l'œil par rapport à la tête. Cette spécification ne semble pas provenir, comme on l'a longtemps supposé, des informations proprioceptives originaires de la musculature extrinsèque de l'œil, mais de la volée efférente elle-même qui commande la saccade oculaire de capture (voir Berthoz, 1975). Festinger et Canon (1965) étudiant la précision du pointage d'une cible visuelle dans l'obscurité la tête étant fixée, ont montré que la poursuite oculaire du déplacement de la cible conduit à un pointage moins précis de sa position finale que la saccade oculaire de capture de la cible directement présentée dans sa position finale, ce qui souligne le rôle calibrant de la saccade elle-même. Ajoutons cependant que si le mouvement de la tête reste libre la précision sera la même dans les deux situations. Le mouvement de recentrage de la tête sur la direction du regard, et nous reviendrons ultérieurement sur ce point, fournit grâce aux informations proprioceptives d'origine cervicale un calibrage de la position de la tête sur le tronc qui devient le support de l'information sur la direction du regard.

La précision de la réaction de centrage de la tête sur l'œil intervient donc ici de manière prépondérante.

Berthoz et coll. (1975) ont récemment montré que la réaction de centrage de la tête sur les yeux d'origine vestibulaire, bien que présente chez les Chatons élevés à l'obscurité, reste moins précise que celle des Chatons ayant subi une expérience visuelle normale, ce qui suppose un affinement possible de ce calibrage au cours du développement. Nous reviendrons sur ce point.

On retiendra aussi que, dans les conditions de vision normale, le recentrage de la tête sur l'œil n'intervient généralement que pour les mouvements de l'œil qui sortent du cône de la vision centrale (10 à 15°). On devrait donc s'attendre à ce que la précision de la trajectoire de visée de cibles situées à l'intérieur de ce cône ne dépende pas des mouvements de la tête et soit identique en conditions tête libre et tête fixée. Nous avons récemment soumis cette hypothèse à une vérification expérimentale (Conti, 1975). La précision des pointages à l'intérieur du cône de la vision centrale reste significativement meilleure dans les conditions où la tête est mobile.

Il faut alors invoquer comme nous le verrons plus loin, le bénéfice de calibration qu'apporte la mobilité de la tête à la définition de la position de la tête sur le tronc.

Revenant au rôle des informations purement visuelles dans le calibrage de la direction du regard, on doit aussi tenir compte du rôle des mécanismes de stabilisation perceptive du champ visuel et de la présence dans ce champ visuel structuré d'un cadre de référence à l'intérieur duquel la position de la cible peut être évaluée. Le pointage d'une cible visuelle dans l'obscurité est moins précis que celui de la même cible localisée dans un champ structuré. On doit évoquer ici le rôle calibrant du cadre ambiant et l'intervention des données visuelles recueillies par la vision périphérique.

Si l'espace local de la vision centrale est défini par un principe de localisation des éléments qui s'y trouvent par rapport à la position de l'axe optique de l'observateur dans le référentiel postural « égocentrique », par contre l'espace ambiant situe la position de la tête et du corps par rapport aux repères physiques « exocentriques » de l'espace environnant.

Cette distinction apparaît clairement dans l'expression des réactions optocinétiques provoquées par le défilement de bandes verticales alternativement blanches et noires. Limité à la vision centrale (vision tubulaire) le défilement est toujours interprété comme un mouvement de l'environnement par rapport à l'observateur stable (référence égocentrique). Par contre limité à la vision périphérique (par occlusion du champ central) ce même mouvement est interprété comme un déplacement de l'observateur par rapport à un environnement physique stable (référence exocentrique) (Brandt et coll., 1973).

Si la vision centrale implique principalement un traitement cortical des informations visuelles par la voie des systèmes géniculostriés, par contre la vision périphérique relève d'un traitement mésencéphalique des messages visuels d'origine extrafovéale principalement par la voie des systèmes rétinocolliculaires en conjonction avec les données vestibulaires et proprioceptives d'origine cervicale. Ce second système serait responsable de la stabilité perceptive apparente de l'espace visuel lorsque les yeux, la tête et le corps sont en mouvement. L'expérience de la motricité active est ici primordiale pour la construction ontogénétique de cette invariance extraite de la contingence prévisible des variations du champ des afférences visuelles et des commandes efférentes qui suscitent ces variations par les déplacements des yeux, de la tête ou du corps par rapport à l'environnement. Ce problème, souvent débattu depuis sa formulation par Helmholtz puis par Von Holst et Mittelstaedt (1950), fait actuellement l'objet de nombreux travaux tant au plan de la recherche des facteurs du développement ontogénétique de l'espace visuomoteur (Held et Hein, 1963) que de celui de la réorganisation d'un espace visuomoteur expérimentalement décoordonné (voir la revue récente de Welch, 1974).

Nous retiendrons ici le double mode d'intervention des informations visuelles dans le calibrage spatial de la position de la cible par rapport au corps, l'un lié au repérage céphalocentrique de l'axe optique de l'œil ancré sur l'objectif, l'autre associé au repérage visuel exocentrique de la

position de la tête par rapport aux repères stables de l'environnement physique.

Nous soulignerons aussi l'importance essentielle que vont revêtir les informations proprioceptives sur la position relative des segments mobiles du corps dans la définition des paramètres nécessaires au calcul de la direction de la trajectoire du mouvement de projection.

S'agissant maintenant du codage de la *distance*, on admet classiquement l'intervention de deux sources d'informations visuelles sur la distance traitée par la vision centrale. La première concerne les mécanismes de réglage de la netteté de l'image par le jeu des réflexes d'accommodation du cristallin. Elle intervient en vision monoculaire. Elle pose le problème du traitement des efférences de commandes des muscles accommodateurs du cristallin comme signaux calibrants de la distance. La seconde concerne les mécanismes de réduction de la disparité des images rétinienne en vision binoculaire par le jeu coordonné des mouvements de vergence. On trouvera dans une revue récente de Bishop et Henry (1971) les données neurophysiologiques nouvelles concernant ce problème. Le calibrage de la distance semble, là encore, nécessiter l'expérience visuelle de l'organisme pour se constituer, se renforcer et s'affiner. Comme dans le cas du calibrage de la direction il peut être soumis à des distorsions ou à des décoordinations expérimentales (voir à ce sujet la revue de Welch, 1974). On peut notamment mettre en conflit la disparité binoculaire et les indices cristalliniens de distance et observer des processus d'adaptation qui n'affectent pas le calibrage de la direction du regard par rapport à la tête (Epstein et Daviess, 1972).

On doit enfin évoquer, comme dans le cas des indices de direction, l'intervention de la vision périphérique. Les dimensions de l'image rétinienne son extension à l'approche de l'objet, sa diminution lorsqu'il s'éloigne peuvent fournir des éléments d'estimation de la distance. On peut les mettre expérimentalement en conflit avec les autres indices visuels de distance (Wallach et Frey, 1972) et observer des phénomènes d'adaptation. On sait que les réflexes de clignement ou de retrait de la tête à l'approche rapide d'un objet nécessitent pour leur expression le développement ontogénétique des référentiels de l'espace visuomoteur construit sur la base des expériences actives du sujet.

On soulignera enfin le rôle d'indices visuels composites tels que texture, surface, parallaxe sur le champ visuel ambiant (Gibson, 1969). Ils sont également susceptibles d'intervenir dans l'évaluation de la distance de la cible et par suite dans la paramétrisation du programme de transport du membre.

S'agissant enfin du codage de la *vitesse* du mouvement, il peut être déduit d'une analyse des caractéristiques cinématiques de la trajectoire du mouvement. Cette analyse démontre qu'il va dépendre de la possibilité d'anticiper la présence ou l'absence de rétroactions correctives. En boucle ouverte on constate que la part balistique du temps de mouvement (donc initialement programmé) n'occupe qu'une fraction minime du temps d'exécution. C'est la prise en charge des ajustements terminaux qui demande le plus de temps (Annett et coll., 1958).

Par la pratique le sujet tend à minimiser la distance par rapport à la cible à partir de laquelle l'ajustement de la trajectoire est confié aux corrections terminales. En ce sens la programmation du freinage du mouvement prend une importance essentielle dans l'élaboration du mouvement.

Lestienne (1974) a montré que la date d'intervention du freinage dans une trajectoire balistique était directement liée à la vitesse maximum du mouvement quelle que soit l'impédance mécanique, ce qui laisserait supposer l'existence d'un mécanisme de déclenchement automatique du freinage en fonction du seul paramètre « vitesse maximale » du mouvement qui suffirait à déterminer la trajectoire.

En tout état de cause, le choix initial de la vitesse du mouvement va dépendre de la prévision d'intervention des rétroactions correctrices. La vitesse sera donc ajustée en fonction de l'importance de cette intervention pour les exigences de précision de la performance par exemple. On retrouve ici la relation bien connue entre le temps de transport du membre et le diamètre de la cible à atteindre (Fitts, 1954). Alors que la latence de la réponse, autrement dit le temps de réaction, dépend essentiellement de l'incertitude directionnelle (voir Requin, ce volume), le temps de mouvement est proportionnel à la distance à parcourir et inversement proportionnel à la dimension

de la cible selon la loi  $TM = a + b \log_2 \left( \frac{2A}{W} \right)$  où a et b sont des constantes,

A l'amplitude du geste et W le diamètre de la cible. Cette relation n'est d'ailleurs valable que pour les mouvements d'une certaine amplitude. Dans une expérience destinée à tester l'influence de la vitesse d'exécution du mouvement sur la précision de la performance de pointage on peut voir sur la figure 67 que la vitesse d'exécution n'influe pas sur la performance en boucle ouverte alors que les mouvements rapides deviennent de plus en plus imprécis par rapport aux mouvements plus lents lorsque entrent en jeu les possibilités de correction de la trajectoire.

On peut donc conclure que le codage anticipé de la vitesse d'exécution va, au niveau de la programmation, dépendre de l'exigence d'intervention des mécanismes de correction et d'ajustement de la trajectoire en cours d'exécution. Le programme peut donc prévoir un freinage du mouvement profitable à l'intervention des rétroactions correctrices.

La mise en jeu de la boucle cérébello-corticale dans la programmation de cette activité de freinage paraît démontrée par les expériences récentes de Brooks (1975) et par celles de Trouche et coll. (1976). Ces derniers observent en effet par refroidissement du noyau dentelé au cours d'une réaction de pointage chez le Singe, un raccourcissement significatif du temps de transport qui pourrait être révélateur de la suspension des contrôles rétroactifs de la trajectoire balistique du mouvement. Il va sans dire que la programmation du mouvement peut également bénéficier d'informations correctrices autres que visuelles, tactiles ou proprioceptives, par exemple susceptibles, lorsqu'elles sont associées à une possibilité d'évaluation du sens de l'erreur de visée, d'intervenir sur une correction du programme tenant compte du résultat de la performance juste antécédente. Nous reviendrons sur ce point.

