



HAL
open science

PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT PROPRE : Effets des mouvements de la tête durant la marche sur l'estimation de la distance parcourue à partir du flux optique

Martin Bossard

► To cite this version:

Martin Bossard. PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT PROPRE : Effets des mouvements de la tête durant la marche sur l'estimation de la distance parcourue à partir du flux optique. Psychologie. Aix-Marseille Université, 2018. Français. <NNT : >. <tel-02441397>

HAL Id: tel-02441397

<https://hal.science/tel-02441397v1>

Submitted on 15 Jan 2020

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

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



HAL Authorization

AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ
ED 463 - Sciences du Mouvement Humain
Institut des Sciences du Mouvement - UMR 7287

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : Sciences du Mouvement Humain
Spécialité : Contrôle Perceptivo-Moteur et Apprentissage

Martin BOSSARD

PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT PROPRE

Effets des mouvements de la tête durant la marche sur l'estimation de la distance
parcourue à partir du flux optique

Soutenue le 29/06/2018 devant le jury composé de :

Isabelle	SIEGLER	PU, Université Paris-Sud	Rapporteuse
Mark	WEXLER	DR CNRS, Université Paris Descartes	Rapporteur
Éric	CASTET	DR CNRS, Aix-Marseille Université	Examineur
Richard	KULPA	MCU HDR, Université Rennes 2	Examineur
Daniel	MESTRE	DR CNRS, Aix-Marseille Université	Directeur de thèse
Jean-Claude	LEPECQ	CR CNRS, Aix-Marseille Université	Invité



Cette oeuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Équipe Dynamique Comportementale et Immersion
Institut des Sciences du Mouvement - Étienne-Jules Marey
UMR 7287 CNRS & Aix-Marseille Université
163, avenue de Luminy - 13288 Marseille, France

École Doctorale n°463 - Sciences du Mouvement Humain
Aix-Marseille Université
163, avenue de Luminy - 13288 Marseille, France

Remerciements

Ce travail de thèse n'aurait pas été possible sans l'aide et les conseils de plusieurs personnes qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué à ce travail.

Tout d'abord, je voudrais exprimer ma gratitude à mon directeur Daniel Mestre qui m'a donné tous les éléments nécessaires au développement de ces travaux de recherche et m'a toujours encouragé à devenir indépendant et autonome. Je suis également profondément reconnaissant envers Jean-Claude Lepecq, initiateur du projet mais avant tout un encadrant de master et un chercheur très pédagogue. Merci à tous les deux de m'avoir donné l'envie et l'humilité nécessaire pour mener ce travail.

Merci aux membres du jury, Madame Isabelle Siegler, Messieurs Mark Wexler, Richard Kulpa, et Eric Castet de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'évaluer ce travail. Merci à Isabelle Siegler et Mark Wexler d'avoir accepté la fonction de rapporteur.

Plusieurs scientifiques ont influencé mon travail, je tiens également à les remercier. Parmi eux l'équipe du CRVM : Pierre, Jean-Marie, et particulièrement Cédric. Je ne sais pas si je dois te remercier pour le tunnel, quoiqu'il en soit nous en sommes débarrassés ! Thelma pour mes débuts avec Matlab. Remy pour les discussions/débats scientifiques et scientifico-politiques, et bien d'autres choses.

Manon et Thomas mes acolytes du M2, du concours, et de bien plus maintenant. Les hors-labo : Niek, Roman, Léandre, Thomas, Hester, Manon, Remy, SimonL, Delphine, Camille, Benjamin, Charlène, Maxime, Thom, Colin, Solveig, Carlijn. Et puis, les personnes de tous les jours qu'il est toujours plaisant de croiser : Reinoud, NathalieF, Bernadette, LaureL, Gwenaëlle, Thelma, Elise, Charlotte, Alix, Pascale, Caro, Jozina, Mireille, Karyn, Peggy, Antoine, Violaine, NathalieR, Sylvie, Wilfried, Frank, Patrick (merci pour la musique : *rain over martin*), et j'en oublie...

Mes colocs qui m'ont supporté quotidiennement durant ces trois années rue Falque : Ninon, Julie, Muriel, Maxime, Niek, LouiseC, Léa, Romana, Elies, et LouiseL.

Mes amis de Coutances qui m'apportent un soutien indéfectible et sans équivoque.

Et bien évidemment mes plus profonds remerciements vont à mes parents et ma sœur qui m'ont fait évoluer dans un contexte favorable depuis le tout début. Je pense que nous ne sommes que le résultat de l'environnement dans lequel nous évoluons.

"There are things known
and there are things unknown,
and in between are the doors of perception."

Aldous Huxley, *The Doors of Perception*

Contributions

Articles de journaux :

Article 1. Bossard, M., Goulon, C., & Mestre, D. R. (2016). Viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled based on optic flow. *Journal Of Vision*, 16(15), 4-4.

Article 2. Bossard, M., & Mestre, D. R. (2018). The relative contributions of various view-point oscillation frequencies to the perception of distance traveled. *Journal Of Vision*, 18(2), 1-18.

Article 3. Bossard, M., Goulon, C., & Mestre, D.R. (**submitted**). Idiosyncratic viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled in static observers but not during treadmill walking.

Conférences scientifiques :

Poster 1. Bossard, M., Lepecq, J.C., & Mestre DR (2015). Effects of biological optic flow on the perception of traveled distance - Posters session presented at the 38th European Conference on Visual Perception (ECPV), Liverpool, ENGLAND.

Oral 1. Bossard, M., Lepecq J.C., & Mestre, D.R. (2016). Oscillatory optical flows improve the perception of travelled distance in static observers - Talks session presented at the 16th Vision Sciences Society (VSS), St. Pete Beach, Florida, UNITED STATES.

Poster 2. Bossard, M., Lepecq, J.C., & Mestre, D.R. (2016). Oscillatory optical flows improve the perception of travelled distance in static observers - Posters session presented at the 12th Doctoral Day in Human Movement Sciences, Marseille, FRANCE.

Oral 2. Bossard, M., Goulon, C., & Mestre, D.R. (2017). Viewpoint oscillation frequency influences the perception of distance travelled from optic flow - Talks session presented at the 17th Vision Sciences Society (VSS), St. Pete Beach, Florida, UNITED STATES.

Poster 3. Bossard, M., & Mestre, D.R. (2018). The relative contributions of viewpoint oscillations to the perception of distance travelled from optic flow - Posters session presented at the 18th Vision Sciences Society (VSS), St. Pete Beach, Florida, UNITED STATES.

Table des matières

Introduction Générale	1
Chapitre 1. Cadre général des travaux	5
1.1 La perception du mouvement propre	7
1.1.1 La vision et la perception visuelle du mouvement propre	7
1.1.2 Le caractère interoceptif du flux optique	11
1.1.3 Les informations non-visuelles du mouvement propre	16
1.1.4 Le flux optique est-il réellement utilisé?	19
1.1.5 La vection : preuve de l'importance du flux optique dans la perception du mouvement propre	22
1.1.6 La simulation d'un point de vue fluctuant ou oscillant	23
1.2 Mesure de la perception du mouvement propre	29
1.2.1 Comment mesurer la perception de la distance parcourue?	30
1.2.2 Études portant sur la perception de la distance parcourue	31
1.2.3 L'utilisation du modèle d'intégration de trajet fuyant	35
1.2.4 Conclusion	38
1.3 Problématique et objectifs de la thèse	41
Chapitre 2. Rôle d'un point de vue oscillant dans la perception visuelle du mou- vement propre	45
2.1 Rationnel de l'étude	47
2.1.1 Méthode	48
2.1.2 Résultats et Discussions	48
2.2 Article 1. Viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled based on optic flow	51
2.3 Introduction	53

2.4	Expérimentation n°1	57
2.4.1	Methods	57
2.4.2	Results	61
2.4.3	Discussion	64
2.5	Expérimentation n°2	67
2.5.1	Methods	67
2.5.2	Results	72
2.5.3	Discussion	74
2.6	General discussion	75
2.7	Conclusion	77

Chapitre 3. Quelle est la contribution de la fréquence d’oscillation du point de vue ? **79**

3.1	L’avantage d’un point de vue oscillant : les hypothèses	81
3.1.1	L’environnement semble davantage 3-D	81
3.1.2	Stimule indirectement le cortex vestibulaire	81
3.1.3	Augmente le mouvement rétinien	82
3.1.4	Réduit l’adaptation visuelle au flux optique	83
3.1.5	Un point de vue oscillant est plus écologique	83
3.2	Objectif de l’étude	84
3.3	Article 2. The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance travelled	85
3.4	Introduction	87
3.5	Expérimentation n°3	91
3.5.1	Methods	91
3.5.2	Results	96
3.5.3	Discussion	102
3.6	Expérimentation n°4	103
3.6.1	Methods	103
3.6.2	Results	105
3.6.3	Discussion	111
3.7	Expérimentation n°5	113
3.7.1	Methods	113
3.7.2	Results	114
3.7.3	Discussion	116
3.8	General discussion	116
3.9	Conclusion	120

Chapitre 4. Perception multi-sensorielle du mouvement propre	121
4.1 Influence des informations visuelles, proprioceptives, et vestibulaires	123
4.2 La combinaison des informations : trajectoires linéaires	124
4.3 Objectif de l'étude	126
4.4 Article 3. Idiosyncratic viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled in static observers but not during treadmill walking	127
4.5 Introduction	128
4.6 Expérimentation n°6	133
4.6.1 Methods	133
4.6.2 Results	136
4.6.3 Discussion	140
4.7 Expérimentation n°7	141
4.7.1 Methods	141
4.7.2 Results	142
4.7.3 Discussion	145
4.8 General discussion	147
4.9 Conclusion	151
Chapitre 5. La perception continue du mouvement propre	153
5.1 Le pointage continu	155
5.2 Objectif de l'étude	157
5.3 Expérimentation n°8	159
5.3.1 Méthode	159
5.4 Résultats et Discussion	163
5.4.1 L'estimation discrète de la distance parcourue	163
5.4.2 L'estimation continue de la distance parcourue	167
5.5 Conclusion	172
Discussion Générale	175
Synthèse des principaux résultats	176
Perception visuelle du mouvement propre	176
Perception multi-sensorielle du mouvement propre	179
Perception continue du mouvement propre	181
Les limites de l'expérimentation	182
La tâche : estimation de la distance parcourue	182
La stationnarité proprioceptive et vestibulaire	185
La stationnarité vestibulaire	185
Les autres paramètres limitants	186

Limites de la modélisation	186
Bibliographie	189

Table des figures

1.1	Définition et limite de la configuration optique.	8
1.2	Direction des déformations du champ visuel.	10
1.3	Flux optique global de translation et foyer d'expansion.	11
1.4	Flux optique sur la rétine, direction du regard et rotation des yeux.	14
1.5	Les théories efférente et afférente de la constance spatiale pendant les mouvements des yeux.	15
1.6	Flux optique radial avec ou sans fluctuations	24
1.7	Flux optique radial fluctuant avec ou sans perspective	25
1.8	Conditions expérimentales de l'étude de Lappe & al. (2007).	37
2.1	Le dispositif expérimental : le CAVE.	58
2.2	Mouvements oscillatoires du point de vue.	60
2.3	Distance parcourue en fonction du bloc et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	62
2.4	Distance parcourue en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	63
2.5	Gain sensoriel en fonction du facteur bloc.	64
2.6	Enregistrement des mouvements de la tête durant la marche	69
2.7	Mouvement oscillants du point de vue	71
2.8	Distance parcourue en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	73
2.9	Paramètre α en fonction du bloc et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre	74
3.1	Le dispositif expérimental : le CAVE.	93
3.2	Les trois conditions de mouvements oscillatoires du point de vue.	95

3.3	Distance parcourue en fonction du bloc d'essais.	97
3.4	Distance parcourue en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	98
3.5	Distance parcourue en fonction de la fréquence d'oscillation du point de vue pour la distance initiale de la cible de 30 m.	99
3.6	Paramètre k en fonction du bloc d'essais.	100
3.7	Valeurs de k et α en fonction de la fréquence d'oscillation du point de vue.	101
3.8	Moyennes des distances parcourues en fonction de la fréquence d'oscillation du point de vue.	105
3.9	Distance parcourue en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	106
3.10	Valeurs de α en fonction de la fréquence d'oscillation du point de vue.	107
3.11	Calibration : données EOG.	108
3.12	Expérience : données EOG.	109
3.13	Mouvement des yeux : contenu fréquentiel.	110
3.14	Mouvement de la tête : contenu fréquentiel.	111
3.15	Distance parcourue en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	115
4.1	Mouvements de la tête d'un sujet autour des trois axes.	134
4.2	Scène visuelle de la phase d'enregistrement et de la phase expérimentale.	135
4.3	Distance parcourue en fonction du bloc d'essais.	137
4.4	Distance parcourue en fonction de la distance initiale 'a la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	138
4.5	Valeurs de k et α en fonction du bloc d'essais.	139
4.6	Distance parcourue en fonction du bloc d'essais.	142
4.7	Distance parcourue en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de simulation visuelle de mouvement propre.	143
4.8	Valeurs de k et α en fonction du bloc d'essais.	144
4.9	Fréquence de l'oscillation verticale des participants.	145
4.10	Comparaison des résultats des expériences n°6 et 7 : distance parcourue.	146
4.11	Comparaison des résultats des expériences n°6 et 7 : modèle.	146
4.12	Comparaison des résultats des expériences n°2 et 6.	148
5.1	Le pointage continu : illustration.	156
5.2	Scène visuelle de l'expérience	160
5.3	Mouvement oscillants du point de vue : la condition rythmique	162
5.4	Distance parcourue en fonction de la distance initiale de la cible.	164

5.5	Distance parcourue en fonction du bloc d'essais.	165
5.6	Distance parcourue en fonction des blocs d'essais et de la tâche.	166
5.7	Moyennes du paramètre k du modèle en fonction des blocs d'essais.	167
5.8	Moyennes des valeurs du taux de fuite (α) du modèle en fonction du block expérimental, de la condition de flux visuel, et de la tâche.	168
5.9	Distance pointée en fonction de la distance parcourue réelle	169
5.10	Valeurs de k et α en fonction de la distance initiale de la cible.	170
5.11	Distance parcourue perçue en fonction de la distance réellement parcourue et Distance restante perçue en fonction de la distance restante réelle	171
5.12	Vitesse perçue en fonction de la distance restante réelle à la cible	172
6.13	Perception de la distance égocentrique en environnements réel et virtuel . . .	183
6.14	Perception de la distance parcourue : hypothèses	184

Introduction Générale

TOUT être vivant doit interagir avec son environnement afin de pouvoir survivre et se reproduire. Alors que les plantes sont limitées à leurs processus de croissance et à de petits déplacements, les animaux ont quant à eux la capacité de naviguer dans leur environnement de manière active pour localiser de la nourriture (ou d'autres ressources importantes), retourner chez eux, ou encore migrer d'un emplacement à un autre. Les humains, comme les autres animaux, doivent donc être capables de réagir à l'environnement qui les entoure pour par exemple entrer en interaction avec d'autres êtres vivants ou afin d'éviter de se faire prendre en chasse. Pour cela il est crucial qu'ils aient accès aux informations concernant la structure de l'environnement et leur situation dans celui-ci. Ces informations peuvent provenir de sources auditives, olfactives, ou encore visuelles. L'utilisation de ces informations est alors nécessaire pour produire et contrôler des comportements appropriés, comme tout simplement naviguer dans l'environnement. En plus des informations provenant du monde extérieur, les informations générées par le mouvement propre de l'individu doivent être prises en considération comme par exemple la direction et la vitesse de ce mouvement. La navigation spatiale est donc indispensable pour trouver son chemin dans un environnement complexe, pour planifier des itinéraires vers des endroits éloignés, ou encore pour retourner à un point de départ après avoir exploré un environnement inconnu auparavant. Pour réaliser ce type d'action, l'être humain peut potentiellement utiliser diverses sources d'information relatives à ses propres mouvements dans l'environnement : par exemple la position et l'orientation de ses membres peuvent lui être indiquées par le sens proprioceptif, tandis que l'orientation et l'accélération de sa tête peuvent lui être signalées par le sens vestibulaire. Mais l'information la plus importante en ce qui concerne la navigation pour les grands mammifères et donc pour l'Homme est souvent fournie par le système visuel.

Les humains comme les autres animaux ont généralement plusieurs stratégies de navigation à leur disposition. L'une d'entre elles, l'intégration de trajet, consiste pour l'animal à conserver en mémoire continuellement mise à jour de son orientation par rapport à son point de départ ainsi que la distance à laquelle il s'y trouve en intégrant la distance parcourue (Loomis & al., 1999). La forme la plus simple de ce processus de navigation se traduit par la capacité qu'ont de nombreux animaux, y compris l'homme, à retourner au point de départ d'un trajet-aller sans faire l'usage d'informations de positions familières, un comportement plus connu sous le nom de *homing*. En effet, pour réaliser cela, l'observateur estime de manière continue sa propre position par rapport à un point de référence (*e.g.* son nid) en s'appuyant sur des informations provenant de son propre mouvement, de sa locomotion (Etienne & Jeffery, 2004). Un exemple remarquable de ce comportement peut être observé chez la fourmi du désert, *Cataglyphis fortis*, qui, après avoir effectué un trajet-aller de près de 600 m de long pour trouver une proie à seulement 140 m de son nid, a la capacité de réaliser un trajet-retour quasiment linéaire vers son nid en utilisant l'azimut solaire (Wehner & Srinivasan, 1981; Wehner & Wehner, 1990). Ce processus, originairement appelé navigation à l'estime (dead reckoning, par analogie à deduced ("ded") reckoning) était historiquement utilisé par les marins pour naviguer en pleine mer alors qu'ils n'avaient pas de repères : ils enregistraient à intervalles réguliers la direction suivie par leur bateau par rapport au nord, et la distance parcourue dans cette direction, ce qui leur permettait d'avoir à tout moment la direction et la distance à laquelle se situait le bateau par rapport à son port de départ (Maurer, 1993). Cette méthode est une forme particulière d'intégration de trajet (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980) reflétant l'hypothèse selon laquelle le processus d'intégration s'opère par l'addition de petits incréments successifs de mouvement par rapport à la représentation continuellement mise à jour de la direction et de la distance du point de départ. En d'autres termes, l'intégration de trajet peut être définie comme un processus par lequel un animal qui se déplace combine les informations translationnelles et rotationnelles engendrées par son propre déplacement (*i.e.* son mouvement propre) pour réactualiser son emplacement courant par rapport à son point de départ (Séguinot, 2000). La spécificité de l'intégration de trajet réside dans sa capacité à reposer sur l'utilisation exclusive d'informations auto-générées par la navigation d'un individu. Ceci permet donc à l'animal de revenir en ligne droite à son point de départ même en l'absence de repères extérieurs.

Comme nous venons de le voir l'intégration de trajet est une stratégie de navigation qui utilise les informations de mouvement propre (Chapitre 1.1) afin d'estimer la distance parcourue (Chapitre 1.2) et les changements d'orientation durant l'exploration d'un environnement. Ces informations de mouvement propre peuvent être acquises à partir d'informations exogènes visuelles (flux optique, repères, etc.), d'informations endogènes, *i.e.* provenant du

corps (*e.g.*, informations proprioceptives, vestibulaires, et les informations efférentes), ou les deux à la fois. Dans le monde naturel, ces deux sources d'informations de mouvement propre sont redondantes ce qui rend difficile l'évaluation de leur rôles distincts dans l'intégration de trajet.

C'est dans ce cadre que nous tenterons dans un premier chapitre théorique (Chapitre 1) d'identifier les sources informationnelles qui permettent la perception du mouvement propre. Nous verrons plus précisément en quoi la transformation apparente de l'environnement visuel lors du déplacement – le flux optique – contient des informations à la fois relatives aux paramètres de notre propre déplacement (*e.g.*, direction et vitesse du déplacement) et aux propriétés de l'environnement. Nous verrons également que d'autres sources d'informations contribuent à la perception de son propre mouvement, telles que les informations vestibulaires, proprioceptives, somato-sensorielles, ou encore auditives. Toujours dans ce chapitre présentant le cadre théorique, nous verrons que les chercheurs ont utilisé un grand nombre de paradigmes permettant d'accéder, du moins en partie, à une évaluation de la perception de son propre mouvement. Nous pourrions observer qu'à travers le temps et avec l'évolution de la technologie (*e.g.* la réalité virtuelle), les dispositifs expérimentaux ont permis d'apporter de nouvelles réponses à ce sujet d'étude. Nous nous focaliserons sur la problématique qui est celle de l'évaluation de la distance parcourue sur la base du flux optique.

Pour prolonger ce premier chapitre présentant le cadre théorique, seront exposés quatre chapitres expérimentaux (Chapitres 2, 3, 4, et 5), décrivant huit expérimentations réalisées sur l'Homme, ayant fait l'objet, pour cinq d'entre elles, de deux publications dans des revues internationales indexées (Bossard & al., 2016; Bossard & Mestre, 2018).

Chapitre 1

Cadre général des travaux

Sommaire

1.1	La perception du mouvement propre	7
1.2	Mesure de la perception du mouvement propre	29
1.3	Problématique et objectifs de la thèse	41

1.1 La perception du mouvement propre

La perception du mouvement propre, c'est-à-dire la perception du déplacement de l'observateur dans l'environnement, s'appuie sur un ensemble d'informations. Depuis [Mittelstaedt & Mittelstaedt \(1973, 1982\)](#) ces informations sont classées dans deux catégories distinctes : les informations allothétiques et les informations idiothétiques. Les informations allothétiques sont celles exclusivement liées à l'environnement sans qu'il y ait besoin de mouvement de la part de l'individu. Elles nous renseignent principalement sur notre position et notre orientation dans l'espace, et sur les mouvements des choses qui nous entourent. Ce type d'information relève de facteurs physiques présents dans l'environnement qui sont indépendants de l'état physiologique et du comportement de l'animal, ce sont des sources d'informations purement externes. Les informations idiothétiques quant à elles sont les informations directement liées au déplacement de l'individu. Ce sont donc essentiellement des informations dynamiques qui renseignent l'animal sur ses changements de position dans l'espace. Elles peuvent être produites directement par l'organisme (informations internes) comme les informations vestibulaires, proprioceptives, ou encore les copies d'efférences mais peuvent également provenir de l'environnement et être directement liées au déplacement comme le flux visuel.

Les termes idiothétique et allothétique n'ont été que brièvement définis par [Mittelstaedt & Mittelstaedt \(1973, 1982\)](#), ce qui nous amène à retrouver quelques confusions dans la littérature de par leurs utilisations pour des significations différentes. Il faut entendre par idiothétique le sens d'intéroceptif (ou endogène) et par allothétique le sens d'extéroceptif (ou exogène). Cette confusion se fait particulièrement remarquer concernant le flux optique (que nous aborderons plus en détails dans la partie suivante). En effet, le flux optique est souvent considéré comme source d'information allothétique en raison de son origine environnementale alors qu'il peut être directement généré par le mouvement propre de l'observateur. Au même titre que les informations vestibulaires, il s'agit d'une source d'information dynamique. Il n'y a pas non plus une équivalence formelle entre idiothétique et dynamique d'un côté et allothétique et statique de l'autre. C'est pourquoi je n'utiliserai pas les qualificatifs idiothétique et allothétique qui finalement prêtent à confusion mais les qualificatifs, statique et dynamique concernant respectivement, les informations liées à la position dans l'espace, et les informations liées au mouvement.

1.1.1 La vision et la perception visuelle du mouvement propre

Avant de se préoccuper du mouvement visuel, Gibson introduisait en 1950 dans le cadre de sa *théorie de la perception directe* le terme de configuration optique (Figure 1.1.A.)

pour décrire la perception statique de l'environnement. La configuration optique est généralement définie comme étant le pattern de lumière émis et réfléchi depuis différentes surfaces, textures, et contours de l'environnement, centré sur le point d'observation. Ce pattern constitué de lignes de visées du regard, se dirigeant de l'œil jusqu'à différents objets environnants, procure à l'observateur des informations angulaires pouvant être utilisées afin de percevoir la géométrie de l'environnement. Cette géométrie existe indépendamment de la présence d'un point d'observation.

Cette description pour le moins très utile ne s'avère pas suffisante pour comprendre de quelle manière nous percevons ce qui nous entoure. En effet, la projection perspective d'un objet de l'environnement (*i.e.* la projection de la lumière provenant de cet objet sur la rétine) est ambiguë. L'image bidimensionnelle sur la rétine peut en effet correspondre à une infinité d'objets de forme, taille et position différentes (Figure 1.1 ; Ittelson, 1960). Cette constatation pose alors un problème important pour la perception des objets.

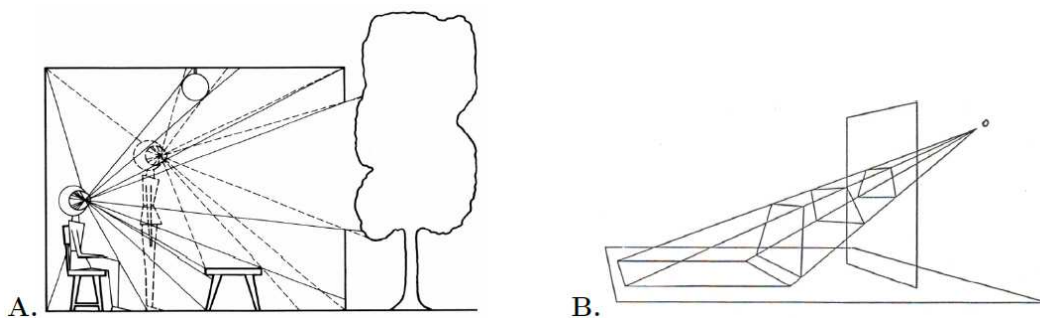


Figure 1.1 – Définition et limite de la configuration optique. **A.** La configuration optique correspond à la projection sur l'œil des multiples réflexions et réfractions des rayons lumineux induites par les objets de l'environnement. Elle est donc spécifique à un point d'observation (adapté de Gibson, 1979). **B.** Cependant, si le point d'observation ne change pas, la configuration optique est ambiguë puisque différentes structures tridimensionnelles peuvent correspondre à une même image rétinienne bidimensionnelle (adapté de Ittelson, 1960).

Pour résoudre cette ambiguïté liée aux configurations optiques équivalentes, différentes sources d'informations dépassant la vision statique monoculaire peuvent être proposées. Parmi celles-ci, la vision stéréoscopique tient une place de choix. Bien que nos yeux soient orientés dans la même direction, ils ne sont pas à la même position (environ 6 cm d'écart entre les deux yeux), l'image est donc différente pour chaque rétine. Cette disparité binoculaire peut permettre de percevoir une image tridimensionnelle (Julesz, 1960). Bien que la stéréoscopie soit très certainement utilisée par le système visuel pour acquérir des informations de profondeur – et que les technologies l'utilisant connaissent un très fort développe-

ment – nous n’allons pas nous pencher davantage dans notre travail sur cette information pour la perception du mouvement propre. En effet, les avantages de la disparité rétinienne – très utiles dans la perception de l’espace proche – disparaissent lorsque l’on se déplace dans un environnement de grande taille. D’autres sources d’information sont également accessibles dans l’environnement comme les gradients de texture (Gibson, 1950; Cutting & Millard, 1984; Todd & al., 2010) mais ne seront pas considérées dans ce document.