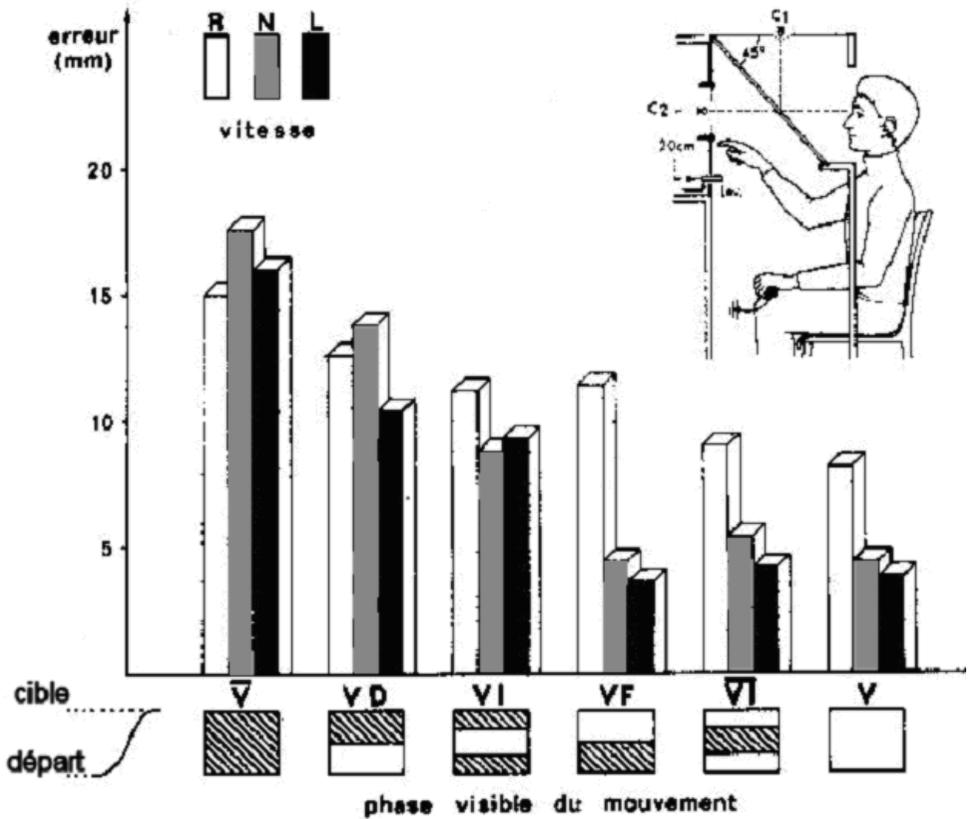


FIG. 67. — Vision du mouvement et précision du pointage.

Les histogrammes fournissent les erreurs de pointage pour différentes vitesses d'exécution de la réponse : mouvements rapides ( $t_R$  : inférieurs à 200 ms) — mouvements à vitesse normale (N : compris entre 200 ms et 700 ms) — mouvements lents (supérieurs à 700 ms), dans des conditions de vision totale (V), d'absence de vision du mouvement ( $\bar{V}$ ) ou de limitation de la vision du geste au début (VD), à la fin (VF), à la partie intermédiaire de la trajectoire (VI) ou à l'exclusion de celle-ci (VI)

En haut, à droite : schéma du dispositif expérimental. Le sujet effectue un mouvement de pointage depuis le levier (Lev.) jusqu'à une cible lumineuse virtuelle ( $C_2$ ) obtenue par projection de la cible  $C_1$  sur un miroir incliné à  $45^\circ$ . La présence de ce miroir interdit toute vision du geste exécuté.

Voir commentaires dans le texte.

#### IV. — L'EXÉCUTION DU PROGRAMME DE TRANSPORT

Si les informations visuelles interviennent à divers titres dans la définition du programme de transport, elles vont également être impliquées dans les opérations correctrices de la trajectoire au cours de l'exécution du mouvement. On considère ordinairement que la phase terminale du mouvement constitue la période privilégiée d'intervention des corrections visuelles de trajectoire au voisinage de l'objectif (Woodworth, 1899; Vince, 1948). Cette phase est annoncée par une décélération caractéristique du mouvement. Elle s'accompagne d'un véritable guidage visuel du mouvement avec réduction de l'écart existant entre la position de la cible et la position de la main.

On peut toutefois s'interroger sur les possibilités de corrections de la trajectoire dans les phases initiale et intermédiaire du mouvement dit balistique de transport. Seules semble-t-il les trajectoires courtes seraient réellement balistiques alors que rallongement de la distance de transport accroît la probabilité d'intervention des rétroactions correctrices (Klapp, 1975). De même la vitesse d'exécution du mouvement conditionne, comme nous l'avons vu, les possibilités d'intervention des corrections visuelles. Dans une tâche de pointage, Keele et Posner (1968) ont observé l'inutilisation du feedback visuel pour les gestes dont la durée est inférieure à 190-160 m/s.

On peut, là encore, s'interroger sur le rôle respectif de la vision centrale et de la vision périphérique dans les corrections de trajectoires. Ce processus de correction terminale pris en charge dès l'entrée de la main dans le champ visuel central (fig. 67) n'exclut pas la possibilité d'une intervention de la vision périphérique dans les phases initiales et intermédiaires de l'exécution.

Ce problème de l'influence d'une intervention sélective de la vision aux diverses phases de la trajectoire sur les contrôles visuomoteurs d'une réaction de pointage a été abordé dans notre laboratoire chez l'homme (Conti et Beaubaton, 1976). Six sujets ont été confrontés à des situations correspondant à l'exécution rapide, normale ou lente du mouvement de pointage, dans des conditions de vision totale (V), d'absence de vision du mouvement (boucle ouverte  $\bar{V}$ ), de limitation de la vision au début (VD), à la fin ( $\bar{V}F$ ), à la partie intermédiaire du geste (VI), ou à l'exclusion de celle-ci ( $\bar{V}I$ ) (fig. 67).

Deux points essentiels se dégagent des résultats. D'une part, on assiste à une amélioration de la performance, pour les gestes relativement lents, dans trois conditions expérimentales qui présentent en commun une possibilité de vision de la phase terminale du geste. D'autre part, la seule vision du début ou de la phase intermédiaire du mouvement suffit à distinguer ces performances de celles obtenues dans les conditions de « boucle ouverte ». L'existence d'une détérioration de la précision dans le cas des réponses rapides atteste les difficultés d'exercer des corrections de trajectoire lorsque la durée des réponses est inférieure à 200 ms. Toutefois, toujours pour ces mouvements rapides, la différence nette qui apparaît entre les conditions de boucle fermée et de boucle ouverte indique des possibilités d'ajustement progressif des programmes de réponse lorsque le sujet peut disposer après chaque essai d'une information visuelle sur la qualité du pointage. Enfin, il est intéressant de relever que toute vision partielle du mouvement, même si elle ne correspond pas à la phase terminale critique, suffit à exercer un contrôle sur l'exécution du geste. Ce contrôle, apparemment non affecté par la vitesse d'exécution de la réponse, pourrait relever d'une utilisation des informations précoces fournies par le mouvement, vraisemblablement dans le champ visuel périphérique, pour la mise en place d'un cadre de référence spatial à partir duquel certains paramètres du mouvement peuvent être programmés.

Aussi sommes-nous amenés à envisager l'intervention d'une correction visuelle de la trajectoire du mouvement dans la phase de transport se distinguant des mécanismes de correction d'écart intervenant dans la phase terminale au voisinage de la cible.

*Le rôle kinesthésique des informations visuelles* déjà invoqué par Gibson (1958) a récemment été démontré dans les régulations de l'équilibre (Lee et Lishman, 1975) et des activités locomotrices (Lishman et Lee, 1973). Ces régulations font essentiellement intervenir les mécanismes de la vision périphérique. Sa contribution éventuelle au contrôle du mouvement des segments mobiles du corps entrant dans le champ de vision a jusqu'ici reçu peu d'attention.

On sait que le Singe commissurotomisé (dont le chiasma optique est sectionné) présente dans la réaction de pointage un déficit caractéristique de la commande du membre ipsilatéral par l'hémisphère dit « voyant » c'est-à-dire bénéficiant des informations visuelles sur la position de la cible et sur la position de la main (Paillard et Beaubaton, 1975). Ce déficit a pu être interprété comme résultant de la détérioration des mécanismes de correction visuelle terminale à l'issue du mouvement de transport. Beaubaton et Chapuis (1975) ont utilisé les ressources des filtres polarisés pour limiter le repérage de la cible à un hémisphère tout en permettant à l'autre œil d'observer la trajectoire de la main. Ils ont étudié dans ce contexte la précision du pointage pour les combinaisons œil-main contralatérale et ipsilatérale dans des conditions de vision monoculaire ou binoculaire de l'environnement et de la trajectoire de la main, tout en restreignant l'information sur la position de la cible à un œil.

Les résultats (voir fig. 68) permettent de constater que le déficit caractéristique de la combinaison œil-main ipsilatérale observé dans les conditions de vision monoculaire se trouve très atténué, voire compensé, lorsque la vision de la trajectoire de la main active est permise par l'œil contralatéral qui ne dispose cependant d'aucune information sur la position relative de la cible et de la main. On doit tenir compte, par ailleurs, du fait que le mouvement de la main ipsilatérale à l'œil voyant se trouve, en grande partie, privé de la vision périphérique de la trajectoire. En effet, la section du chiasma entraîne la suppression du contingent des voies visuelles croisées originaires du champ rétinien nasal, tout en préservant la vision centrale, et supprime donc la vision dans le champ périphérique latéral. Par contre l'œil contralatéral qui ne voit pas la cible (du fait des filtres polarisés) dispose de sa rétine temporale et peut de ce fait contrôler la trajectoire du mouvement dans le champ visuel latéral opposé. L'amélioration de la performance est ici spectaculaire. Les mécanismes susceptibles d'en rendre compte restent toutefois conjecturaux. On doit probablement tenir compte du fait que l'œil non directement informé sur la position de la cible se trouve néanmoins, du fait de la coordination binoculaire, orienté en direction de la cible. L'hypothèse d'une correction de trajectoire en provenance d'une image rétinienne de la main mobile se déplaçant en direction de la zone de saisie fovéale peut être avancée. Elle demande toutefois à être soumise à une vérification expérimentale plus spécifique.