Une autre manière de répondre à cette question est de ne plus considérer les caractéristiques d’un objet à travers une projection de l’environnement bidimensionnelle statique (selon un seul point d’observation), mais de considérer l’information contenue dans les transformations au cours du temps de la scène visuelle. En effet, dès que nous bougeons, les transformations de l’image bidimensionnelle peuvent permettre de lever l’ambiguïté sur la structure de l’objet. Nous savons en effet que les transformations au cours du temps d’une image bidimensionnelle peuvent nous amener à percevoir un objet rigide en mouvement dans un espace tridimensionnel (e.g. Johansson (1964)).

Le flux optique global

La notion de flux optique doit beaucoup aux avancées conceptuelles du psychologue américain James Gibson (1979) sur la nature du mouvement visuel. Il est le fondateur d’une approche interactionniste des relations entre les actions d’un individu et son environnement. Il a montré que la vision statique seule ne suffisait pas à expliquer notre capacité à nous mouvoir (voir également : Lee & Kalmus, 1980) et n’était pas compatible avec nos activités quotidiennes. En effet, nous sommes constamment en train de déplacer notre point de vue, par les mouvements de notre corps, notre tête et nos yeux. Gibson a développé l’idée qu’un individu, par ses déplacements, crée un mouvement visuel lui permettant d’acquérir de l’information sur son propre mouvement. Dans ce cadre, la perception et l’action sont inséparables, il faut “*percevoir pour bouger, mais aussi [...] bouger pour percevoir*” (Gibson, 1979). L’information visuelle n’est plus uniquement extéroceptive, mais constitue également une ré-afférence des déplacements produits.

Le concept central de cette approche est donc le flux optique (Gibson, 1950). Il correspond aux changements de configuration optique générés par le déplacement d’un observateur dans l’environnement (flux optique global) et/ou à des déplacements d’objets de l’environnement (flux optique local). De manière plus précise, le flux optique est le pattern de mouvement présent au niveau de l’œil d’un observateur en mouvement. Ce patron de flux contient des informations sur le mouvement propre de l’observateur, sur les objets en mouvement, et sur la disposition en trois dimensions de l’environnement, ce qui peut être exploité pour la

perception et le contrôle de la locomotion. Il est typiquement représenté comme un champ de vitesses instantanées dans lequel chaque vecteur correspond au mouvement optique de chaque point de l'environnement (Figure 1.2).

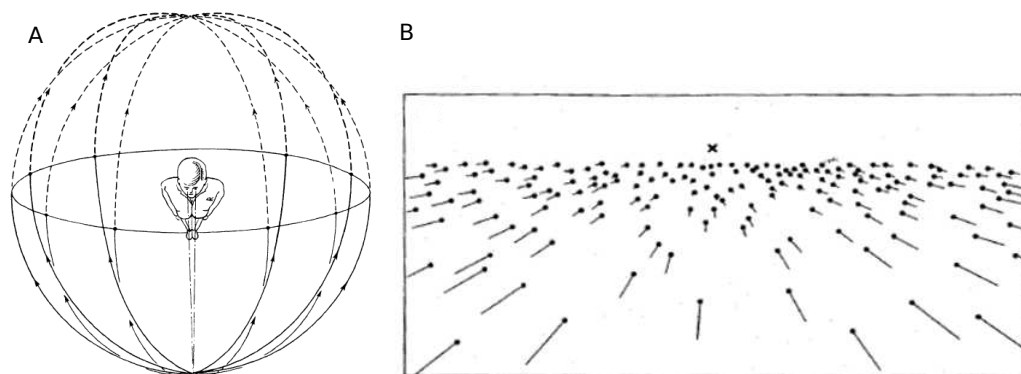


Figure 1.2 – **A.** Direction des déformations dans le champ visuel lors d'une locomotion vers l'avant, comme une surface sphérique projetée autour de la tête (du point de vue) (adapté de Gibson, 1950). **B.** Composante radiale du flux optique lors d'un déplacement vers l'avant.

Le flux optique est l'information principale concernant la perception visuelle du mouvement propre (Dichgans & Brandt, 1978; Johansson, 1964; Lee & Lishman, 1975; Lishman & Lee, 1973; Warren, 1995). Le système visuel permet effectivement, à la fois, de percevoir nos propres mouvements quand ceux-ci sont générés de manière active (*i.e.* volontaire, mouvement auto-généré), comme la marche ou la course, mais aussi percevoir nos propres mouvements lorsqu'ils sont générés de manière passive comme pour un passager dans un train ou une voiture.

Le flux optique de translation

Les flux optiques de translation sont produits par un mouvement rectilinéaire d'un observateur (*i.e.* en ligne droite) et ont fait l'objet des premières études de Gibson (Gibson, 1950; Gibson & al., 1955). Ils ont une structure radiale (en expansion) dépendante de la structure de l'environnement (Figure 1.3). Certains aspects de ces flux optiques présentent des invariances qui informent l'observateur sur la nature de ses déplacements dans l'environnement. Par exemple, dans le cas d'un déplacement rectilinéaire, le foyer d'expansion optique spécifie la direction du déplacement actuel du sujet (Gibson, 1950). Le foyer d'expansion est un point particulier de l'espace visuel d'où partent toutes les lignes de flux et correspond également à une vitesse optique nulle. Pour Gibson, une stratégie possible permettant de se

déplacer vers un but consiste à faire coïncider le but à atteindre et le foyer d'expansion.

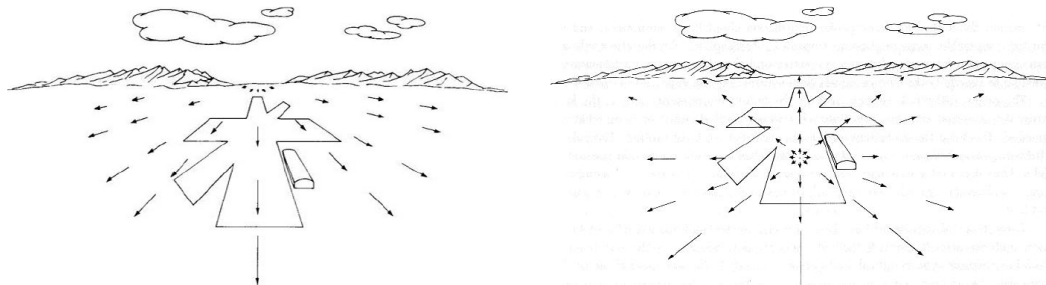


Figure 1.3 – Flux optiques globaux correspondant à des mouvements de translation d'un avion. Sur la partie de gauche, le pilote survole la piste d'atterrissage et le foyer d'expansion optique est situé au niveau de l'horizon. Sur la partie de droite, le pilote se dirige en direction de la piste d'atterrissage. Dans le cas de flux de translation, l'organisation des vecteurs vitesse et leur amplitude dépend de la structure du terrain (ou de l'environnement). Par exemple, la vitesse optique d'un point sera inversement proportionnelle à sa distance (adapté de Gibson, 1950).

Les flux optiques de translation sont également porteurs d'information sur la vitesse du déplacement. Tout changement de vitesse de déplacement entraîne une augmentation proportionnelle de la vitesse optique pour l'ensemble des points de l'environnement. Cette information n'est évidemment pas absolue et dépend en particulier de la hauteur du point d'observation par rapport à une surface, et plus généralement de la structure tridimensionnelle de l'environnement.

1.1.2 Le caractère interoceptif du flux optique

Pour Gibson & al. (1955), le flux optique global résulte du mouvement d'un observateur et à cet égard, remplit une fonction interoceptive (ou proprioceptive - *i.e.* fournit des informations sur le mouvement de notre propre corps). Il serait exagéré de dire que la fonction de la vision est uniquement proprioceptive, puisqu'elle nous renseigne également sur des changements de l'environnement indépendants de nos mouvements (extéroception). C'est pour cette raison que Lee (1978) considère le flux optique global comme une information ex-proprioceptive, puisqu'elle provient du monde extérieur et qu'elle procure à l'individu des informations sur son propre mouvement. Les travaux de Gibson et Lee indiquent donc qu'un individu n'a pas besoin, pour se déplacer dans son environnement, de connaître les caractéristiques physiques de cet environnement, puisque l'état de l'évolution de ses relations avec l'environnement contient les propriétés de son propre déplacement.

Nous avons pour l'instant défini le flux optique comme le mouvement visuel généré par le déplacement d'un point d'observation. Cependant, notre corps n'est pas uniquement constitué d'un œil cyclopéen en mouvement, mais nous bougeons constamment nos yeux et notre tête, et parfois indépendamment des mouvements de notre propre corps. En conséquence, les rotations des yeux et de la tête distordent le flux optique – que nous appellerons flux rétinien – ce qui pourrait rendre le prélèvement de l'information visuelle relative au déplacement du corps complexe (Authié, 2011). Une solution à ce problème serait de décomposer le flux rétinien en translations et rotations, afin de récupérer la composante ex-proprioceptive présente dans le flux optique. Une manière de faire cette décomposition serait d'utiliser des informations extra-rétiniennes (comme la copie d'efférence de la commande motrice ou une autre ré-afférence) pour estimer la rotation de l'œil et la soustraire au flux rétinien (Banks & al., 1996; Royden & al., 1994; von Holst & Mittelstaedt, 1950). Une autre possibilité serait que l'information soit disponible dans le flux rétinien directement et que cette décomposition puisse être faite uniquement avec des informations visuelles (Warren & Hannon, 1988, 1990), ce qui est suggéré par de multiples analyses mathématiques du flux (Longuet-Higgins & Prazdny, 1980; Prazdny, 1980). Cette question a soulevé un débat toujours vivace.

Le mouvement des yeux et la stabilité du monde

Lorsque les yeux sont stationnaires (stationnaires dans l'espace, c'est-à-dire que ni les yeux, ni la tête, ni le corps ne bougent), il y a une relation simple entre la position et le mouvement des objets dans l'espace, et l'image rétinienne projetée (Morvan, 2007). Par exemple, nous avons vu que lors d'un mouvement propre vers l'avant, il existe une singularité dans la distribution des vecteurs de mouvement, qui est le point unique où le vecteur de mouvement est nul, autrement dit où la vitesse locale est nulle (Figure 1.3). Comme nous l'avons vu précédemment, c'est cette singularité du flux optique, appelée foyer d'expansion, qui détermine la direction de déplacement de l'observateur. Toutefois la direction et l'amplitude du flux généré ne dépendent seulement du mouvement du corps entier mais également de la rotation de l'œil et de sa vitesse de rotation. En conséquence, les mouvements des yeux, parce qu'ils génèrent un flux optique qui s'ajoute au flux provenant du déplacement de l'observateur, entraînent un déplacement du foyer d'expansion sur la rétine, voire sa disparition (Warren & Hannon, 1990; Lappe & Hoffmann, 2000). Ainsi, les mouvements des yeux font apparaître une ambiguïté en rompant la relation directe entre la position du foyer d'expansion sur la rétine et la direction du déplacement, ce qui complique la détermination de cette dernière à partir du flux optique (Figure 1.4). Plus généralement, le flux optique sur la rétine dépend du déplacement du sujet, de la direction du regard par rapport à celle du déplacement, et de la

rotation des yeux. Ainsi, le système visuel ne peut encoder la localisation des objets qu'à partir de leur position sur la rétine, d'autres formes d'informations peuvent alors être nécessaires.

Au moins trois types d'informations sont généralement distingués :

- les informations rétiniennes : la structure du mouvement projetée sur la rétine contiendrait des indices suffisants pour distinguer les mouvements du monde des mouvements provoqués par le mouvement de l'observateur (*théorie de la perception directe* ; Gibson, 1950, 1966, 1979)

- les informations proprioceptives des muscles oculaires ou d'autres récepteurs : *théorie du flux afférent* (ou *inflow hypothesis* ; Sherrington, 1918; Matin, 1974)

- la commande neurale des muscles extraoculaires : *théorie du flux efférent* (ou *outflow hypothesis* ; Sperry, 1950; von Holst & Mittelstaedt, 1950)

Les flux efférent et afférent constituent le signal extra-rétinien, par opposition au signal rétinien visuel. Ces trois théories peuvent être distinguées en deux catégories : d'une part *la théorie de la constance spatiale "directe"* basée sur les informations rétiniennes et soutenue par Gibson, et d'autre part *les théories de constance spatiale "indirecte"* basées sur l'utilisation d'un signal extra-rétinien. Dans la théorie "afférente" de Sherrington, une afférence des muscles extra-oculaires transmet au système nerveux central une information sur le mouvement de l'œil. Ce signal serait combiné au signal rétinien pour évaluer la position de l'objet dans l'espace indépendamment de sa position rétinienne. Dans la théorie "efférente" de Helmholtz, une copie de la commande motrice est transmise à un système intégratif pour effectuer cette correction (Figure 1.5).

Théorie directe : utilisation d'informations rétiniennes. Gibson (1950, 1966) a montré que la projection rétinienne contient plus d'informations sur le monde visuel et sur la position et les activités de l'observateur dans le monde qu'il n'était traditionnellement considéré. Par exemple, pendant les saccades, la séquence des projections rétiniennes contient des informations qui spécifient de manière non-ambiguë qu'une saccade a été effectuée. De même que le type de transformation de l'image perçue dans une séquence vidéo peut informer un observateur sur le type de mouvement de la caméra, sans aucune information extra-rétinienne sur les déplacements de la caméra. Ainsi, les déplacements rigides de la totalité de l'image rétinienne, les indices relationnels de "bas niveau" qui sont invariants pour un type de déplacement sont de bonnes informations candidates pour spécifier les mouvements des yeux. Gibson (1966) rejette le problème de la stabilité perceptive car le monde est écologiquement stable et que les mouvements de l'image entière doivent être dus aux mouvements des yeux plutôt qu'à des mouvements du monde.

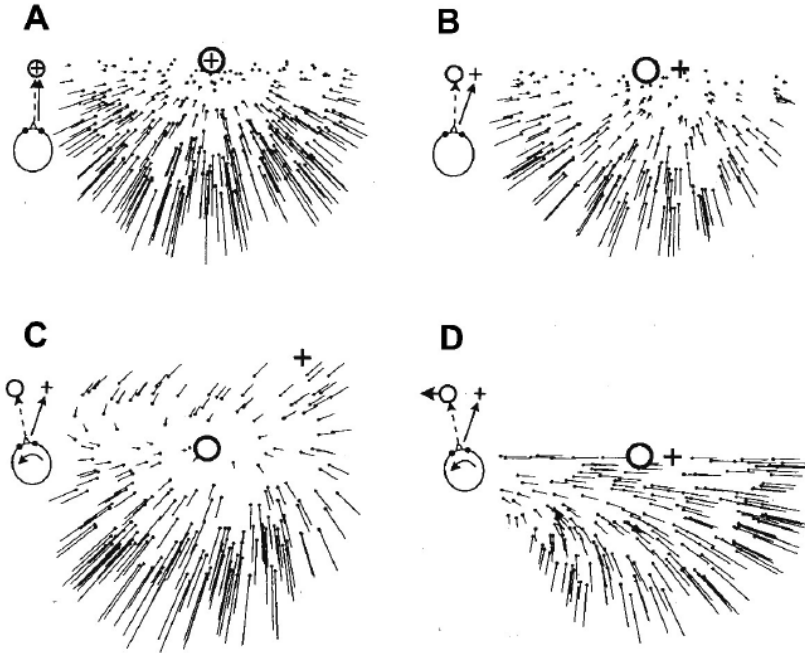


Figure 1.4 – Flux optique sur la rétine, direction du regard et rotation des yeux. **A.** La direction du regard (symbolisée par le cercle) est parallèle à la direction de déplacement (= DD ; croix). Le flux optique est un flux d'expansion pur. Le foyer d'expansion est centré sur la rétine. **B.** L'observateur fixe un point sur l'horizon, décalé à gauche par rapport à la DD. Ceci ne provoque pas de mouvement des yeux. Le foyer d'expansion indique toujours la DD, mais il n'est plus centré sur la rétine. **C.** Le regard de l'observateur est dirigé sur un point localisé sur le sol, en avant et à gauche de la DD. Ceci provoque (i) un déplacement de l'image rétinienne (de l'horizon) vers le haut, et (ii) un mouvement des yeux pour maintenir le regard sur le point fixé qui est en mouvement par rapport à l'observateur. Le flux optique se compose d'un flux radial dû au déplacement, auquel s'ajoute un flux circulaire dû à la rotation des yeux. La résultante est un flux spiral, dont la singularité est liée à la fixation du point sur le sol et n'est plus un indicateur de la DD. **D.** Tout en avançant, l'observateur suit du regard un objet qui se déplace sur l'horizon (vers la gauche). L'effet de la poursuite oculaire est un déplacement de l'image rétinienne dans le sens opposé au mouvement des yeux (vers la droite). Le flux optique résultant de cette combinaison est composé d'un flux radial (déplacement de l'observateur) et d'un flux plan (rotation des yeux) donnant l'impression que l'observateur se déplace sur une trajectoire courbe. Il n'y a plus de singularité du flux optique. D'après [Lappe & Hoffmann, 2000](#).

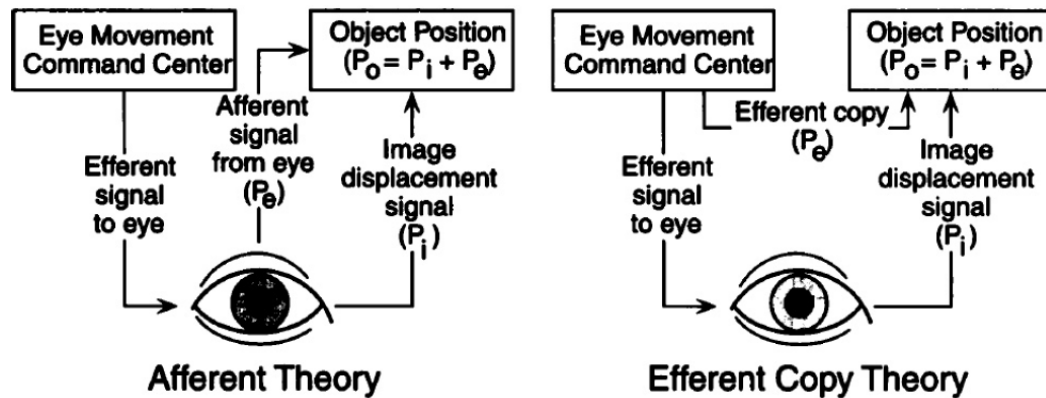


Figure 1.5 – Les théories efférente et afférente de la constance spatiale pendant les mouvements des yeux. La théorie afférente propose que les informations proprioceptives sur le mouvement des yeux soient combinées avec le signal rétinien de déplacement pour évaluer le déplacement de l’objet. La théorie efférente propose qu’une copie de la commande motrice soit combinée avec le signal rétinien. (D’après Palmer, 1999)

Théorie indirecte afférente : utilisation d’informations proprioceptives. Une source alternative d’informations sur la position de l’oeil serait les signaux proprioceptifs des muscles extra-oculaires. Sherrington (1918) a démontré la présence de récepteurs à l’étirement dans les muscles extraoculaires et a défendu l’idée que le système visuel utilisait les informations proprioceptives fournies par ces récepteurs lors des mouvements des yeux. Cette théorie est connue sous le nom de théorie afférente (*inflow hypothesis*). Cependant, cette théorie rend difficilement compte des effets perceptifs qui précèdent les mouvements des yeux, étant donné les latences de ces signaux proprioceptifs. L’influence la plus précoce possible de ces signaux est autour de 20 ms après le démarrage de la saccade, alors que la suppression saccadique peut commencer plus de 50 ms avant le début de la saccade (la suppression saccadique est une perte de sensibilité visuelle provoquée par la saccade). Ainsi, si la proprioception peut jouer un rôle ultérieur dans la saccade, elle ne peut être responsable des événements précoces impliqués dans la stabilité perceptive. Néanmoins, des études plus récentes montrent que le feedback proprioceptif pourrait contribuer en partie à la stabilité (Gauthier & al., 1990; Bridgeman & Stark, 1991) : dans ces études, l’oeil est déplacé passivement par une pression digitale (dans le cas de Bridgeman & Stark) ou par une lentille (pour Gauthier & al.). Le déplacement de l’oeil induit alors des erreurs de localisation visuelle. Ces études n’impliquent cependant pas que ces signaux proprioceptifs soient utilisés dans le cas de déplacements actifs de l’oeil.

Théorie indirecte efférente : Utilisation de la commande motrice. von Helmholtz (1925)

propose que la commande du cerveau aux muscles oculaires constitue une information utilisée pour permettre la stabilité perceptive. Il existe des raisons empiriques et théoriques qui soutiennent le point de vue selon lequel un signal efférent ou une branche de celui-ci telle qu'une "décharge corollaire" (Sperry, 1950) ou une "copie efférente" (von Holst & Mittelstaedt, 1950) serait l'information utilisée. Tout d'abord du point de vue temporel, alors que les informations proprioceptives ne sont par définition disponibles qu'une fois que l'œil bouge, la commande motrice, elle, peut être utilisée avant le mouvement effectif de l'œil et pourrait expliquer un phénomène précoce de la stabilité perceptive : la suppression saccadiques.

De nombreux travaux expérimentaux se sont intéressés à déterminer quel type d'information est utilisé lors de la perception du mouvement propre. La plupart d'entre eux consistent à demander à des observateurs de distinguer la direction du déplacement (pour des trajectoires rectilinéaires), tout en poursuivant une cible mobile, ou alors en simulant un déplacement du regard. La direction du déplacement peut être perçue sans biais pour des vitesses faibles de simulation de rotation du regard (en-dessous de 6 degrés par seconde pour l'étude de van den Berg, 1993), donc sans informations extra-rétiniennes. Au-dessus de cette vitesse, les informations extra-rétiniennes sont indispensables. Avec des scènes visuelles plus riches (et donc des éléments de texture permettant une information de parallaxe du mouvement), les jugements sont possibles avec des informations uniquement rétiniennes (Warren, 1998; Li & Warren, 2000).

1.1.3 Les informations non-visuelles du mouvement propre

Comme nous l'avons souligné précédemment, bien que les informations visuelles soient suffisantes pour la perception du mouvement propre, il y a des limitations dans le traitement de flux optique/rétinien. Des études ont toutefois suggérées que ces limitations pourraient être surmontées quand il est fait usage des informations non-visuelles du mouvement propre (Harris, 2009; MacNeilage & al., 2012; Ohmi, 1996). Les sections ci-dessous vont donc discuter des potentielles contributions des sens non-visuels (vestibulaire, somatosensoriel, proprioceptif, et auditif) dans la perception du mouvement propre.

Le système vestibulaire

Le système vestibulaire est communément décrit comme étant l'organe primaire pour l'équilibre et a trois fonctions principales (voir Angelaki & Cullen, 2008, pour une revue) : (i) fournir la sensation subjective de mouvement et de déplacement dans un espace en trois

dimensions basé sur les changements de position de la tête (Guedry, 1974; Benson & al., 1989; Benson, 1982) ; (ii) assiste la proprioception dans la maintenance de la posture droite du corps et l'équilibre durant le mouvement propre (Lackner & DiZio, 2005; Riccio & Stoffregen, 1988) ; et (iii) assure la coordination et la stabilisation des yeux dans l'espace pendant les mouvements de la tête (voir Howard, 1986; Robinson, 1981, pour des revues). Spécifiquement, le système vestibulaire contrôle plusieurs réflexes oculaires, comme le réflexe vestibulo-oculaire qui permet une fixation stable des objets pendant les mouvements actifs de la tête.

Le dispositif vestibulaire est composé de deux composants principaux : les organes otholitiques et les canaux semi-circulaires. Les organes otholitiques sont spécialisés dans la captation des accélérations translationnelles (linéaires), alors que les canaux semi-circulaires sont spécialisés dans les accélérations rotationnelles angulaires. Ensemble, les canaux semi-circulaires et les organes otholitiques fournissent des informations sur le mouvement dans chacun des six degrés de liberté permis dans l'espace en trois dimensions : trois translations (gauche-droite, haut-bas, et avant-arrière) et trois rotations (horizontale, verticale, et en profondeur).

Le système vestibulaire répond principalement aux stimulations temporelles de fréquences intermédiaires et élevées (0.1 to 7 Hz ; particulièrement aux fréquences au-dessus de 1Hz) et moins sensible aux fréquences temporelles faibles (en dessous de 0.1Hz – Benson & al., 1989; Guedry, 1974). Ainsi, alors que le système visuel est principalement sensible aux stimulations ayant des fréquences temporelles faibles (< 1Hz), le système vestibulaire est quant à lui sensible aux stimulations temporelles les plus élevées (*i.e.*, > 1Hz – Diener & al., 1982; Jones & Young, 1978; van Asten & al., 1988). A l'inverse du système visuel, le système vestibulaire n'est pas capable de faire la distinction entre le parcours d'un espace à vitesse constante (*i.e.* accélération zéro) et une position stationnaire (Angelaki & Hess, 2001; Benson, 1990; Lishman & Lee, 1973). Pour le système vestibulaire ces deux situations sont mécaniquement identiques, sans accélérations ni décélérations. Par exemple quand une voiture démarre de la vitesse zéro, son accélération initiale vers l'avant est enregistrée par le système vestibulaire. Par contre lorsque la voiture atteint une vitesse constante le système vestibulaire ne fournit plus aucune information utile (car il n'y a plus de force en jeu mise-à-part la force gravitationnelle).

La proprioception

La proprioception détecte le mouvement et l'orientation en se basant sur des neurones sensoriels de l'oreille interne (fonction croisée avec le système vestibulaire) et sur le mouvement et la position des membres et des articulations en se basant sur des récepteurs élastiques (d'étirabilité) localisés dans les muscles, les articulations et les ligaments. En particulier, la proprioception fournit des informations sur la position des articulations et les mouvements des articulations et peut enregistrer le mouvement propre lorsqu'il est actif et les accélérations du corps entier (comme courir ou marcher) en se basant sur l'inertie des membres d'une personne relativement à la surface de support (Lishman & Lee, 1973). Il est dit que la proprioception fournirait une représentation interne (*i.e.* copie d'efférence) du mouvement attendu ou prévu, ce qui serait important dans la planification motrice, l'adaptation motrice et la calibration sensori-motrice (Lackner, 1981; Wallach & Flaherty, 1975; DiZio & Lackner, 2002, pour une revue). Par exemple, certaines études ont montré que les informations proprioceptives fournies durant la marche du tapis-roulant modèleraient la perception visuelle de la vitesse du mouvement propre (Barlow, 1990; Durgin & al., 2005; Lackner & DiZio, 2000; Durgin, 2009, pour une revue).

Le système somatosensoriel

De manière similaire à la proprioception, le système somatosensoriel répond aux sensations de mouvement du corps, comme l'étirement des muscles, la position des articulations ou encore la tension au niveau des tendons; toutefois ce système enregistre également les sensations de changements cutanés (la peau), comme le touché, la pression, les vibrations et la température (Forssberg & Hirschfeld, 1994; Mittelstaedt, 1996). Le système somatosensoriel peut fournir des informations relatives aux accélérations passives ou actives du corps par l'intermédiaire des surfaces de support se basant sur la pression et les forces de cisaillement agissant sur la peau (Lee & Lishman, 1975). Par exemple, quand un individu marche ou court, le système somatosensoriel suit la distribution de la masse sur les pieds. Cette information peut potentiellement être utile dans la perception des accélérations relatives au sol se basant sur la pression et les forces de cisaillement agissant sur la peau (Lee & Lishman, 1975). De même, en accélérant vers l'avant dans une voiture, le système somatosensoriel nous fournit l'accélération du corps entier en se basant sur la pression et les forces exercées sur le dos et les fesses d'un individu relativement au siège (générées par l'inertie et les vibrations du véhicule).