S'agissant enfin des mécanismes de *rajustement terminal*, nous avons dans une étude antérieure sur le Singe à cerveau bissectionné (Paillard et Beaubaton, 1975) discuté l'origine et la signification des opérations correctrices qui les caractérisent. Les petites saccades de correction terminale qui accompagnent les saccades oculaires de grande amplitude

présentent une analogie fonctionnelle évidente. On peut aussi rappeler la distinction introduite par Hein et Held (1967) dans une étude de la réaction de placement visuel chez le Chaton. Ces auteurs distinguent en effet une composante *d'incitation visuelle* de l'extension balistique des pattes en direction de la surface d'appui et une composante de *guidage visuel* qui assure le placement correct des pattes sur les parties rigides du

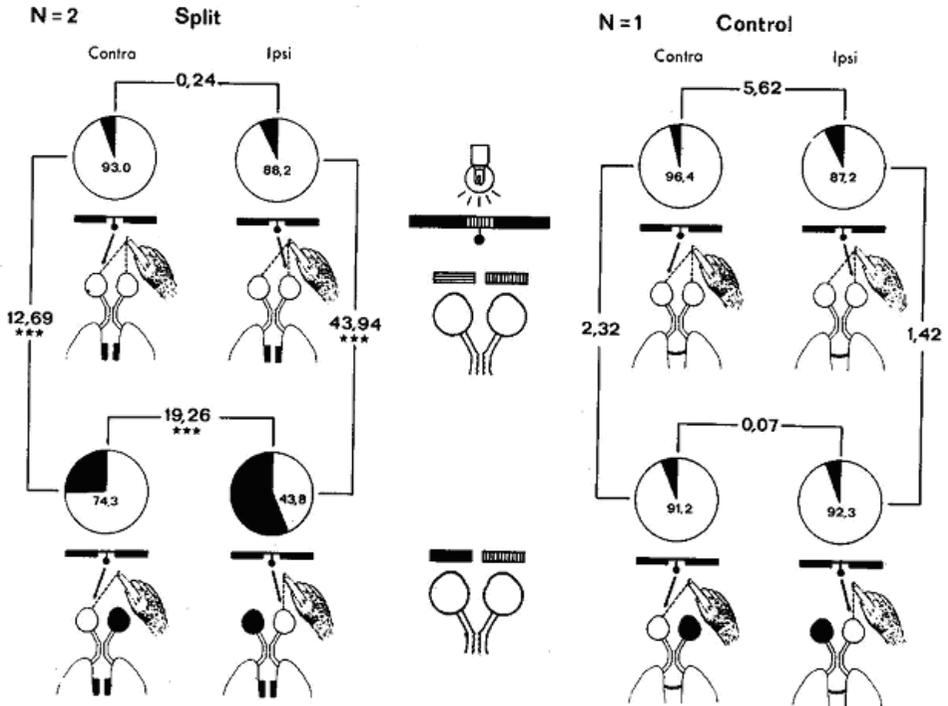


FIG. 68. — *Vision binoculaire et précision du pointage.*

Pourcentages d'essais réussis chez deux singes commissurotomisés et à chiasma sectionné et un sujet de contrôle ayant subi seulement la section du chiasma. Les combinaisons œil-main contralatérales et ipsilatérales sont comparées, les sujets disposant d'une vision binoculaire (haut de la figure) ou monoculaire (bas de la figure). On notera que dans tous les cas l'information visuelle relative à la cible est distribuée à un seul œil.

Pour chaque comparaison de pourcentages est indiquée la valeur du test du  $X^2$  :

\*\* significatif au seuil de probabilité  $p = .01$

\*\*\* significatif au seuil de probabilité  $p^* = .001$

Voir commentaires dans le texte.

correct des pattes sur les parties rigides du plan de réception évidé. La première composante est innée et ne nécessite aucune expérience visuomotrice préalable. Elle semble inscrite dans le plan de câblage génétique du système. La seconde par contre ne s'exprime que si l'animal a pu bénéficier d'une expérience de la vision de ses pattes en mouvement. La première n'est pas affectée par les ablations des aires corticales visuelles qui suppriment la seconde.

On sait également qu'une ablation totale des aires visuelles occipitales n'empêche pas la détection et la saisie manuelle de cibles visuelles chez le Singe, que cette intervention rend par ailleurs aveugle aux formes (Humphrey et Weiskrantz, 1967).

On peut donc estimer que la correction terminale intervenant dans une réaction de saisie exige l'intégrité des aires corticales de projection visuelle. Nous avons, en outre, montré (Paillard et Beaubaton, 1975) que, si le cortex occipital de l'hémisphère voyant peut correctement assurer le guidage de la main au voisinage de la cible lors d'une commande du membre contralatéral chez le Singe commissurotomisé, ces informations ne sont pas utilisables pour le guidage du pointage du membre ipsilatéral. L'interprétation d'un tel déficit reste encore conjecturale.

## V. — ROLE DES INFORMATIONS PROPRIOCEPTIVES D'ORIGINE MUSCULAIRE ET ARTICULAIRE

Elles peuvent intervenir à un double titre dans la programmation et l'exécution du geste de pointage : soit connue information statéssthésique définissant les positions initiales et finales de la tête et des membres dans le référentiel postural soit comme information kinesthésique dans la définition des caractéristiques de la trajectoire elle-même.

Trois ordres de données expérimentales peuvent ici être invoqués : celles qui se rapportent aux conséquences d'une désafférentation du membre actif, celles qui relèvent de l'étude des adaptations consécutives à la déviation prismatique du champ visuel et celles qui concernent l'étude des mécanismes de calibration spatiale articulaire.

**Les expériences de désafférentation.** — Taub et coll. (1975) ont analysé la précision d'une performance de pointage manuel d'une cible visuelle chez quatre singes ayant subi une section des racines dorsales depuis le niveau de la deuxième vertèbre cervicale jusqu'à celui de la troisième vertèbre thoracique. Cette intervention prive les membres supérieurs de toute sensibilité, mais elle préserve les informations concernant la position de la tête sur le tronc. Comparant les performances des quatre animaux opérés un an après l'intervention à celles de quatre singes normaux, les auteurs ont montré que tous les animaux apprennent à guider visuellement leur main vers des cibles visuelles soit en boucle intégrale, soit en ne disposant que de la vision de la phase terminale du geste, soit encore en boucle ouverte.

Toutefois si les performances des animaux désafférentés, en boucle ouverte, sont plus dispersées que celles des animaux de contrôle, l'erreur constante moyenne reste sensiblement la même. On retiendra aussi que cette dispersion reste généralement à l'intérieur d'un cône de 13°.

Ces résultats tendraient donc à montrer que les informations proprioceptives ne sont pas indispensables à la programmation correcte d'une performance de pointage. En l'absence des mécanismes visuels de correction terminale toutefois les réponses sont plus dispersées chez les animaux

opérés, ce qui semble indiquer l'intervention chez ces derniers d'un facteur supplémentaire d'imprécision dans la définition ou dans l'exécution du programme.

On peut évoquer ici le problème du calibrage de la position initiale du membre actif dans le calcul de la trajectoire de projection du membre.

Taub écrit à ce sujet : « Observations indicate that the deafferents developed what can be described as « behavioral methods » for estimating limb position ». Deux des animaux désafférentés semblent adopter une position de référence stable au début de chaque essai : « The head, eyes, body were oriented towards the target with a rapid jerk and this movement normally brought the forelimb into a similar posture each time ». Une autre curieuse stratégie, adoptée par l'un des quatre singes opérés, est décrite comme « a rapid retraction of the arm into contact with the torso at the beginning of a trial, thereby locating the upper portion of the deafferented extremity on the body wall where somatic sensation was intact ».

La qualité de la performance semble donc dépendre non seulement de la précision du codage spatial de l'information visuelle sur la position de la cible mais aussi de la localisation des informations proprioceptives sur la position initiale du membre par rapport au corps.

Le rôle du calibrage de la position de la tête sur le corps se trouve également posé notamment par le jeu des informations articulaires et musculaires en provenance des vertèbres cervicales et des muscles de la nuque.

On peut ici évoquer les observations déjà anciennes de Cohen (1961) sur les conséquences d'une anesthésie ou d'une section chirurgicale des racines dorsales en C1, C2 et C3 qui supprime les informations proprioceptives sur la position de la tête par rapport au tronc. Les animaux opérés présentent des désordres ataxiques importants intéressant l'équilibre, la position ou le saut mais aussi le transport du membre vers des objectifs visuels. Cohen écrit à ce sujet : « The inability of the animals to locate accurately in space a point upon which they had fixed their gaze was often illustrated during climbing of the pegboard or in eating small pieces of food from the door. It was common to see an animal reach for a peg or a morsel of food at which it was staring and miss completely with his hand ».

Une autre précision intéressante de ce travail concerne la faible incidence sur les performances de l'animal d'une désinsertion chirurgicale des muscles oculaires supprimant les réafférences proprioceptives originaires de la musculature extrinsèque de l'œil.

En conclusion, ces données tendent donc à confirmer le caractère balistique de la trajectoire du mouvement de saisie et la possibilité d'une programmation correcte de cette trajectoire en boucle ouverte totale (sans réafférence visuelle, tactile ou proprioceptive) sur la base des données visuelles sur la localisation de la cible et des informations proprioceptives sur les positions initiales relatives de la tête et du bras sur le tronc.

**Les expériences de déplacement prismatique de l'espace.** — Le problème de l'adaptation des réactions de pointage à la déviation prismatique du champ visuel a donné lieu à de nombreux travaux (voir revue de Welch, 1974). Le siège de l'opération recalibrante a été recherché à divers niveaux.

Le choix des conditions expérimentales peut permettre de privilégier l'intervention des divers mécanismes susceptibles d'entrer en jeu. On sait, en particulier, que la vision des mouvements actifs du membre déplacé contribue à une recalibration que l'on a qualifié de « proprioceptive » (Harris, 1963) dans la mesure où elle intéresse le référentiel postural dans lequel la position respective des divers segments mobiles du corps se trouve repérée et qui sert de support à l'élaboration des commandes motrices.