Le système auditif

Le système auditif, à un degré moindre, est également considéré comme étant une source d'information pour la perception du mouvement propre, particulièrement quand l'information visuelle n'est pas disponible (Dodge, 1923; Hennebert, 1960; Riecke & al., 2009, 2005; Våljamäe & al., 2008; et pour une revue voir, Våljamäe, 2009). Ce système utilise les mécanorécepteurs situés dans la cochlée qui répondent aux fréquences et amplitudes des vibrations et des ondes sonores dans l'air (Dodge, 1923). En utilisant cette information, l'auditeur peut capter les changements d'intensité globale comme la différence interaurale (audition binaurale) et les différences d'intensité (Blauert, 1997; Dodge, 1923). Par ailleurs, l'auditeur peut utiliser cette source d'information afin de localiser spatialement la distance et la direction d'une source sonore et d'en dériver une information prospective sur son mouvement propre (Dodge, 1923; Kapralos & al., 2004; Lackner, 1977). Toutefois, il est important de noter que la plupart des contributions auditives à la perception du mouvement propre ont été montrées comme étant minimales pour cette expérience lorsque des informations visuelles sont présentes (Larsson & al., 2004; Lackner, 1977).

1.1.4 Le flux optique est-il réellement utilisé ?

Comme nous l'avons décrit dans le Chapitre 1.1.1, le flux optique peut fournir des informations riches en ce qui concerne le mouvement propre d'un observateur. La question se pose alors de savoir si l'animal utilise vraiment ou non cette information pour contrôler sa locomotion. Dans la littérature les chercheurs ont principalement investigué l'influence de différents champs de flux optique sur le comportement à la fois des insectes mais aussi chez l'Homme notamment à travers la perception de la direction du déplacement et de la vitesse de déplacement. En voici quelques exemples.

Srinivasan, Zhang, Lehrer & Collett (1996) se sont posés la question de savoir quels indices présents dans le flux optique une abeille pouvait utiliser pour contrôler son vol. Via une série d'expérimentations, ces chercheurs ont montré que lorsqu'elles se déplacent les abeilles se positionnent au milieu des obstacles présents dans l'environnement dans le but d'équilibrer la vitesse des images projetées sur leurs rétines. Ce comportement leur assure donc d'être aux distances maximales des obstacles de l'environnement, car la vitesse se voit augmentée avec la diminution de la distance à laquelle se trouve l'objet par rapport à l'observateur. Ces mêmes chercheurs ont également observé que les abeilles diminuent leur vitesse de vol lorsqu'elles doivent franchir un passage étroit (e.g., un tunnel) permettant ainsi le maintien de la vitesse de l'image projetée sur la rétine (Serres & al., 2008; Serres & Ruffier, 2017). Ce mécanisme

qui consiste à maintenir la vitesse de l'image rétinienne constante permet à ces insectes de diminuer leur vitesse de vol lorsqu'ils atterrissent sur une surface horizontale. Cette même stratégie est utilisée dans le contrôle de la vitesse de marche des abeilles (Schöne, 1996).

Un autre exemple nous montre que, après avoir trouvé une source de nourriture, les abeilles informent leurs congénères à propos la direction ainsi que de la distance à laquelle se trouve cette source de nourriture en "dansant". Dans une étude de Esch & al. (2001) les abeilles volaient à travers un tunnel étroit de 8 cm, créant une grande quantité de flux rétinien, jusqu'à atteindre une source de nourriture située à 11 m. La durée moyenne de la danse des abeilles, permettant d'informer leurs congénères de la distance à laquelle se trouvait la nourriture, était de 358 ms. Pour les autres abeilles qui n'avaient pas volé dans ce tunnel étroit mais dans un espace ouvert, une danse d'une durée de 358 ms correspondait une distance de 72 mètres. Les auteurs de cette étude ont alors conclu que l'odométrie visuellement guidée transcrivait de manière erronée la distance de vol du fait de l'étroitesse du tunnel qui provoquait une augmentation la quantité de flux projeté sur la rétine des premières abeilles. Dans un autre ensemble d'expériences, Esch & Burns ont entraîné des abeilles à voler jusqu'à atteindre une source de nourriture à une distance de 70 mètre de la ruche (Esch & Burns, 1995, 1996). Quand la nourriture était placée au niveau du sol, les abeilles butineuses indiquaient correctement la distance aux abeilles restées à la ruche. Lorsque la nourriture était élevée à 90 mètres du sol, la distance de vol passait de 70 à 114 mètres mais les abeilles butineuses indiquaient, *via* leur danse, une distance de vol de seulement 25 m. Dans cette expérience la quantité de flux optique était réduite étant donné l'augmentation de la distance des abeilles au sol. Les résultats de ces trois expériences (Esch & Burns, 1995, 1996; Esch & al., 2001) montrent que la distance indiquée par les abeilles butineuses dépendent fortement de l'environnement entre la ruche et la source de nourriture. Lors de conditions normales, les erreurs de navigation sont évitées étant donné que les premières abeilles butineuses – celles qui transmettent l'information de distance – et les abeilles butineuses suivantes – celles qui utilisent cette information – évoluent dans le même environnement. Les premières et les suivantes sont en situations naturelles confrontées à la même quantité de flux rétinien. Ces résultats montrent que les abeilles indiquent la quantité de flux rétinien plutôt que la distance parcourue.

Dans leur étude Ronacher & Wehner (1995) entraînent des fourmis du désert, *Cataglyphis fortis*, à marcher dans un tunnel jusqu'à atteindre une source de nourriture située à 10 m. Sous le sol en plexiglas du tunnel était placée une texture constituée de bandes noires et blanches pouvant être visible par les fourmis. Cette texture pouvait bouger à différentes vitesses dans la même direction ou dans la direction opposée à la direction du déplacement de

la fourmi afin de faire varier le flux optique perçu. Quand la texture n'était pas déplacée, les fourmis parcouraient 9.5 m avant de commencer à chercher la nourriture. Quand la texture était déplacée dans la même direction que les fourmis, celles-ci commençaient à chercher la nourriture après avoir parcouru plus de 10 m (en fonction de la vitesse à laquelle défilait la texture). A l'inverse, lorsque la texture défilait dans le sens opposé à des fourmis, cela entraînait une diminution de la distance parcourue par celles-ci. Ces résultats montrent que les fourmis utilisent leur perception du flux optique pour estimer la distance parcourue plutôt que des indices kinesthésiques.

Perception de la direction

Lorsque nous nous déplaçons selon une trajectoire rectilinéaire, la direction instantanée du déplacement coïncide avec le foyer d'expansion optique. De précédentes études ont montré que les observateurs peuvent détecter la position du foyer d'expansion¹ avec une précision médiocre de ($\simeq 10^\circ$: Llewellyn, 1971; Johnston & al., 1973) alors que le contrôle lié à la locomotion requiert une précision de 4° (Cutting & al., 1992). Toutefois, ces premières constatations ont été remises en cause par les travaux de William Warren et de ses collaborateurs, en utilisant des procédures psychophysiques. Ils ont simulé des trajectoires rectilignes en affichant des points en mouvement sur un écran. Les sujets devaient estimer la direction visuellement spécifiée du déplacement simulé. Les résultats montrent que la perception de la direction du déplacement peut être perçue avec une grande précision ($\simeq 1^\circ$: Warren & Hannon, 1988). Ces jugements directionnels ne semblent pas liés à l'information locale (le foyer d'expansion), mais plutôt à l'information intégrée sur l'ensemble du champ visuel puisque l'augmentation du nombre de points sur l'écran induit une diminution des seuils perceptifs (Warren & Hannon, 1988; Warren & al., 1989) alors qu'un bruit directionnel dégrade fortement ces seuils (Warren & al., 1991a). Pourtant, les performances perceptives sont meilleures lorsque l'information à proximité du foyer d'expansion est disponible (Crowell & Banks, 1993). Contrairement aux mécanismes devection (ou sensation de mouvement propre visuellement induit; voir Chapitres 1.1.5) qui ont besoin de quelques secondes pour être perçus, la perception de la direction du déplacement est extrêmement rapide (400 ms, Crowell & al., 1990; Hooge & al., 1999) ce qui suggère que ces deux mécanismes ont des origines distinctes. Les observateurs sont donc capables de percevoir une direction de déplacement visuellement spécifiée lorsque le déplacement est rectilinéaire. Les observateurs sont également précis lorsqu'ils doivent juger de la direction d'une trajectoire curvilinéaire (Warren & al., 1991b; Turano & al., 1994), même si le foyer d'expansion n'existe plus (Regan & Beverley, 1982).

1. Les sujets devaient pointer la direction de leur déplacement

Perception de la vitesse

Le flux optique semble également être utilisé afin de percevoir la vitesse du déplacement propre. Deux principales informations présentes dans le flux optique sont susceptibles d'être utilisées (Larish & Flach, 1990). La première – la vitesse globale du flux optique – correspond à la vitesse angulaire des éléments de texture selon une direction visuelle donnée. Elle spécifie la vitesse linéaire de déplacement en unité d'altitude (*i.e.* elle est inversement proportionnelle à la distance au plan du sol du point d'observation) et est indépendante de la densité de texture de l'environnement. La seconde information correspond à la fréquence temporelle des discontinuités optiques locales liées aux éléments de texture. Elle est indépendante de l'altitude du point d'observation mais dépend de la densité de texture. Larish & Flach (1990) ont montré que ces deux informations sont utilisées de concert pour percevoir la vitesse du déplacement.

1.1.5 La vection : preuve de l'importance du flux optique dans la perception du mouvement propre

Le phénomène de vection est l'expérience subjective, ou sensation, de mouvement propre. Ce terme est particulièrement utilisé pour référer à la sensation de mouvement propre induite visuellement (Dichgans & Brandt, 1978). Il est connu depuis longtemps que la vection peut être induite chez un observateur physiquement stationnaire et que généralement cette illusion de mouvement se réalise dans la direction opposée à la stimulation visuelle (Andersen, 1986; von Helmholtz, 1925). Helmholtz fût le premier à décrire ce type de sensation alors qu'il se tenait debout sur un pont et regardait une rivière couler juste en dessous. Après un court moment, Helmholtz déclarait avoir eu la sensation de se déplacer dans la direction opposée à la direction réelle du flux de la rivière et que la rivière était maintenant stationnaire. Un autre exemple est couramment cité dans la littérature et est informellement connu sous le nom de "l'illusion du train". Cette illusion se déroule lorsqu'un observateur est assis dans un train stationnaire et que le train adjacent sort de la gare. Dans cette situation, l'observateur expérimente généralement l'illusion de mouvement propre dans la direction opposée à celle du train voisin. Si le mouvement induit par la vision est rotatoire on parlera de vection circulaire, si c'est un mouvement de translation on parlera de vection linéaire (Dichgans & Brandt, 1978), et s'il s'agit d'un mouvement suivant une trajectoire courbe, on parlera de vection curvilinéaire (Sauvan & Bonnet, 1995). En particulier, Dichgans & Brandt (1978) partent de l'hypothèse que l'illusion de mouvement propre de la vection provient du même mécanisme physiologique que celui qui maintient la perception du mouvement réel du corps

à vitesse constante. A la base du mécanisme de maintien de la perception du mouvement, ces auteurs postulent que les afférences visuelles et vestibulaires sont fusionnées très tôt, de telle sorte que lorsque les yeux sont ouverts, la vision compense directement les déficiences du message vestibulaire.

Les conflits sensoriels

Les modèles de conflits sensoriels concernant la vection ont été fréquemment modifiés et affinés durant les dernières années (voir [Palmisano & al., 2011](#), pour une revue des théories de conflits sensoriels). Ces modèles de conflits sensoriels ([Reason, 1978](#); [Reason & Brand, 1975](#); [Oman, 1982](#)) se sont originellement proposés d'expliquer l'étiologie et ont été utilisés afin de mieux comprendre la perception et le contrôle du mouvement propre, incluant le phénomène de vection. De manière générale ces théories suggèrent qu'une stimulation multi-sensorielle inconsistante nuit à la sensation de vection. [Zacharias & Young \(1981\)](#) suggéraient qu'une simulation visuelle de mouvement propre à vitesse constante était susceptible d'induire une plus forte illusion de mouvement propre car elle produirait le moins de conflit visuo-vestibulaire chez un observateur stationnaire.

Plusieurs études sur la vection linéaire semblent soutenir cette explication basée sur le conflit sensoriel. Par exemple, [Giannopulu & Lepecq \(1998\)](#) ont montré que le système vestibulaire était plus sensible aux mouvements physiques de la tête en translations horizontales plutôt qu'en translations verticales. Ils affirmaient que cette différence de sensibilité était responsable des différences de résultats obtenus, que la latence d'apparition de la sensation de vection est plus courte lorsque la stimulation est verticale que lorsqu'elle est horizontale. De même, [Bonato & al. \(2008\)](#) ont constaté que des patterns de flux optique en constante expansion (générant que de minimes ou transitoires conflits sensoriels) induisaient de plus fortes sensations de vection en profondeur chez les observateurs stationnaires que des patterns de flux optiques alternant entre l'expansion et la contraction (générant davantage de conflit sensoriel).

1.1.6 La simulation d'un point de vue fluctuant ou oscillant

Comme nous venons de le voir, selon les théories des conflits sensoriels, un pattern de flux optique simulant des changements en termes de direction et de vitesse de mouvement propre devrait générer des conflits sensoriels soutenus chez un observateur stationnaire, qui à son tour devrait empêcher l'induction d'une sensation de vection convaincante. [Palmisano, Gillam & Blackburn \(2000\)](#) ont testé cette prédiction en présentant des patterns de flux op-

tiques fluctuants² et non-fluctuants à de observateurs stationnaires (Figure 1.6). Ces deux types de flux optiques contenaient une composante de flux radial identique, ce qui simulait un mouvement linéaire vers l'avant à vitesse constante. Toutefois, les affichages fluctuant contenaient une composante de flux additionnelle qui simulait continuellement et aléatoirement une fluctuation horizontale et/ou verticale du point de vue de l'observateur (similaire aux effets des secousses d'une caméra).