*Le calibrage de la position de l'œil dans la tête* constitue un élément important du problème. On sait que l'œil est dépourvu d'informations sensorielles précises sur sa position dans l'orbite et que les afférences d'origine musculaire ne sont pas aptes à fournir ce calibrage. On a évoqué ici le rôle joué par la commande efférente elle-même. Compte tenu de l'absence de contraintes mécaniques imprévisibles, la commande du mouvement suffit à définir la position finale atteinte par l'œil et on peut supposer que la fameuse copie différence de Von Holst et Mittelstaedt peut, dans le cas des mouvements oculaires, constituer un substitut d'informations articulaires sur la position de l'œil dans l'orbite (Paillard, 1971). Ces mouvements sont bien définis dans les régions fovéales et juxtafovéales. Ils le sont beaucoup moins précisément dans les régions extrafovéales. Il semble par ailleurs que cette calibration fasse l'objet d'un développement ontogénétique et bénéficie d'un gain en précision par l'expérience qu'en fait le sujet.

Roll et Brouchon (1976) ont montré, dans notre laboratoire, par une étude ayant porté sur 70 enfants de 5 à 12 ans que la précision du pointage en boucle ouverte, essentiellement liée aux mouvements de la tête chez le jeune enfant, se perfectionne progressivement par affinement de la calibration des positions de l'œil dans la tête. Dans les expériences d'adaptation prismatique également, la recalibration de la position de l'œil dans l'orbite peut intervenir comme un élément de réadaptation des programmes de pointage manuel (Mc Laughlin et coll., 1966; Craske, 1967).

*Le calibrage de la position de la tête sur le tronc* revêt une importance essentielle pour la définition des programmes de transport des membres dans l'espace visuel comme l'ont montré les expériences de désafférentation des vertèbres cervicales et de la musculature nucale (Cohen, 1961), rapportées plus haut.

Cette importance est encore attestée par le gain en précision des performances de pointage en boucle ouverte qui caractérise la situation expérimentale où la tête est libre de ses mouvements lorsqu'on les compare aux performances réalisées dans les conditions où la tête est fixée. Autrement dit même chez l'adulte l'information qui provient du simple calibrage œil-tête est toujours moins précise que celle qui provient d'une addition des informations relatives au calibrage tête-tronc.

Le mouvement de recentrage de la tête sur la direction du regard constituerait donc un important élément paramétrique du calcul de la trajectoire du mouvement de saisie d'un objet visuellement repéré. On sait aussi que, la tête étant centrée, les saccades d'exploration de l'espace visuel à l'intérieur du cône de la vision centrale se font généralement sans mouvements associés de la tête. La dispersion des réactions de pointage en boucle

Ouverte reste effectivement à l'intérieur d'un tel cône sans toutefois s'y distribuer aléatoirement. Ce qui suppose une erreur constante systématique dont l'origine serait à préciser.

*Le calibrage de la position du bras sur le tronc.* Lorsque la tête est maintenue fixée par rapport au tronc, on peut observer, dans les expériences d'adaptation du pointage à la déviation prismatique, une recoordination des stratégies de transport du bras qui reste limitée au membre qui a été exposé à la vue lors de la phase d'adaptation (vision du membre actif). Cette adaptation ne se limite pas à l'espace visuel mais se trouve également transférée à l'espace sonore (Harris, 1963) et à l'espace tactile (Craske, 1966) ce qui semble indiquer une recalibration de la position initiale du membre par rapport au référentiel postural, recalibration qui sera prise en compte dans l'élaboration du programme moteur.

*Le calibrage de la position des articulations distales.* — Le bras est un segment articulé et le mouvement de transport met généralement en jeu le mouvement coordonné des articulations de l'épaule, du coude et du poignet. Des travaux de notre laboratoire (Hay et Brouchon, 1972) ont montré que la recalibration du poignet pouvait être obtenue indépendamment de celle du coude et de l'épaule dans les situations d'adaptation prismatique. Une adaptation limitée au coude bénéficie par contre au poignet mais non à l'épaule. Enfin l'adaptation de la seule épaule se généralise aux articulations distales. L'adaptation de la tête sur le tronc, nous l'avons vu, se généralise aux deux bras.

En conclusion, on retiendra surtout de ce type d'analyse que le référentiel de la position de la tête dans l'espace reste basal tant pour l'estimation de la position des yeux par rapport à la tête que pour l'estimation de la position des articulations proximales (épaule). C'est de la précision de ces estimations d'origine proprioceptive que dépend en fin de compte la précision du calcul de trajectoire qui est à la base du programme de transport du membre.

**Les mécanismes de calibration des positions articulaires.** — Utilisant une performance de pointage en direction de la main contralatérale sans contact tactile terminal, nous avons montré (Paillard et Brouchon, 1966) que la précision du pointage dépendait de la nature active ou passive de la mise en position finale du bras-cible. Ces résultats ont depuis été confirmés. En outre, nous avons pu apporter une série d'arguments expérimentaux supportant l'hypothèse d'une contribution des signaux proprioceptifs musculaires et articulaires à cette calibration et plus spécifiquement dans le cas du mouvement actif d'un signal de vitesse d'origine fusoriale (voir Paillard et Brouchon, 1974).

On peut donc penser que la mobilisation active des articulations contribue à la précision du codage de leur position finale. On pourrait de ce fait attribuer le bénéfice qu'apporte la liberté de mouvement de la tête aux performances de pointage à une meilleure calibration de la position de la tête sur le tronc. On pourrait aussi faire l'hypothèse que le pointage de la cible puisse être plus précis s'il est précédé d'un déplacement actif

préalable du bras sur une position initiale de référence. Cette hypothèse fait actuellement l'objet d'une vérification expérimentale dans notre laboratoire.

On peut enfin évoquer le problème du rôle de l'expérience et de l'exercice dans la précision du calibrage articulaire. Il est clair que le champ de mobilisation usuelle d'une articulation doit être mieux calibré que les positions inhabituelles ou peu usuelles des segments.

C'est ainsi que Lloyd et Caldwell (1965) ont montré que la précision avec laquelle un sujet peut reproduire une position déterminée de la jambe sur la cuisse est meilleure dans l'angle habituel d'utilisation de l'articulation du genou que dans les positions extrêmes en flexion.

Il serait évidemment intéressant d'étudier les incidences sur la précision des mouvements de pointage des diverses positions initiales de la tête sur le tronc ou de l'épaule sur le tronc. On peut, dans la même ligne, penser que la précision de la calibration de la position de la tête sur le tronc est meilleure pour la visée de cible proche du plan sagittal et moins bonne pour les positions latérales de la tête sur le tronc. Ce que semblent bien vérifier les données expérimentales (Wyke, 1965).

**Les informations proprioceptives sur le mouvement en cours.** — Les mouvements s'accompagnent d'un changement continu du flux des réafférences proprioceptives articulaire et musculaire qui traduisent les changements de position du membre au cours de son déplacement. La trajectoire du mouvement est ici révélatrice des corrections susceptibles d'intervenir en cours d'exécution du programme. Les psychologues se sont beaucoup intéressés à ce support proprioceptif de la sensation de déplacement, de mouvement du membre. Ils se sont interrogés sur la codabilité de ces informations de vitesse ou de distance parcourue à travers des expériences de reproduction d'un mouvement de vitesse et d'amplitude données (voir Marteniuk et Roy, 1972) et sur les délais nécessaires à la prise en compte d'un feedback proprioceptif dans une correction de trajectoire. En fait la réaction de pointage d'une cible visuelle stable et dans des conditions d'exécution généralement prévisibles quant aux contraintes biomécaniques imposées à l'exécution de la commande, semble pouvoir confier son programme de transport balistique à une opération en boucle totalement ouverte, ne nécessitant pas l'assistance des réafférences proprioceptives pendant son cours. Les expériences de désafférentation de Taub chez le Singe semblent confirmer ce point de vue.

Le mouvement de projection du membre du Singe désafférenté dans une activité de saisie ne semble pas affecté dans sa précision par l'absence des réafférences d'origine proprioceptive. De même les études psychologiques sur la « demande attentionnelle » des diverses phases de l'exécution d'un mouvement inaugurée par Posner et Keele (voir Ells 1973) montrent que « la charge attentionnelle » du système est importante dans la phase préparatoire d'élaboration du programme et dans la phase d'ajustement terminal, mais qu'elle est pratiquement nulle pendant la phase balistique de transport du membre.

Il ressort également de ces études que le codage de la vitesse et de la distance parcourue ne relève pas du même type de traitement central que

le codage de la localisation finale du membre en fin de mouvement (Posner, 1967). L'information sur la localisation est plus précise et plus résistante à l'effacement que l'information sur la distance parcourue.

Cependant, comme nous l'avons souligné à propos des mécanismes de calibration, les caractéristiques cinématiques de la trajectoire et notamment sa décélération en fin de course contribuent à l'émission du signal proprioceptif phasique calibrant de la position finale. Nous avons montré (Paillard et Brouchon, 1974) que la position de la main après un mouvement rapide est mieux localisée qu'après un mouvement lent et que la présence d'une butée mécanique en fin de mouvement contribue également à rendre la localisation finale du membre plus précise. Or c'est généralement la situation rencontrée dans les réactions de pointage vers une cible dont le plan rigide arrête la trajectoire du mouvement en fournissant par là même une information tactile sur l'instant et la localisation du contact avec la surface solide. Cette particularité serait peut-être susceptible de fournir une interprétation des erreurs constantes généralement observées dans les pointages en boucle ouverte. Une erreur systématique d'ajustement de la trajectoire en distance peut entraîner, suivant qu'elle est en sous ou en surestimation, des rencontres avec le panneau cible en des lieux proches de la cible mais présentant une distribution autour d'une erreur constante. Ce point mérite d'être vérifié.

*En conclusion.* — Si les informations kinesthésiques semblent peu nécessaires à l'exécution du mouvement balistique de transport de la main vers une cible visuellement repérée, par contre les informations proprioceptives articulaire et musculaire semblent requises pour une localisation précise des positions relatives des divers segments articulés du squelette. Ces données sur la position initiale du membre doivent être prises en compte, pour l'évaluation des paramètres de la trajectoire de projection au même titre que les informations visuelles sur la localisation de la cible à atteindre. Nous avons noté l'importance de l'articulation tête-tronc dans l'évaluation de la direction de la cible. Le mouvement automatique de centrage de la tête sur la direction du regard constitue un élément essentiel de la calibration spatiale des cibles visuelles par rapport au corps. Enfin la calibration de l'œil dans la tête nécessite une expérience active d'orientation de la tête et des yeux par rapport aux objets de l'environnement. Elle est une acquisition tardive de l'ontogenèse comme de la phylogenèse.

## VI. — ROLE DES INFORMATIONS TACTILES

Le contact tactile marque la fin de la trajectoire du mouvement de projection. On peut s'interroger sur le rôle joué par cette information tactile sur la position de la cible, soit dans le calibrage spatial du programme de transport soit dans l'ajustement terminal correct de la position de la main, notamment en condition de boucle visuelle ouverte.

Il semble en effet que, même en boucle fermée, la possibilité d'un repérage tactile de la cible apporte un bénéfice de précision à la performance de pointage. Beaubaton et Chapuis (1974) ont comparé, chez le Singe commisso-tomisé, la précision des pointages effectués en combinaison œil-main contralatérale ou ipsilatérale dans des situations où la cible visuelle pouvait ou non être repérée tactilement (saillie de la cible sur la surface du panneau).

Les résultats (voir fig. 69) laissent apparaître, chez les sujets commisso-tomisés, une détérioration significative des performances lorsque les réafférences cutanées relatives à la cible sont supprimées. Cet effet, dont la présence en combinaison contralatérale pourrait être attribuée aux conditions d'entraînement ayant privilégié l'indice tactile, est maximal dans la combinaison œil-main ipsilatérale. L'imprécision observée contraste évidemment avec le haut niveau de performance du sujet contrôle dans toutes les conditions expérimentales. La diminution ou la suppression de la capacité d'un guidage visuel du mouvement dans sa phase terminale peut donc

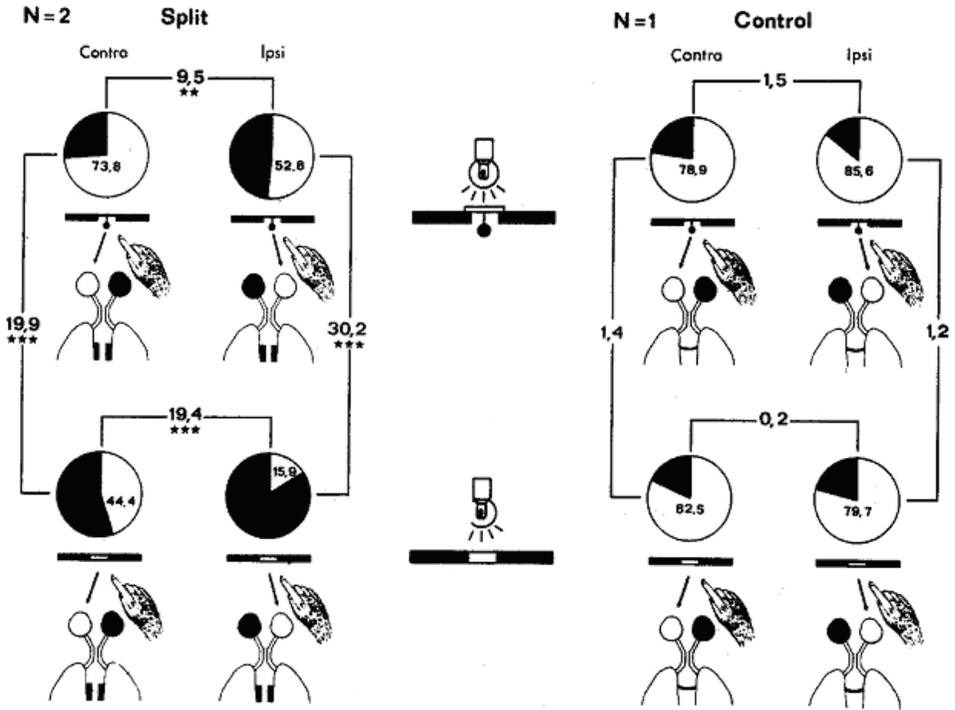


FIG. 69. — Informations tactiles et précision du pointage.

Pourcentages d'essais réussis chez deux sujets commisso-tomisés et à chiasma sectionné et un sujet de contrôle ayant seulement subi la section du chiasma. Les combinaisons œil-main contralatérales et ipsilatérales sont comparées selon que les sujets disposent d'une possibilité de repérage tactile de l'objectif (haut de la figure) ou doivent pointer une cible non repérable tactilement (bas de la figure).

Pour chaque comparaison de pourcentages est indiquée la valeur du test du  $\chi^2$  :

\*\* significatif au seuil de probabilité  $p = .01$

\*\*\* significatif au seuil de probabilité  $p = .001$

Voir commentaires dans le texte.

conduire les sujets à cerveau-dédoublé à exploiter d'autres indices disponibles, et en particulier les indices tactiles: informations qui sont, elles, interprétables par le cortex contralatéral à la main active et par suite susceptibles de guider le geste par la voie des commandes corticospinales directes à destination contralatérale.

L'existence d'une carte tactile de repérage de l'espace du corps ne fait pas de doute : la précision du pointage des propres parties du corps chez l'aveugle-né montre qu'elle est susceptible d'une élaboration indépendante de celle de la carte visuelle. Cette indépendance se retrouve également dans l'atteinte pathologique sélective des repérages dans l'espace visuel extracorporel (ataxie optique) qui préserve le repérage tactile sur le corps et même le repérage visuel de son propre corps.

Rondot décrit un cas d'ataxie optique pure (Rondot et de Recondo, 1974) où la malade ne peut correctement diriger sa main vers les objets qui lui sont présentés dans les hémichamps visuels homonymes gauche mais peut y repérer et saisir avec précision son propre doigt lorsque l'expérimentateur déplace passivement son autre main dans le champ gauche. De même elle pointe avec précision vers les diverses parties de son corps qui lui sont désignées.

On peut citer ici une intéressante expérience de Held et Bauer (1974). Ces auteurs ont exploré chez quatre singes, privés de la vision de leurs membres supérieurs pendant 6 à 10 semaines, les capacités de développement d'une activité de saisie d'un objet de l'espace extracorporel sur la base d'une information purement tactilo-kinesthésique. Quatre animaux sont élevés dans les mêmes conditions mais avec possibilité de voir leur membre. Les conditions générales de restriction sont comparables pour les deux groupes d'animaux élevés en chaise, une plaque translucide ou opaque permettant ou non la vision des membres.

Les animaux sont entraînés à saisir une balle-cible non visible dont la traction déplace une friandise visible de sa position initiale juste au-dessus de la balle jusqu'à portée de la bouche. Les résultats montrent que tous les animaux apprennent rapidement (5 à 10 jours) à diriger correctement la main vers le manipulandum d'un geste balistique précis avec ouverture anticipée des doigts précédant le contact tactile.

La main des animaux doit, bien entendu, être initialement guidée passivement vers la cible. Les animaux contrôles apprennent très rapidement en quelques essais à projeter correctement leur main, en position de saisie, en direction de la cible. Par contre les animaux initialement privés de la vision de leur membre explorent l'espace de manière tâtonnante et présentent même au contact de l'objet des difficultés d'ajustement d'une saisie correcte. Néanmoins dès qu'ils parviennent à réussir correctement la tâche, leurs performances s'améliorent rapidement et deviennent voisines en précision de celles des animaux contrôles.

Les animaux contrôles généralisent très rapidement leur performance dans des directions autres que celles dans lesquelles ils ont été entraînés et transfèrent rapidement leur apprentissage au membre non instruit. Par contre, la performance des animaux initialement privés de la vision de leur membre reste limitée à la direction apprise. Tout changement de position

nécessite un nouvel apprentissage et aucun transfert ne peut être observé à l'autre membre. On peut conclure que la calibration des mouvements du bras dans l'espace visuel (qui nous l'avons vu nécessite une exposition visuelle préalable du membre actif) permet la constitution d'une carte de repérage des contacts tactiles de la main dans l'espace extracorporel. Par contre les animaux privés de cette calibration de leurs mouvements dans l'espace visuel peuvent apprendre kinesthésiquement à retrouver un contact tactile localisé en un point déterminé de l'espace extracorporel mais ne disposant pas de la coordination des espaces de capture visuel et tactile kinesthésique (J. Paillard, 1971), ne peuvent ajuster un mouvement correct vers d'autres points de l'espace désignés par des cibles visuelles.

On retiendra essentiellement de ces résultats que l'indice tactile calibré dans l'espace visuel par le jeu de la vision des mouvements actifs peut, en lui-même, devenir un indice utile au codage spatial de la programmation du mouvement de saisie.

Soulignons enfin que la calibration spatiale des informations tactiles et leur utilisation comme cible dans une épreuve de pointage aveugle bénéficie, comme il a été montré dans notre laboratoire, des conditions d'un toucher actif qui donne lieu à un pointage systématiquement plus précis que les conditions d'un contact passif. Brouchon et Hay (1972) ont par ailleurs montré que l'indice tactile dans une épreuve de pointage à base purement kinesthésique n'améliore la précision du pointage que si la stimulation tactile est contemporaine de l'exécution du mouvement lui-même et de son arrêt. Elle n'améliore plus la performance si elle est distribuée après l'arrêt du mouvement.

Il est clair cependant que cette information calibrante de la position terminale du membre déplacé n'est disponible qu'une fois l'acte exécuté et qu'elle ne peut influencer sur la précision de l'acte suivant qu'en fonction de la trace que le système peut en garder. Il serait intéressant de ce point de vue d'analyser systématiquement l'influence du délai séparant deux pointages successifs pour apprécier le degré de permanence d'une telle trace.

Le surentraînement d'une réaction de pointage en direction d'une cible stable peut favoriser une certaine stéréotypie de la trajectoire de projection du membre. Elle s'accompagne généralement d'une amélioration de la précision avec réduction de la dispersion même en boucle ouverte. On peut s'interroger sur le rôle de l'information tactile sur le contact terminal dans l'établissement de cette stéréotypie d'exécution du programme moteur.

Nous avons incidemment constaté qu'un de nos Singes surentraîné au pointage d'une cible visuelle stable pourvue d'un bouton métallique en relief et fournissant par conséquent à l'animal un signal tactile précis de la position finale de son membre, s'était trouvé désorienté par un léger déplacement du panneau de pointage se traduisant par un décalage de la cible visuelle vers le haut. L'animal pointait en réponse au signal lumineux à l'ancienne place où l'absence d'indice tactile créait alors son désarroi. On peut faire l'hypothèse que le signal lumineux avait, ici, perdu sa valeur localisatrice pour ne garder que sa valeur de signal de déclenchement et

que c'est l'indice tactile qui était devenu le signal localisateur pour l'activité de pointage automatisée.

En dehors du rôle des informations cutanées dans le calibrage spatial de la position du membre on doit, aussi prendre en considération leur rôle dans les ajustements terminaux au voisinage de l'objectif. Les stratégies de recherches d'un indice tactile, lorsqu'il existe, peuvent suppléer les corrections visuelles défailtantes ou expérimentalement exclues dans les pointages en boucle ouverte.