Contrairement aux prédictions des théories du conflit sensoriel, Palmisano & al. (2000) ont trouvé que la vection induite par : (i) un point de vue fluctuant démarrait plus tôt et durait plus longtemps qu'une vection induite par un point de vue non-fluctuant (même si ces fluctuations devaient augmenter considérablement le niveau de conflit sensoriel) ; et (ii) les points de vue simulant la combinaison de fluctuations horizontales et verticales n'étaient pas significativement différents de ceux induits par des points de vue en fluctuation juste autour d'un axe (même si les conditions qui présentaient des fluctuations autour de deux axes généraient davantage de conflit sensoriel).

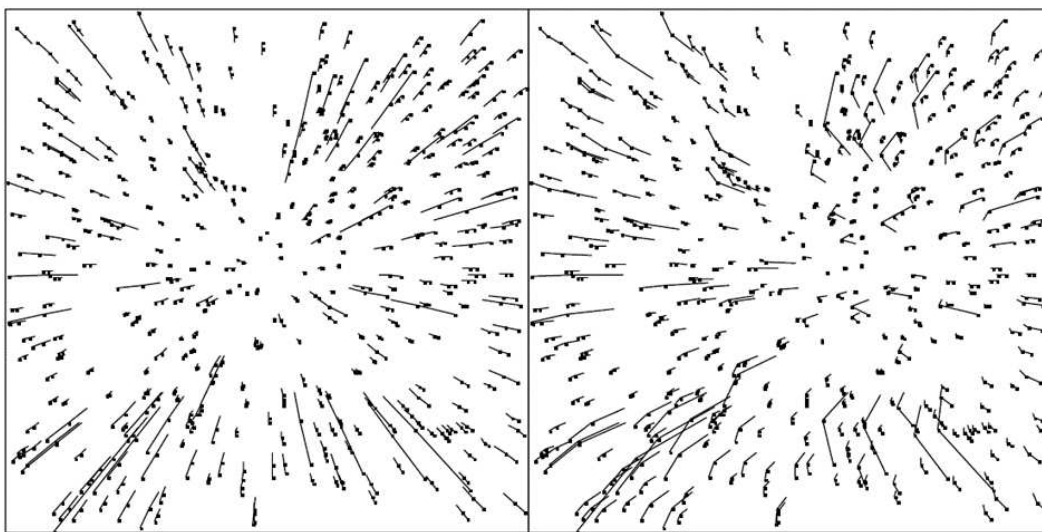


Figure 1.6 – Représentations des champs de vitesse d'un flux optique radial sans fluctuations (à gauche) et d'un flux optique présentant une perspective cohérente de fluctuations (à droite). Adapté de Palmisano & al., 2011.

Palmisano & al. (2003) décrivaient la simulation de point de vue fluctuant comme une "fluctuation cohérente et en perspective" afin de le distinguer de : (i) la "fluctuation non-

2. Un point de vue fluctuant réfère à un pattern de flux optique spécifique simulant les effets de "fluctuations" visuelles induites par les petits mouvements de la tête d'un observateur. Par exemple, si à un pattern de flux optique radial en expansion simulant un mouvement linéaire vers l'avant sont ajoutées les conséquences visuelles des mouvements de tête haut-bas observés lors de la marche.

cohérente en perspective", dans laquelle tous les objets fluctuaient indépendamment les uns des autres (semblable au flux présent lorsque nous conduisons dans une tempête de neige – voir Figure 1.7 à gauche) ; et (ii) une "fluctuation cohérente sans perspective", dans laquelle tous les objets fluctuaient de la même manière, sans prendre en compte la simulation en profondeur de leur emplacement (semblable à un flux 3-D affiché sur un écran qui serait déplacé de haut en bas ou de gauche à droite – voir Figure 1.7 à droite). Ces auteurs ont trouvé que si la fluctuation était incohérente ou si il n’y avait pas de perspective alors la sensation de vection en profondeur induite par le flux radial était altérée. Ainsi, dans cette étude, seule la fluctuation cohérente et en perspective semblait améliorer l’expérience de vection en profondeur induite par un flux radial.

Des recherches subséquentes ont montré que la simulation de points de vue fluctuants horizontalement et verticalement ne permettait pas seulement de réduire le temps d’apparition de la vection et d’augmenter sa durée mais également d’augmenter l’intensité perçue et la vitesse perçue de la vection vers l’avant (ou vers l’arrière) induite par le pattern de flux optique (Palmisano & al., 2003, 2008; Palmisano & Kim, 2009; Palmisano & Chan, 2004). Cette simulation de point de vue fluctuant a été montrée comme n’induisant que de manière modeste les vections horizontales et verticales (*i.e.* sans flux radial) ce qui démontre que la vection peut être induite lors de désaccords extrêmes entre l’activité vestibulaire réelle et attendue (Palmisano & al., 2003).

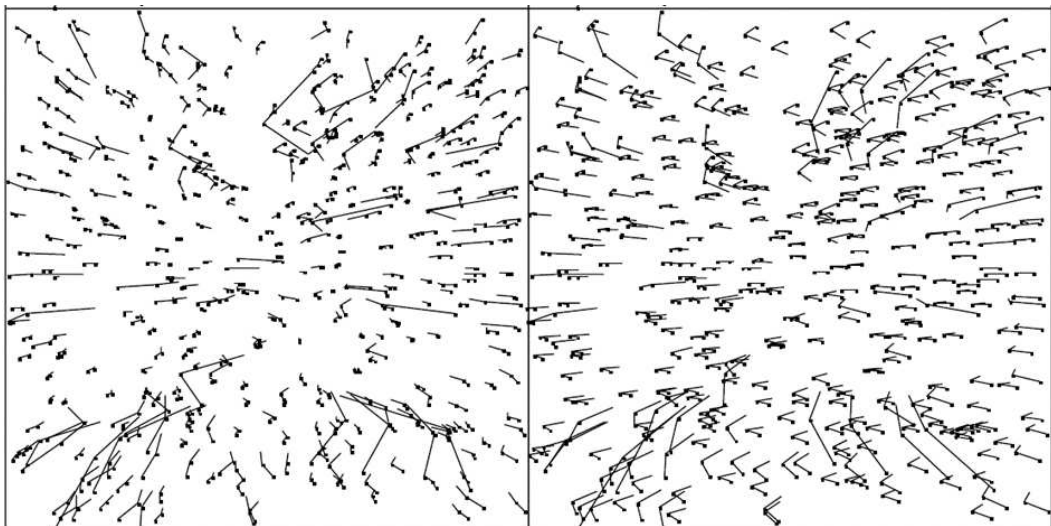


Figure 1.7 – Représentations des champs de vitesse d’un flux optique présentant des fluctuations horizontales incohérente avec perspective (à gauche) et un flux optique présentant des fluctuations horizontales mais cette fois ci sans perspective (à droite). Adapté de Palmisano & al., 2011.

De plus, alors que les points de vue fluctuants horizontaux et verticaux ont été montré comme améliorant la vection en profondeur, le point de vue fluctuant sur la profondeur semble avoir moins (ou des fois pas) d'effet sur l'expérience de vection en profondeur (Palmisano & al., 2008). Ainsi, il semblerait que cette fluctuation du point de vue trouve son plus grand effet concernant la vection quand celui-ci est orthogonal à la composante principale de la simulation visuelle du mouvement propre (Palmisano & al., 2008; Nakamura, 2010). En accord avec cette notion, les simulations de fluctuations verticales et en profondeur (et non horizontale) du point de vue ont toutes les deux montré qu'elles amélioreraient la vection latérale induite par un pattern lamellaire de flux optique.

De manière similaire à l'avantage montré concernant la fluctuation du point de vue sur l'expérience de vection, l'ajout d'un point de vue oscillant³ (horizontalement et/ou verticalement) à un flux optique simulant un mouvement visuel vers l'avant est montré comme ayant des effets semblables (Kitazaki & Sato, 2003; Palmisano & Kim, 2009; Palmisano & al., 2008; Nakamura, 2010; Palmisano & al., 2007). Seulement une étude (Palmisano & al., 2008) s'est intéressée à comparer la vection induite par un point de vue fluctuant (aléatoire) et un point de vue oscillant (périodique). Malgré les différences observées entre ces oscillations en termes d'amplitude et de fréquence, les auteurs de cette étude ont montré que ces deux types de perturbations amélioreraient de manière remarquablement similaire la sensation de vection en profondeur par une diminution de la latence et une augmentation de la vitesse de vection perçue.

Les études précédemment citées montrent toutes des effets des simulations de fluctuations et oscillations de la tête sur l'expérience de vection. Plus récemment, Palmisano et ses collègues ont également examiné les effets que pouvaient avoir l'ajout des effets des oscillations angulaires des yeux à un flux radial (Kitazaki & Hashimoto, 2006; Kim & al., 2012). Kim & al. (2012) montrèrent que simuler les oscillations angulaires horizontales des yeux améliorerait la vection en profondeur de manières similaires aux oscillations linéaires horizontales de la tête. De la même manière, Kitazaki & Hashimoto (2006) reportèrent que la simulation de l'oscillation verticale des yeux améliorerait de la même façon l'expérience de vection en profondeur.

3. Un point de vue oscillant réfère à un pattern de flux optique spécifique simulant les effets des "oscillations" visuelles pouvant être induites par les mouvements de la tête d'un observateur lors de la marche. Un point de vue oscillant diffère d'un point de vue fluctuant de par sa rythmicité et ses plus basses fréquences.

Conclusion

Alors que l'origine précise des effets d'un point de vue oscillant sur la perception du mouvement propre reste flou, il semble y avoir quelques explications plus probantes que d'autres. Certaines recherches suggèrent qu'un point de vue oscillant améliore la sensation de mouvement propre en puisant dans des processus spécialisés et utilisés pour percevoir des patterns de flux optique survenant dans des conditions naturelles de mouvements propres (Bubka & Bonato, 2010; Palmisano & al., 2011). Alors que des recherches suggèrent que la simulation d'un point de vue oscillant pourrait améliorer la vection par l'augmentation de la rigidité perçue du flux optique (Nakamura, 2010), d'autres preuves suggèrent que le mécanisme sous-tendu à cette amélioration serait l'augmentation des mouvements rétiniens (Palmisano & Kim, 2009) ou encore la réduction de l'adaptation à la composante radiale du flux optique (Kim & Khuu, 2014; Palmisano & al., 2014).

Les effets d'un point de vue fluctuant ou oscillant sur la perception visuelle du mouvement propre ne peuvent donc pas être expliqués par l'existence d'un conflit sensoriel (conflit visuo-vestibulaire). Cependant, au cours de ces dernières années un grand nombre d'explications alternatives ont été proposées et testées. Les explications perceptuelles et neuro-physiologiques les plus remarquables seront exposées dans le Chapitre 3.



1.2 Mesure de la perception du mouvement propre

Comme nous l'avons déjà vu précédemment, le terme d'intégration de trajet décrit notre habilité à pouvoir mettre à jour notre propre position relativement au point de départ de notre déplacement locomoteur. Cela nous permet, en se basant sur les signaux générés par la locomotion, d'estimer des distances parcourues et des changements d'orientation lorsque nous explorons un environnement. Ces signaux peuvent provenir de références externes (*e.g.*, points de repère) ou d'informations auto-générées par la locomotion (*e.g.*, proprioceptives, vestibulaires ou des signaux visuels (flux optique)). Une des principales questions de la cognition spatiale concerne les mécanismes sous-jacents à la perception des distances. L'Homme peut potentiellement utiliser différentes sources d'information afin d'estimer les distances. A cet égard, la littérature distingue classiquement les informations dynamiques et les informations statiques, selon que ces informations sont extraites (ou non) du mouvement propre de l'organisme le long de la distance à estimer (Sun & al., 2004a).

Les études qui portent sur la contribution des informations statiques interprètent les mécanismes sous-jacents à la perception des distances comme étant équivalents à ceux qui sont impliqués dans la perception de la profondeur. Dans cette approche, l'information qui contribue à l'estimation des distances est principalement visuelle (Mossio & al., 2008). Les indices de profondeurs contenus dans une scène immobile, comme par exemple une image, sont indistinctement appelés indices statiques ou indices picturaux (Goldstein, 2007). Cutting & Vishton (1995) en ont nommé cinq : l'occlusion, la taille relative, la densité relative, la hauteur du champ de vision et la perspective aérienne. Par exemple, la taille relative d'un objet peut donner une information sur la distance absolue de cet objet, si la taille de cet objet est connue de l'observateur. Dans une approche alternative, la perception de la distance peut être plutôt considérée comme la perception de la distance parcourue, s'appuyant sur un processus d'informations dynamiques générées par le mouvement propre d'un observateur (Gibson, 1979) (voir le Chapitre 1.1, concernant les différentes informations permettant d'estimer la distance parcourue).

Ces deux approches, "perception de la distance" et "perception de la distance parcourue" sont en fait complémentaires, dans la mesure où l'humain est capable d'estimer les distances par traitement à la fois d'informations statiques mais aussi dynamiques afin de répondre aux besoins de différentes situations dans lesquelles seule une partie des indices pourrait être disponible. Plusieurs méthodes visent à comprendre quelle est l'importance de chacun de ces indices, statiques ou dynamiques, dans la perception de l'espace qui nous entoure. Nous nous focaliserons particulièrement sur la contribution des indices visuels dynamiques - pouvant

être générés par le déplacement d'un individu - dans la perception de la distance parcourue.

1.2.1 Comment mesurer la perception de la distance parcourue ?

L'approche classique ayant pour objectif de comprendre de quelle manière une modalité sensorielle en particulier contribue à la perception du mouvement propre est d'éliminer les autres informations sensorielles afin d'évaluer un comportement en condition sensorielle réduite. C'est en effet un premier pas important afin de comprendre quelles informations sont nécessaires et/ou suffisantes pour percevoir de manière précise son propre mouvement. Le comportement peut alors être mesuré, par exemple, lorsque des observateurs stationnaires font face à une scène visuelle présentant une plus ou moins grande quantité d'informations (visuelles) en l'absence d'informations provenant d'autres modalités sensorielles. Il est également possible d'évaluer un comportement lors d'un déplacement en l'absence complète de vision (*e.g.*, marcher les yeux bandés ou être déplacé passivement).