Cette suppléance tactile a été invoquée par certains auteurs (Gazzaniga 1970; Brinkman et Kuypers, 1973; Keating, 1973). Elle peut dans une large mesure expliquer les divergences et lever les contradictions qui s'expriment dans les nombreux travaux consacrés à l'étude des déficits visuomoteurs consécutifs à une commissurotomie chez l'animal ou à une disconnexion interhémisphérique chez l'Homme (voir Paillard et Beaubaton, 1975).

Il serait intéressant, de ce point de vue, de tenter de dissocier, dans le déficit spectaculaire observé chez le Singe par Haaxma et Kuypers (1974) après séparation chirurgicale entre les aires occipitales et les régions antérieures du cortex, la part qui revient aux difficultés du guidage visuel de la motricité digitale qu'invoque les auteurs à celle qui pourrait relever du conflit né de l'introduction d'informations tactiles de positionnement non pertinentes associé à un déficit de la prédisposition de la griffe de préhension (Paillard et Beaubaton, 1975). Les animaux ont, en effet, à positionner correctement la pince pouce-index dans une rainure d'orientation variable pour en extraire la récompense, mais la présence des rainures adjacentes sollicite un guidage tactile terminal défectueux créant pour l'animal une source de confusion. On peut estimer, en effet, que l'animal privé de l'assistance des mécanismes de correction visuelle terminale tend à accorder aux informations tactiles un rôle plus important (Beaubaton et Chapuis, 1974).

*En conclusion.* — Les informations nées du contact tactile avec la cible sont susceptibles d'une calibration spatiale. Elles peuvent de ce fait contribuer à réajuster le programme de projection du membre. Elles peuvent également lorsqu'elles sont présentes, suppléer l'absence d'indices visuels de correction terminale de la trajectoire et contribuer à sa précision. Elles peuvent aussi détériorer la performance lorsqu'elles fournissent des indices tactiles non pertinents. On notera, d'une manière générale, la priorité de traitement donnée aux informations tactiles sur les informations visuelles dans le guidage des activités digitales d'exploration au contact de l'objet.

## VII. — LES STRUCTURES NERVEUSES IMPLIQUÉES

Le problème du support nerveux des coordinations visuomotrices et des mécanismes du guidage visuel du mouvement a donné lieu à une abondante littérature au cours des dernières décades.

Les conséquences de lésions portées en diverses régions du système nerveux central restent toutefois difficiles d'interprétation (voir Paillard et Beaubaton, 1975). Outre les difficultés liées aux différences entre espèces et aux processus de récupération fonctionnelle consécutifs aux exclusions chirurgicales localisées, c'est aussi la variété et souvent l'imprécision des tests comportementaux utilisés par les différents auteurs qui rendent malaisées les comparaisons de leurs résultats.

Mais les données neuroanatomiques sur la distribution des afférences visuelles aux divers étages du névraxe, celles qui concernent l'organisation des commandes motrices des mouvements des yeux, de la tête et des membres et les acquisitions dues à l'introduction récente des analyses d'activité unitaire sur l'animal non anesthésié et libre de ses mouvements ouvrent de nouvelles perspectives d'interprétation et orientent les travaux actuels. Nous ne pouvons prétendre en faire ici l'inventaire.

Nous retiendrons simplement quelques jalons susceptibles d'orienter l'identification des mécanismes nerveux qui sous-tendent le geste de pointage d'une cible visuelle.

1° Nous noterons tout d'abord sur le *versant afférent* la distinction qui semble s'imposer entre une vision centrale et une vision périphérique dont les mécanismes d'intervention et les fonctions apparaissent distincts.

La vision centrale est associée au système d'analyse corticale et aux voies de projection géniculostriée. Elle est responsable, sous le contrôle des structures frontales, des fonctions d'ancrage positionnel de la fovéa sur la cible, fonctions qui s'expriment par les voies cortico-colliculaires. Elle est principalement au service des fonctions d'analyse et d'identification perceptive des propriétés des objets. Elle interviendrait dans la correction terminale du mouvement de pointage par détection des positions relatives de la main et de la cible, au moment où la trajectoire du mouvement entre dans le cône de la vision centrale (10-15°). Elle intervient également dans la poursuite manuelle d'une cible mobile. On retiendra qu'une ablation étendue des régions du cortex strié et parastrié laisse persister la possibilité d'un repérage des cibles dans le champ visuel et d'une projection correcte de la main en direction de ces cibles (Humphrey et Weiskrantz, 1967).

*La vision périphérique* est impliquée dans les fonctions de détection et d'alerte déclenchatrice des réactions de capture fovéale accompagnées généralement d'un mouvement de recentrage de la tête. Elle emprunte les voies de projection rétino-tectales. Elle serait à la base du repérage spatial des cibles visuelles par rapport au référentiel postural en étroite coordination avec les informations proprioceptives d'origine vestibulaire et d'origine cervicale.

Si la vision centrale grâce à son mécanisme d'ancrage fovéal a pu être qualifiée *d'égo-centrique* du fait qu'elle réfère la direction du regard à la position de la tête et du corps propre, par contre la vision périphérique fonctionne comme un système *exocentrique* capable de référer les mouvements du corps par rapport aux repères stables de l'espace physique (Brandt et coll., 1973). Les travaux récents (Lee et Lishman, 1974) insistent

sur la fonction « kinesthésique » de la vision périphérique, notamment au service du maintien de l'équilibre du corps. On peut aussi, comme nous l'avons vu, s'interroger sur le rôle qu'elle peut assumer dans le contrôle de la trajectoire des mouvements actifs du corps ou de ses segments référencés aux repères stables de l'espace physique environnant.

2° Sur le *versant efférent* c'est ensuite la distinction nécessaire entre une motricité manuo-digitale au service des activités de préhension et une activité posturo-cinétique de transport de l'organe de capture manuelle vers l'objet visuellement repéré.

La première est associée au développement des aires corticales de commande de la motricité digitale sous le contrôle direct des afférences tactilo-articulaires des aires de projection somesthésique. Elle s'exprime par les voies cortico-spinales directes du faisceau pyramidal croisé latéral dont le développement phylogénétique accompagne le perfectionnement progressif de l'instrument de capture et de préhension que constitue la main. Elle reste largement indépendante des contraintes posturales antigravitaires.

La seconde concerne le développement des systèmes de contrôle indépendants des mouvements de l'épaule et du bras au service du transport de la main dans l'espace de préhension. Elle s'exprime par les voies cortico-spinales indirectes, latérale et ventrale, contrôlant la motricité proximale et axiale des membres (Kuypers, 1973).

Elles sont étroitement dépendantes des régulations posturales associées.

Les structures striaires, avec leur projection pallidale sur les structures mésencéphaliques et sur le noyau ventrolatéral, semblent directement impliquées dans les fonctions d'ancrage et de désancrage postural de la position du membre. Elles sont au service des activités visuellement dirigées dans l'espace.

A ces deux systèmes efférents sont associées des boucles cérébro-cérébello-corticales distinctes. Ces boucles empruntent respectivement le noyau interposé pour les contrôles des segments distaux et le noyau dentelé pour les contrôles des segments proximaux. Leurs projections distinctes sur le cortex moteur après relais dans le noyau ventrolatéral du thalamus sont bien identifiées. Elles correspondent respectivement aux aires de la main et aux aires de l'épaule et du bras (Angaut, 1973; Massion et Rispal-Padel, 1972).

3° S'agissant des structures impliquées dans *l'association des secteurs afférents et efférents* au service du guidage visuel de la réaction de pointage on peut, semble-t-il, considérer les connexions intracorticales associant les aires visuelles et les aires motrices (Keating, 1973) comme non prépondérantes dans les contrôles de la motricité proximale de transport du membre. Elles pourraient par contre intervenir dans le contrôle des activités fines de manipulation digitale (Haaxma et Kuypers, 1974).

On sait à la suite des travaux récents sur les activités unitaires des *aires pariétales 5 et 7* chez le Singe (Hyvärinen et Poranen, 1974; Mountcastle et coll., 1975; Hyvärinen, ce volume) qu'il existe dans ces régions des neurones dont l'activité est spécifiquement associée aux mouvements du bras vers

une cible visuelle. Ces neurones baptisés « neurones de projection » sont selon Hyvärinen et coll. (1974) spécifiques de la localisation de la cible. Les cibles situées en dehors du champ de préhension ne les activent pas. D'autre part, selon Mountcastle et coll. (1975) « The pattern of projection neurons is independant of the particular spatial trajectory of the arm toward the target ». Ils diffèrent donc de ce point de vue des neurones du cortex moteur précentral strictement liés dans leur activité à la configuration des muscles activés.

Il est intéressant de noter que l'activité de ces neurones de projection semble cesser juste avant le contact avec la cible (20-50 ms). Elle coïncide avec la trajectoire balistique du mouvement et non avec la phase d'ajustement terminal qui n'a pas spécialement été étudié par les auteurs précités. On notera enfin que la phase de préhension palpatoire donne lieu à l'identification de « neurones de manipulation » seulement activés lors du contact tactilo-exploratoire de la main avec l'objet saisi. On doit aussi préciser que cette même région contient des neurones spécifiques des opérations de capture oculaire avec des neurones de fixation et des neurones de poursuite différenciés d'après leur fonction.

On retiendra que ces régions pariétales semblent contenir les éléments d'une véritable carte spatiale de localisation dans l'espace visuel de préhension contralatéral. Elles sont alimentées par les afférences originaires du cortex visuel, du pulvinar (où se projettent les informations d'origine tectale) et des noyaux intralaminaires du thalamus. Ces structures pariétales projettent elles-mêmes sur les aires motrices frontales, sur le noyau caudé, et en abondance sur les relais politiques des informations qui, par la voie des fibres moussues, gagnent le cortex néocérébelleux (Allen et Tsukahara, 1974).

Quant aux *régions frontales*, elles tiennent sous leur dépendance les mécanismes de fixation fovéale impliquant les aires visuelles du cortex occipital. Elles contrôlent également les structures striaires posturo-cinétiques impliquées dans les régulations du mouvement, les structures colliculaires impliquées dans le contrôle de la position de la tête et des yeux et les structures ponto-mésencéphaliques intervenant dans le contrôle de la motricité oculaire (voir Jeannerod, 1972). Les structures frontales peuvent apparaître comme les instruments du contrôle intentionnel des mécanismes de capture visuelle et manuelle. La lésion de ces régions conduit à la fixation visuelle forcée ou au grasping manuel. Ces mêmes régions qui semblent permettre le jeu des opérations d'exploration visuelle de la vision centrale et peut-être de leur planification pourraient aussi jouer un rôle similaire dans l'exploration manuelle. De la même manière il serait tentant de les voir associées, en étroite connexion avec les structures striaires, au jeu du remaniement intentionnel des stabilisations posturales nécessaires au déclenchement des mouvements orientés de la tête, du corps et des membres en direction des sources visuelles.

Kubota et coll. (1974) ont identifié dans les régions frontales des unités dites visuokinétiques ne répondant qu'à l'association d'un signal visuel et d'une réponse motrice et non au signal visuel seul ou à la réponse motrice seule. Sakai (1974) a délimité la région dorsolatérale du cortex préfrontal

où de telles unités sont recueillies. Ces unités toutefois ne semblent pas spécifiques de la localisation de la cible. Elles sembleraient plus caractéristiques de la période d'attente du stimulus. Sakai évoque à leur propos la notion « d'expectancy unit ».

Fuster (1973) a décrit dans ces mêmes régions une activité soutenue de certaines neurones au cours de la réaction différée. Il émet l'hypothèse qu'une fonction de mémoire à court terme pourrait se trouver reflétée, dans cette activité spécifique. Cette activité, en fait, semble suivre un décours très similaire à celui des ondes lentes, négatives contingentes de la préparation d'un mouvement, observables en électroencéphalographie dans ces mêmes régions frontales et sur la signification fonctionnelle desquelles de nombreuses hypothèses ont été formulées (Tecce, 1972). L'attente du stimulus, lors du délai impose entre l'appui initial de l'animal sur un levier de départ et l'apparition du signal à réagir, s'accompagne, comme on le sait, de la mobilisation des processus préparatoires (voir l'article de Requin dans ce volume).

Les conséquences des lésions respectives des aires frontales et des aires pariétales incitent à localiser dans ces régions le contrôle de fonctions différenciées : déficit des composantes spatiales de l'action dans les régions pariétales, atteinte des composantes temporelles de l'incitation dans les régions frontales. L'ataxie optique d'une part et l'échec de la réaction différée par exemple illustre caricaturalement les deux volets pariéaux et frontaux des contrôles moteurs intervenant dans la régulation visuomotrice. De ce point de vue cependant on doit signaler l'intéressante distinction apportée par les travaux récents de Pohl (1973) sur les conséquences comparées d'une lésion des régions frontales, pariétales et temporales chez le Singe soumis à des tâches de discrimination spatiale. Les atteintes frontales toucheraient plus spécifiquement la capacité de repérer la place des objets par rapport au corps (localisation égocentrique), alors que les lésions pariétales affecteraient principalement la capacité de repérer la position relative de deux objets (localisation dite allocentrique par l'auteur). Les lésions temporales s'accompagneraient par contre, et comme il était prévisible, d'un déficit de l'identification des objets d'après leur forme.

Nous rappelons à ce sujet que des expériences de notre laboratoire (Beaubaton et coll., 1970) avaient montré que la section des commissures callosales restreint l'apprentissage d'une discrimination de forme à l'hémisphère voyant, alors que celui d'une discrimination de place est immédiatement transféré à l'autre hémisphère; ce qui nous avait conduit à rechercher un siège sous-cortical à ces opérations.

Nombreux sont enfin les travaux neurophysiologiques récents sur les performances de l'animal éveillé, libre de ses mouvements, qui introduisent la notion de distribution de l'attention. Les unités visuokinétiques (Kubota et coll., 1974) des régions frontales, les unités de « projection » et de « manipulation » des régions pariétales (Mountcastle et coll., 1975), les unités visuelles des régions superficielles du colliculus (Wurtz et Mohler, 1974) semblent voir leur activité dépendante de l'orientation de l'intérêt de l'animal pour la cible visuelle repérée. Cet éveil de l'attention nécessite le préalable des fonctions d'identification et de

reconnaissance de l'objet-cible en relation avec la signification attractive que revêt la stimulation pour l'organisme. Doit-on de ce point de vue évoquer les nombreux faits expérimentaux accumulés sur le rôle des structures intralaminaires du thalamus (voir Schlag et coll., 1974). Ces structures projettent sur les noyaux moteurs du thalamus (VL), sur le noyau caudé, sur le cortex associatif pariétal et sur le cortex frontal. Elles se nourrissent du flux des actions dynamogènes des systèmes réticulaires ascendants dont le rôle dans les fonctions de vigilance n'est plus contesté. Elle voit leur activité modulée en retour par la plupart des grands secteurs de l'activité corticale. Cette hypothèse d'un rôle privilégié de ces secteurs centraux du diencephale dans la prise de conscience perceptive et dans l'initiative de l'action rejoindrait une conception ancienne, autrefois formulée avec vigueur par Penfield (1954) sur le rôle intégrateur et unificateur du centrencéphale.

*En conclusion.* — Cette vue d'ensemble semble actuellement la plus compatible avec la masse des données accumulées tant en ce qui concerne les relations hodologiques entre ces structures, que les résultats de l'expérimentation neurophysiologique animale. Elle n'est cependant susceptible d'éclairer valablement la physiopathologie des troubles visuomoteurs chez l'Homme que si elle s'assortit d'un effort systématique de clarification des opérations fonctionnelles qui sont à la base de comportements simples standardisables et codifiables en termes de variables contrôlées. La réaction de pointage semble offrir de ce point de vue un modèle d'analyse prometteur dans la mesure où il permet, par la diversification des approches expérimentales, une distinction des fonctions de repérage spatial, de programmation d'une activité dirigée, d'exécution libre ou assistée de cette activité avec la possibilité de faire la part des informations kinesthésiques tactiles ou proprement visuelles dans la précision de la performance. Cette analyse peut se compléter d'une analyse des caractéristiques temporospatiales de la trajectoire et à travers elles des éléments du codage nerveux des commandes motrices (Paillard, 1976). Elle appelle aussi des études parallèles sur les activités de pointage de cible mobile et une extension comparative au domaine de l'espace sonore et de l'espace tactile. Elle doit également se prolonger dans une analyse plus systématique du guidage visuo-tactile des activités de saisie et d'exploration des objets par la main.

Cette analyse débouche enfin sur les études comparatives, phylogénétique et ontogénétique, du rôle de ces fonctions de capture dans l'organisation de l'espace sensorimoteur chez l'animal et chez l'Homme, abordées dans cette étude, mais dont les développements récents ouvrent des perspectives d'un stimulant intérêt (Paillard 1971; 1974).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (C.I.), TSUKAHARA (N.). — Cerebello-cerebellar communications Systems. *Physiological Review*, 1974, 54, 957-1006.
- ANGAUT (P.). — Bases anatomo-fonctionnelles des interrelations cérébello-cérébrales. *Journal de Physiologie, Paris*, 1973, 67, 53A-116A.

- ANNETT (J.), GALBY (C.W.), KAY (H.). — The measurement of elements in an assembly task. The information output of the human motor System. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1958, 10, 1-11.
- BEAUBATON (D.), BUTLER (C.R.), REQUIN (J.). — Effect of the preparatory period on sequentially arranged reaction-time and movement-time in monkey, 1976 (sous presse).
- BEAUBATON (D.), CHAPUIS (N.). — Rôle des informations tactiles dans la précision du pointage chez le Singe « split-brain ». *Neuropsychologia*, 1974, 12, 151-155.
- BEAUBATON (D.), CHAPUIS (N.). — Champ visuel monoculaire ou binoculaire et précision du pointage chez le Singe « split-brain ». *Neuropsychologia*, 1975, 13, 369-372.
- BEAUBATON (D.), NYSENBAUM-REQUIN (S.), PAILLARD (J.). — Étude du transfert inter-hémisphérique de l'analyse de la forme ou de la fonction du signal chez le Singe à cerveau dédoublé. *Journal de Physiologie*, Paris, 1970, 62, supp. 3, 343.
- BEAUBATON (D.), REQUIN (J.). — Intégration interhémisphérique de la probabilité conditionnelle du signal d'exécution dans une situation de TR, résultats préliminaires chez le Singe « split-brain ». *Psychologie Française*, 1972, 17, 165-174.
- BEAUBATON (D.), REQUIN (J.). — The time course of preparatory processes in split-brain monkeys performing a variable foreperiod reaction time task. *Physiology and Behavior*, 1973, 10, 725-730.
- BEGGS (W.D.A.), HOWARTH (C.I.). — The movement of the hand towards a target. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1972a, 24, 448-453.
- BEGGS (W.D.A.), HOWARTH (C.I.). — The accuracy of aiming at a target: some further evidence for intermittent control. *Acta Psychologica*, 1972b.
- BERTHOZ (A.). — Oculomotricité et proprioception. *Revue d'Electroencéphalographie et de Neurophysiologie Clinique*, 1974, 4, 569-586.
- BERTHOZ (A.), JEANNEROD (M.), VITAL-DURAND (F.), OLIVERAS (J.L.). — L'expérience visuelle est-elle nécessaire à la maturation du contrôle vestibulaire du mouvement des yeux? *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (Paris), 1975. 280, 1805-1808.
- BISHOP (P.O.), HENRY (G.H.). — Spatial vision. *Animal Review of Psychology*, 1971, 22, 119-160.
- BRANDT (T.), DICHGANS (J.) KOENIG (E.). — Differential effects of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception. *Experimental Brain Research*, 1973, 16, 476-491.
- BRINKMAN (J.), KUYPERS (H.G.J.M.). — Cerebral control of contralateral and ipsilateral arm, hand and finger movements in the split-brain rhesus monkey. *Brain*, 1973, 96, 653-674.
- BROOKS (V.B.). — Role of cerebellum and basal ganglia in initiation and control of movements. *Journal Canadien des Sciences Neurologiques*, 1975, 2, 265-277.
- BROUCHON (M.), HAY (L.). — Analyse des interférences entre les informations proprioceptives et cutanées dans l'appréciation des positions du corps propre. *Psychologie Française*, 1972, 17, 135-144.
- CLOTTE (A.). — Prélèvement des coordonnées X-Y du premier point d'un plan touché du bout du doigt. *Electronique et Electromécanique appliquées à la Physiologie*, 1969, 6, 26-28.
- COHEN (L.A.). — Role of eye and neck proprioceptive mechanisms in body orientation and motor coordination. *Journal of Neurophysiology*, 1961, 24, 1-11.
- CONTI (P.). — Informations visuelles et contrôle du mouvement : étude expérimentale de la précision du pointage chez l'Homme. Mémoire de D.E.A. Sciences du Comportement, U.E.R. de Luminy, Aix-Marseille, 1974.
- CONTI (P.), BEAUBATON (D.). — Utilisation des informations visuelles dans le contrôle du mouvement : étude de la précision des pointages chez l'Homme. *Travail humain* 1976, 39, 19-32.
- CRASKE (B.). — Change in transfer function of joint receptor output. *Nature*, 1966, 210, 764-765.
- CRASKE (B.). — Adaptation to prism: change in internally registered eye-position. *British Journal of Psychology*, 1967, 58, 329-335.