Certains chercheurs ont étudié des conditions dans lesquelles les observateurs n'avaient pas accès aux informations visuelles et dans lesquelles seules étaient disponibles les informations endogènes induites par le mouvement (*e.g.*, les informations inertielles et proprioceptives). Il a été clairement établi que les humains sont capables de reproduire la distance qui les sépare d'une cible préalablement visible en marchant sans vision (Fukushima & al., 1997; Loomis & al., 1992; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001; Rieser & al., 1990; Sun & al., 2004b). Des participants peuvent également pointer continuellement une cible stationnaire préalablement vue lorsqu'ils sont en train de marcher dans une direction donnée (Campos & al., 2009; Loomis & al., 1992). Il a été démontré que des individus sont capables d'estimer l'information de distance à travers une tâche de marche les yeux bandés (Ellard & Shaughnessy, 2003; Klatzky & al., 1998; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001; Sun & al., 2004b). Dans une étude récente Durgin & al. (2009) se sont intéressés à regarder spécifiquement les mécanismes à travers lesquels l'information proprioceptive pouvait être utilisée pour estimer l'amplitude du mouvement propre. Leurs résultats suggèrent que l'intégration du pas pourrait être une forme d'odométrie utilisée par l'être humain (même lorsqu'il n'est pas permis de compter les pas). De tels mécanismes sont similaires à ceux précédemment montrés comme étant utilisés par des insectes terrestres tel que les fourmis du désert (Wittlinger & al., 2006). Il y a pourtant quelques évidences montrant que l'intégration du pas serait susceptible d'accumuler du bruit et pourrait donc être pertinente seulement pour les trajets les plus courts (Cheung & al., 2007).

Ces dernières années, avec l'émergence de la réalité virtuelle et du meilleur contrôle des

stimulations visuelles, de nombreuses études se sont focalisées sur la contribution des indices visuels dynamiques dans la perception de la distance parcourue, en les dissociant des autres informations dynamiques. En effet, une grande partie des travaux réalisés sur la perception visuelle du mouvement propre porte spécifiquement sur la capacité que peuvent avoir des observateurs à utiliser uniquement le flux optique afin de percevoir efficacement leur propre mouvement en dégradant plus ou moins l'information visuelle entrante (par exemple en présentant un environnement virtuel constitué uniquement de points ou un environnement virtuel réaliste). A travers ces études il a été montré que les individus savent relativement bien utiliser les informations visuelles dynamiques pour évaluer et/ou reproduire des distances parcourues visuellement (Bremmer & Lappe, 1999; Frenz & al., 2003; Frenz & Lappe, 2005; Redlick & al., 2001; Sun & al., 2004a) et pour mettre à jour leur position dans l'espace relativement à des repères (Riecke & al., 2002). D'autres études ont montré que le flux optique pouvait également être utilisé afin d'estimer bien d'autres caractéristiques d'un déplacement incluant la direction (Warren & Hannon, 1988; Warren & al., 2001), et la vitesse (Larish & Flach, 1990; Sun & al., 2003) du mouvement dans l'espace. Le flux optique peut également être utilisé afin d'estimer le "time to contact" avec un objet de l'environnement (Lee, 1976). Les caractéristiques de la *sensation de mouvement propre induite visuellement*, plus connu sous le nom de vection (Chapitre 1.1.5), ont également suscité beaucoup d'intérêt car en effet ce phénomène met en évidence l'importance de la vision dans la perception du mouvement propre (Dichgans & Brandt, 1978; Howard, 1986; Palmisano & al., 2015).

1.2.2 Études portant sur la perception de la distance parcourue

Berthoz, Israël, Georges-François, Grasso & Tsuzuku (1995) ont voulu tester si des participants pouvaient reproduire une distance parcourue en utilisant seulement les informations vestibulaires et proprioceptives. Des sujets humains les yeux bandés étaient déplacés passivement sur un robot sur différentes distances (2, 4, 6, 8, et 10m) et selon différents profils de vitesse, e.g. sinusoidaux ou triangulaires. Après la fin du mouvement, la tâche des sujets était de reproduire activement la distance parcourue perçue en pilotant le robot à l'aide d'un joystick. Les sujets ont montré qu'ils pouvaient reproduire de manière très précise la distance parcourue. Leur stratégie était de copier le profil de vitesse du premier déplacement.

Witmer & Kline (1998) furent parmi les premiers chercheurs à vouloir observer l'estimation de la distance parcourue en environnement virtuel. Ils examinèrent les effets d'indices de mouvement, de modes de navigation, et de vitesse de mouvement sur l'estimation de la distance parcourue. Les participants voyaient l'environnement virtuel via un visio-casque (Head-mounted display – HMD) et se tenaient debout sur un tapis roulant. La tâche était de

naviguer dans l'environnement sur différentes distances allant de 3 à 100 mètres, *via* trois méthodes différentes. Par la suite, les participants devaient donner une estimation verbale de la distance parcourue. Les trois formes de déplacement testées étaient réalisées *via* : un joystick, un tapis roulant, et un mouvement passif contrôlé par l'expérimentateur. Les vitesses de déplacements étaient de 0.45 m.s^{-1} ou bien de 0.9 m.s^{-1} (pour la condition sur tapis roulant, les participants étaient incités à marcher plus vite ou moins vite si leur vitesse se trouvait en dehors d'une marge de + ou - 10% de la vitesse prédéfinie). Les résultats ont montré que les participants sous-estimaient la distance parcourue (leurs estimations verbales étaient d'environ 67% de la distance réellement parcourue) et qu'aucune différences ne pouvait être observée entre les trois méthodes de déplacement. Les auteurs ont alors suggéré que cette non-différence entre les conditions – alors que la condition tapis roulant procurait des informations proprioceptives supplémentaires – pouvait s'expliquer par le fait que les participants devaient en même temps se concentrer sur leur vitesse de marche pour ne pas s'écarter de la marge de 10%. Cette tâche secondaire pouvait alors les distraire et par conséquent réduire leur précision concernant la tâche primaire. A l'inverse, les résultats montraient une différence significative dans l'estimation des distances parcourues à travers les deux vitesses et dans les trois modes de déplacement. Les participants qui se déplaçaient à la vitesse la plus faible donnaient des réponses significativement plus précises que les participants confrontés à la vitesse la plus élevée. Les auteurs ont alors suggéré que le temps de parcours pouvait être responsable de ce résultat, dans le sens où les participants devaient assimiler les temps de déplacement plus longs à des distances plus longues, et par conséquent des estimations plus grandes.

Kearns, Warren, Duchon & Tarr (2002) ont quant à eux étudié le rôle du flux optique et des informations endogènes (vestibulaires et proprioceptives) sur une tâche de retour à un point de départ (homing task) en environnements virtuel. Ils ont utilisé une tâche d' "*achèvement de triangle*" (*triangle-completion task*) dans laquelle les participants marchaient les yeux ouverts pour atteindre une première cible, ensuite ils devaient effectuer un virage pour voir et marcher vers une seconde cible, toujours les yeux ouverts. Après avoir atteint cette seconde cible, ils fermaient les yeux, se tournaient et tentaient de retourner au point de départ. Six types de triangles étaient testés dans cette étude. Tous ces triangles avaient leur premier côté de taille identique (4.25 m), par contre la longueur du second côté variait (2.25 ou 4.25 m), et l'angle formé par ces deux côtés pouvait également varier (60, 90, ou 120 degrés). Dans les expériences 1 et 2, un joystick était utilisé pour naviguer dans l'environnement virtuel. Les résultats de ces deux expériences ont montré que les participants pouvaient utiliser le flux optique pour réaliser une tâche d'intégration de trajet. Ces résultats ont également montré qu'un flux optique rotationnel provoquait différents types d'erreurs perceptives par rapport

à un flux optique translationnel. Dans une troisième expérience les participants marchaient réellement dans ce même environnement virtuel. Les résultats ont indiqué que l'intégration de trajet pouvait être réalisée par l'intégration du flux optique, mais quand des informations endogènes étaient présentes (vestibulaire et proprioceptive) celles-ci semblaient dominer.

Redlick, Jenkin & Harris (2001) ont cherché à savoir si le flux optique seul était suffisant afin d'estimer de manière précise la distance parcourue. Dans leur étude l'environnement virtuel était un couloir constitué de bandes verticales colorées dont les couleurs variaient dans le temps afin d'éviter aux participants de prendre des repères. Le sol et le plafond étaient quant à eux non-texturés. Cet environnement était présenté aux participants *via* un visio-casque sans stéréo. Pour chaque essai, une cible apparaissait à une des quatre distances suivantes : 4, 8, 16, et 32 mètres. Quand les participants étaient prêts ils pouvaient, en cliquant sur un bouton, déclencher à la fois la disparition de la cible et le mouvement de l'environnement dans leur direction. La tâche était de cliquer une seconde fois sur le bouton lorsque qu'ils pensaient avoir atteints la position de la cible préalablement visible. Le flux défilait soit selon cinq vitesses constantes (0.4, 0.8, 1.6, 3.2, ou 6.4 m.s⁻¹) soit selon six accélérations (0.025, 0.05, 0.1, 0.2, 0.4, 0.8, ou 1.6 m.s⁻²). Les résultats montraient que lorsque le flux optique avait une vitesse constante ou une accélération inférieure à 0.1 m.s⁻², les participants donnaient leurs réponses avant d'avoir atteint la cible. Les auteurs ont suggéré que si la distance initiale à la cible (la distance égocentrique) était perçue correctement alors les participants surestimaient la distance parcourue. Par exemple, les participants parcouraient en moyenne seulement 20 mètres dans l'environnement pour atteindre une cible initiale à 32 mètres. Mais quand le flux optique avait une accélération plus grande que 0.1 m.s⁻² leurs estimations de la distance parcourue étaient beaucoup plus précises. Les auteurs ont alors conclu que les humains pouvaient utiliser le flux optique pour estimer une distance parcourue. Cependant, les erreurs de distances parcourues à vitesses constantes ou à faible accélération impliquent que les observateurs jugent de manière correcte la distance parcourue seulement quand l'information donnée par le mouvement visuel est approprié.

Frenz & Lappe (2005) ont testé si des observateurs stationnaires pouvaient se construire une représentation interne de la distance parcourue pour ensuite l'estimer de manière correcte. Dans cette étude, l'environnement virtuel était affiché sur un grand écran. Les participants étaient assis sur une chaise dont la hauteur pouvait être ajustée afin que leurs yeux soient pour chacun d'entre eux à la même hauteur (1.6 mètre), il n'y avait ni stéréo, ni parallaxe. La scène représentait un sol texturé. Dans la première expérience, les participants étaient dans un premier temps confrontés à une scène en mouvement dans leur direction qui se stoppait par la suite. Ils devaient dans un deuxième temps, par la manipulation d'une ligne

virtuel présente sur le sol et pouvant être déplacée face à eux dans la profondeur, estimer la distance qu'ils pensaient avoir parcourue visuellement précédemment. Les distances à parcourir allaient de 1.8 à 4.6 mètres. Trois scènes visuels pouvaient leur faire face : avec un sol texturé, avec un sol constitué de 3000 points blancs, et avec un sol constitué de 150 points blancs. Ces trois différentes textures fournissaient trois différents niveaux de flux optique. Les résultats montraient que les participants sous-estimaient significativement la distance parcourue dans les trois conditions de flux optique : 49% avec sol texturé, 33% avec sol constitué de 3000 points, et 24% sol constitué de 150 points. La corrélation très élevée entre la distance parcourue et l'estimation de distance parcourue indiquait que les participants pouvaient distinguer la distance qu'ils venaient de parcourir en se basant uniquement sur le flux optique.

L'objectif de la seconde expérience était d'expliquer les différences de résultats obtenus dans la première expérience et celle de Redlick & al. (2001) car en effet dans la première expérience Frenz & Lappe ont relevé que les sujets sous-estimaient la distance parcourue alors que Redlick & al. relevaient une sur-estimation. Avec le même dispositif que dans l'expérience 1, les auteurs ont reproduit l'étude menée par Redlick : les participants pouvaient dans un premier temps voir une cible, puis cette cible disparaissait et le mouvement du tunnel dans leur direction était déclenché. Ils devaient alors stopper le mouvement de l'environnement lorsqu'ils pensaient avoir atteint la position de la cible préalablement présente. Deux sous-expériences ont été menées : dans l'expérience 2A, les distances étaient les mêmes que celles présentées dans l'étude de Redlick & al. (2001) (4 à 32 mètres) ; dans l'expérience 2B, les auteurs ont repris les distances de leur première expérience (1,8 à 4.6 mètres). Les résultats montraient que les participants sur-estimaient la distance parcourue lors de l'expérience 2A, mais qu'ils les sous-estimaient lors de l'expérience 2B.

La troisième expérience avait pour but d'investiguer différentes méthodes d'estimation de la distance parcourue. Quatre méthodes furent utilisées : 1) *la reproduction active d'un mouvement visuel* : le participant était d'abord confronté à une simulation visuelle de déplacement d'une certaine distance et devait ensuite reproduire cette même distance ; 2) *l'intervalle correspondant (interval matching)* : le participant était d'abord confronté à une simulation visuelle de déplacement d'une certaine distance et devait ensuite placer une ligne pour que l'intervalle entre celle-ci et une autre - fixe - soit équivalent à la distance préalablement parcourue ; 3) *le rapport verbal dont l'unité est la hauteur du point de vue* : le participant parcourait visuellement une distance et devait ensuite rapporter, à l'aide d'une unité lui étant propre, la hauteur de son point de vue, la distance qu'il venait de parcourir ; 4) *la marche les yeux bandés* : le participant parcourait visuellement une distance et devait ensuite essayer de marcher les yeux bandés cette même distance. Les distances s'étendaient de 1 à 6,4 mètres. Les résultats montraient que les participants étaient précis lors de la reproduction active du mouvement visuel (1), mais qu'ils sous-estimaient dans les trois autres conditions.