- ELLS (J.C.) - — Analysis of temporal and attentional aspects of movement control. *Journal of Experimental Psychology*, 1973, 99, 10-21.
- EPSTEIN (W.), DAVIESS (N.). — Modification of depth judgement following exposures to magnification of unocular image: are changes in perceived absolute distance and registered direction of gaze involved? *Perception and Psychophysics*, 1972, 21, 315-317.
- FESTINGER (I.), CANON (I.K.). — Information about spatial location based on knowledge about efferece. *Psychological Review*, 1965, 72, 373-384.
- FIORI (N.), SEMJEN (A.), REQUIN (J.). — Analyse chronométrique du pattern préparatoire à un mouvement spatialement orienté; résultats préliminaires. *Travail humain*, 1974, 37, 229-247.
- FITTS (P.M.). — The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 1954, 47, 331-391.
- FUSTER (J.M.). — Unit activity in prefrontal cortex during delayed-response performance: neural correlation of transient memory. *Journal of Neurophysiology*, 1973, 36, 67-78.
- GAZZANIGA (M.S.). — *The bisected brain*. 1970. New York: Appleton-Century-Crofts.
- GIBSON (J.J.). — Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *British Journal of Psychology*, 1958, 49, 182-194.
- GIBSON (J.J.). — *Principles of perceptual learning and development*. 1969. New York: Appleton-Century-Crofts.
- HAAXMA (R.), KUYPERS (H.G.J.M.). — Intrahemispheric cortical connexions and visual guidance of hand and finger movements in the rhesus monkey. *Brain*, 1975, 98, 239-260.
- HARRIS (C.S.). — Adaptation to displaced vision. Visual, motor or PROPRIOCEPTIVE change. *Science*, 1963, 140, 812-813.
- HAY (L.), BROUCHON (M.). — Analyse de la réorganisation des coordinations visuo-motrices chez l'Homme. *L'Année Psychologique*, 1972, 1, 25-38.
- HEIN (A.), HELD (R.). — Dissociation of the visual placing response into elicited and guided components. *Science*, 1967, 158, 390-392.
- HELD (R.), BAUER (A.). — Development of sensorially-guided reaching in infant monkeys. *Brain Research*, 1974, 72, 267-271.
- HELD (R.), HEIN (A.). — Movement-produced stimulation in the development of visually guided behaviour. *Journal of Comparative physiology and Psychology*, 56, 872-876.
- HYVARINEN (J.), PORANEN (A.). — Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys. *Brain*, 1974, 97, 673-692.
- HOLST (E. von), MITTELSTAEDT (H.). — Das Reafferenz princip. *Naturwissenschaft*, 1950, 34, 464-476.
- HOWARTH (C.I.), BEGGS (W.D.A.), BOWDEN (J.). — The relationship between speed and accuracy of movement aimed at a target. *Acta Psychologica*, 1971, 35, 207-218.
- HUMPHREY (N.K.), WEISKRANTZ (L.). — Vision in monkeys after removal of the striate cortex. *Nature*, 1967, 215, 595-597.
- JEANNEROD (M.). — Rôle du cortex frontal dans la motricité oculaire. *Revue d'Oto-Neuro-Ophthalmologie*, 1972, 44, 187-203.
- KEATING (E.G.). — Loss of visual control of the forelimb after interruption of cortical pathway. *Experimental Neurology*, 1973, 41, 635-648.
- KEELE (S.W.). — Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, 1968, 70, 387-403.
- KEELE (S.W.), POSNER (M.I.). — Processing of visual feedback in rapid movements. *Journal of Experimental Psychology*, 1968, 77, 155-158.
- KLAPP (S.T.). — Feedback versus motor programming in the control of aimed movements. *Journal of Experimental Psychology*, 1975, 104, 147-153.
- KUBOTA (K.), IWAMOTO (T.), SUZUKI (H.). — Visuokinetic activities of primate prefrontal neurons during delayed response performance. *Journal of Neurophysiology*, 1974, 371, 1197-1212.
- KUYPERS (H.G.J.M.). — The anatomical organization of the descending pathways and their contribution to motor control especially in primates. In: Desmedt, J. (Ed.): *New development in Electromyography and clinical Neurophysiology*. Basel, Karger, 1973, 3, 38-68.

- LEE (D.N.), LISHMAN (J.R.) — Visual proprioceptive control of stance. *Journal of Human Movement Study*, 1975, 1, 87-95.
- LESTIENNE (F.). — Programme moteur et mécanismes de l'arrêt d'un mouvement monoarticulaire. *Thèse Doctorat ès Sciences, Faculté des Sciences de Lille*, 1974, 200 p.
- LISHMAN (J.R.), LEE (D.N.). — The autonomy of visual kinaesthesia. *Perception*, 1973, 12, 287-294.
- LLOYD (A.), CALDWELL (L.S.). — Accuracy of active and passive positioning of the leg on the basis of kinesthetic cues. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 1965, 60, 102-106.
- McLAUGHLIN (S.C.), RIFKIN (K.I.), WEBSTER (R.). — Oculomotor adaptation to wedge prisms with no part of the body seen. *Perception and Psychophysics*, 1966, 1, 452-458.
- MARTENIUK (R.G.), ROY (E.A.). — The codability of kinesthetic location and distance information. *Acta Psychologica*, 1972, 36, 471-479.
- MASSION (J.), RISPAL -PADEL (L.). — Spatial organization of the cerebello-thalamo- cortical pathway. *Brain Research*, 1972, 40, 61-65.
- MOUNTCASTLE (V.B.), LYNCH (J.C.), GEORGOPOULOS (A.), SAKATA (H.), ACUNA (C.). — Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology*, 1975, 38, 871-908.
- NYSENBAUM-REQUIN (S.), TREVARTHEN (C.), POTAU (X.). — Analyse des composantes d'incitation et d'exécution d'une performance de pointage visuel chez le Singe à cerveau-dédouble. *Journal de Physiologie (Paris)* 1968, 60, 504.
- PAILLARD (J.). — The patterning of skilled movement. In: J. Field. *Handbook of Physiology, Neurophysiology, III*, Washington: American Physiological Society, 1960, 67, 1679-1708.
- PAILLARD (J.). — Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Cahiers de Psychologie*, 1971, 14, 261-316.
- PAILLARD (J.). — Le traitement des informations spatiales. In « *De l'espace corporel à l'espace écologique* 1974, Paris, P.U.F., 7-54.
- PAILLARD (J.). — Le codage nerveux des commandes motrices. *Journal d'Electroencéphalographie et de Neurophysiologie clinique*, 1976 (sous presse).
- PAILLARD (J.). — Tonus, posture et mouvement. In Kayser Ch. (Lid.) *Traité de Physiologie*, tome III, ch. 6, 3<sup>e</sup> éd. 1976, Paris, Flammarion.
- PAILLARD (J.), BEAUBATON (D.). — Problèmes posés par le contrôle visuel de la motricité proximale et distale après disconnexion hémisphérique chez le Singe. P. 137-171. In : *Les syndromes de disconnexion calleuse chez l'Homme*. Scholt, B., Michel, F., (Eds.), 1975. Lyon.
- PAILLARD (J.), BEAUBATON (D.). — Triggered and guided components of visual reaching: their dissociation in split-brain studies, p. 333-347. In: *Motor System: Neuro-psychology and muscle mechanism*, Shahani M. (Ed.). Amsterdam: Elsevier. 1976.
- PAILLARD (J.), BROUCHON (M.). — A proprioceptive contribution to the spatial encoding of position cues for ballistic movements. *Brain Research*, 1974, 71, 273-284.
- PENFIELD (W.). — Mechanisms of voluntary movement. *Brain*, 1954, 77, 1-17.
- POHL (W.). — Dissociation of spatial discrimination deficits following frontal and parietal lesions in monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1973, 82, n°2, 227-239.
- POSNER (M.I.). — Characteristics of visual and kinesthetic memory codes. *Journal of Experimental Psychology*, 1967, 75, 103-107.
- ROLL (R.), BROUCHON-VITON (M.). — Rôle des mouvements de la tête dans la coordination visuomotrice chez l'enfant, 1976 (sous presse).
- RONDOT (P.), DE RECONDO (J.). — Ataxie optique: trouble de la coordination visuomotrice. *Brain Research*, 1974, 71, 367-376.
- SAKAI (M.). — Prefrontal unit activity during visually guided lever pressing reaction in the monkey. *Brain Research*, 1974, 81, 297-309.
- SCHLAG (J.), LEHTINEN (J.), SCHLAG-REY (M.). — Neuronal activity before and during eye movements in thalamic internal medullary lamina of the cat. *Journal of Neuro-physiology*, 1974, 37, 982-995.

- TAUB (E.), GOLDBERG (I.A.), TAUB (P.). — Deafferentation in monkeys: pointing at a target without visual feedback. *Experimental Neurology*, 1975, 46, 178-186.
- TECCE (J.J.). — Contingent negative variation (CNV) and psychological processes in man. *Psychological Bulletin*, 1972, 77, 73-108.
- TEUBER (H.L.). — Key problems in the programming of movements. *Brain Research*, 1974, 71, 533-568.
- TREVARTHEN (C.). — Specialized lesions: the split-brain technique. In: *Methods in Psychobiology*, R.D. Myers (ed.). 1972. New York, Academic Press, vol. 2, chap. 9: 251-284.
- TROUCHE (E.), BEAUBATON (D.), GRANGETTO (A.). — Effets du blocage réversible par refroidissement du noyau dentelé sur une performance visuo-motrice chez le babouin. Résultats préliminaires. *Journal de Physiologie (Paris)*. 1976, 72, 31 A
- VINCE (M.A.). — Corrective movements in a pursuit task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1948, 1, 85-103.
- WALLACH (H.), FREY (K.J.). — Adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Perception and Psychophysics*, 1972, 11, 77-83.
- WELCH (R.B.). — Research on adaptation to rearranged vision: 1966-1974. *Perception*, 1974, 3, 367-392.
- WOODWARTH (R.S.). — The accuracy of voluntary movement. *Psychological Review Monographs*, 1909, Supp. 3, 3, 54-59.
- WURTZ (R.H.), MOHLER (C.W.). — Selection of visual targets for the initiation of saccadic eye movements. *Brain Research*, 1974, 71, 209-214.
- WYKE. (M.). — Comparative analysis of proprioception in left and right arms. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1965, 17, 149-157.