Ensemble, ces trois expériences suggèrent que le flux optique offre une information utile pour l'estimation de la distance parcourue, et que les participants semblent sous-estimer les courtes distances dans certaines circonstances.

1.2.3 L'utilisation du modèle d'intégration de trajet fuyant

En 2006 Wittlinger, Wehner & Wolf ont démontré l'importance des informations provenant du cycle de marche dans la mise à jour spatiale en examinant les effets que pouvait avoir d'altération de la longueur du pas chez la fourmi du désert. Dans cette étude, les fourmis devaient effectuer un trajet-aller de leur nid à une source de nourriture suivi d'un retour vers leur nid. Les fourmis effectuaient cette tâche avec précision dans des circonstances sensorielles naturelles. Les auteurs de l'étude se sont par la suite intéressés à modifier les longueurs de pas des fourmis en augmentant ou en diminuant la longueur de leurs pattes. Ceci a été réalisé en attachant des échasses aux fourmis ou en enlevant chirurgicalement la partie distale de leurs membres. Lorsque ces manipulations étaient réalisées immédiatement après leur trajet aller (*i.d.*, vers la source de nourriture), les fourmis munies d'échasses dépassaient leur nid lors du trajet-retour alors que les fourmis ayant subi une ablation d'une partie de leurs pattes cherchaient leur nid avant d'avoir réalisé la distance nécessaire pour l'atteindre. Ces résultats suggèrent que les fourmis estiment la distance qu'elles parcourent lorsqu'elles se déplacent pour chercher de la nourriture et utilisent l'association de la longueur de pas et de la distance parcourue pour ensuite retourner vers leur nid. Ces résultats sont supportés par le fait que la précision était de nouveau retrouvée lorsque le trajet-aller et le trajet-retour étaient réalisés sous la même condition de manipulation de la longueur de pas. De manière générale ces résultats montrent que l'intégration de la longueur du pas informe un odomètre interne utilisé par les fourmis pour estimer la distance parcourue.

Chrastil & Warren (2014) ont montré des résultats allant dans le même sens lors d'expérimentations réalisés chez l'Homme. Dans leurs expériences, il était demandé aux participants de réaliser, les yeux fermés, un trajet-aller suivi d'un trajet-retour depuis une position de départ en utilisant soit des modes d'action semblables (*i.e.*, marcher-marcher), soit différents (*i.e.*, marcher-lancer). Leurs résultats montraient que les trajets-allers étaient précis lorsque les modes d'actions étaient similaires mais aboutissaient à des différences de performances lorsque les modes d'actions étaient différents. De plus, lorsque les trajets-allers et retours impliquaient des modes d'actions différents mais avec le même ensemble d'effecteurs (*i.e.*, marcher-galoper), les différences de performances observées lors des trajets-retours étaient attribuées aux différentes caractéristiques engendrées par ces différentes formes locomotion bipodales.

De manière générale les résultats de ces études soutiennent le fait que l'estimation de la distance parcourue se réalise grâce à des informations de type endogènes comme les informations idiothétiques ou encore les conséquences visuelles des mouvements de la tête lors d'un déplacement locomoteur. Le résultat final de la mise à jour spatiale (*i.d.*, l'estimation de distance parcourue) semble donc lié à la cinématique de la tâche locomotrice, par opposition à une estimation plus extrinsèque de la distance parcourue. Sur cette base de patterns cycliques de mouvements locomoteurs, la mise à jour spatiale est considérée comme un processus itératif (Etienne & Jeffery, 2004; Loomis & Philbeck, 2008). Un modèle qui tente d'expliquer la mise à jour spatiale itérative est le modèle d'intégration de trajet "fuyant" : *the leaky path integration model* (Lappe & al., 2007; Lappe & Frenz, 2009; Lappe & al., 2011) qui formule deux erreurs de performances spécifiques à la tâche. Ces erreurs impliquent pour les participants une sous-estimation perceptuelle lors de la reproduction d'un trajet précédemment parcouru et une sur-estimation perceptuelle lorsque lorsqu'ils doivent se déplacer vers une cible préalablement présente. La base de l'intégration fuyante est que la mise à jour spatiale est continuellement guidée par une variable d'état spécifique à une tâche qui est sujette à une mise à jour erronée due à : (i) une erreur d'estimation à chaque itération de mise à jour, appelé le gain ; et (ii) une erreur d'intégration qui se traduit par une décroissance continue de la variable d'état, appelé taux de fuite. Le modèle se concentre sur ce dernier type d'erreur et suggère que la variable d'état est continuellement sous-estimée pendant l'exécution de la tâche. Ainsi, les erreurs spécifiques à la tâche se produisent parce que la variable d'état lors de la tâche de reproduction de distance représente la distance parcourue cumulée tandis que lors de la tâche dans laquelle il est demandé aux participants de rejoindre une cible préalablement présente la variable d'état représente la distance restante avant d'atteindre cette cible. Afin de mieux comprendre en quoi consiste ce modèle nous vous présentons ci-dessous un résumé d'expérimentations menées par Lappe, Jenkin & Harris publiées en 2007.

Lappe, Jenkin & Harris (2007) ont tenté d'expliquer la raison pour laquelle Redlick & al. (2001) reportaient une sur-estimation des distances parcourues alors que Frenz & Lappe (2005) trouvaient une sous-estimation pour des distances similaires. Les auteurs ont proposé le modèle d'intégration de trajet en fuite (*leaky path integration model*). Ce modèle propose que le participant traque continuellement une variable d'état, comme la distance courante au point de départ (ou encore la distance courante à une cible préalablement présente). Cette variable est mise-à-jour lors de chaque pas de mouvement par une quantité proportionnelle à la taille de ce pas. Cependant, parce que l'intégration est fuyante, un petit pourcentage de la valeur de la variable d'état est déduit à chaque pas (ce modèle sera davantage décrit dans la Section 2.4.1).

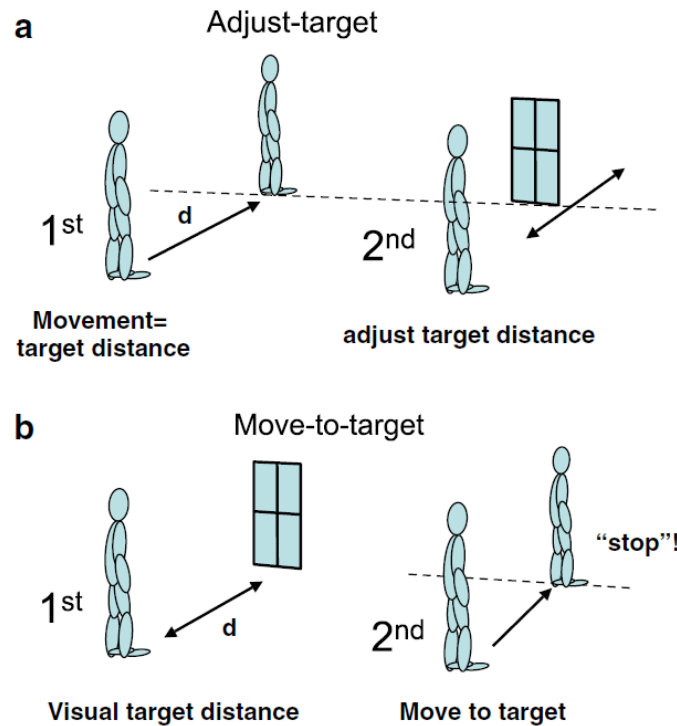


Figure 1.8 – Conditions expérimentales de l'étude de Lappe & al. (2007).
a. Adjust-target condition : les participants, placés dans un tunnel virtuel, étaient confrontés à une simulation visuelle de mouvement vers l'avant d'une distance prédéfinie. Ensuite le mouvement s'arrêtait et les participants devaient déplacer une cible devant eux afin qu'ils en soient séparés de la distance qu'ils venaient de parcourir **b.** Move-to-target condition : Dans la seconde condition les participants pouvaient dans un premier temps voir une cible à une distance prédéfinie, ensuite cette cible disparaissait et le mouvement du tunnel en direction de l'observateur démarrait. Les participants devaient alors, en cliquant sur un bouton, stopper le tunnel lorsqu'ils pensaient avoir atteint la position de la cible préalablement présente.

Dans l'expérience 1, deux conditions étaient testées. Dans la première les participants, placés dans un tunnel virtuel, étaient confrontés à une simulation visuelle de leur propre mouvement vers l'avant d'une distance prédéfinie. Ensuite ce mouvement s'arrêtait et les participants devaient déplacer une cible devant eux afin qu'ils en soient séparés de la distance qu'ils venaient de parcourir (*adjust-target condition* ; Figure 1.8). Dans la seconde condition les participants pouvaient dans un premier temps voir une cible à une distance prédéfinie, ensuite cette cible disparaissait et la simulation de leur propre déplacement vers l'avant démarrait *via* l'initiation du mouvement du tunnel dans leur direction. Les participants devaient alors, en cliquant sur un bouton, stopper le mouvement du tunnel lorsqu'ils pensaient avoir atteint la position de la cible préalablement présente (*move-to-target condition* ; Figure 1.8).

Les distances variaient de 2 à 64 mètres et la vitesse de défilement de l'environnement pouvait être de 0.5, 1, 2, ou 4 m.s⁻¹. Les résultats montraient que dans la première condition (*adjust-target condition*) les participants donnaient en moyenne une estimation égale à 90% de la distance parcourue. Et dans la seconde condition (*move-to-target condition*), les participants stoppaient en moyenne le mouvement de l'environnement après avoir parcourue environ 90% de la distance à laquelle se trouvait la cible. Les auteurs ont interprété les résultats comme indiquant une sous-estimation de la distance parcourue pour la première condition, et une surestimation de la distance parcourue pour la seconde condition.

Les auteurs ont expliqué ces résultats grâce au modèle d'intégration de trajet fuyant. En effet ce modèle explique à la fois la sous-estimation dans la première condition (*adjust-target*) et la sur-estimation dans la deuxième condition (*move-to-target*) avec les mêmes paramètres. Cela s'explique du fait que la fuite s'applique sur l'estimation actuelle de la distance parcourue pour la condition *adjust-target*, alors qu'elle s'applique sur l'estimation de la distance actuelle à la cible dans la condition *move-to-target*.

1.2.4 Conclusion

Beaucoup de travaux ont été menés afin de comprendre quelle information sensorielle est nécessaire ou suffisante pour la navigation et pour la perception du mouvement propre. Par exemple, beaucoup d'études se sont intéressées à comprendre comment les informations inertielles provenant de l'appareil vestibulaire sont utilisées afin de mettre à jour notre propre position dans l'espace lorsque nous subissons un mouvement ayant une simple trajectoire linéaire ou curvilinéaire (Berthoz & al., 1995; Bertin & Berthoz, 2004; Harris & al., 2000; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001), ou encore lorsque ce parcours est plus complexe. Notre capacité à utiliser uniquement le flux optique afin d'estimer de manière précise différents aspects de notre mouvement propre (*e.g.*, distance, vitesse, direction) a également été investigué à travers de nombreuses études utilisant le même type de tâches (Sun & al., 2004a;

Bremmer & Lappe, 1999; Frenz & al., 2003; Frenz & Lappe, 2005; Lappe & al., 2007; Redlick & al., 2001; Riecke & al., 2002), tout comme la sensation subjective de mouvement propre visuellement induite, la vection (Dichgans & Brandt, 1978; Howard, 1986; Palmisano & al., 2015).

Toutes ces recherches posent encore une grande quantité de questions concernant plusieurs domaines de recherche allant de l'intégration de trajet à la perception du mouvement propre et de l'intégration multi-sensorielle à la perception de la distance parcourue. Nous nous intéresserons à travers ce travail de thèse à tenter d'éclairer quelques points relatifs à ces questions. La partie suivante décrit la problématique générale qui a donné naissance à nos études et les objectifs qui en ont découlé.

1.3 Problématique et objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est de tenter de mettre en évidence le rôle des conséquences visuelles des oscillations de la tête lors de la marche chez l'Homme dans la perception visuelle du mouvement propre. Pour cela nous utilisons trois méthodes expérimentales : une approche perceptuelle de la distance parcourue en environnement virtuel nous donnant accès à une réponse discrète de la perception du mouvement propre (Chapitre 2, et 3), une approche multi-sensorielle de la perception du mouvement propre (Chapitre 4), et enfin une approche comportementale, utilisant une tâche de pointage continu, nous permettant d'avoir accès de manière continue à la perception du mouvement propre et donc à la vitesse perçue du flux optique (Chapitre 5).

Dans la première expérimentation (Expérimentation n°1 : Section 2.4) du premier chapitre expérimental (Chapitre 2), nous tenterons de comprendre en quoi l'ajout d'un point de vue oscillant, mimant les mouvements de la tête lors de la marche, à une simulation visuelle de mouvement propre vers l'avant permet une meilleure perception de la distance parcourue par rapport à une simulation visuelle de mouvement purement linéaire. Dans ce cadre, nous nous poserons la question de savoir si les résultats issus de l'application d'un modèle relatif à l'intégration de trajet à nos données expérimentales, nous permettront de mieux comprendre les processus impliqués dans la perception du mouvement propre vers l'avant. Ensuite grâce à une seconde expérimentation (Expérimentation n°2, Section 2.5) nous tenterons d'éclaircir quelle pourrait être la propriété de l'oscillation du point de vue impliquée dans l'amélioration des évaluations de la distance visuellement parcourue. Deux propriétés attireront notre attention : la rythmicité et le potentiel caractère biologique de cette oscillation.

Après avoir montré qu'un point de vue oscillant, qu'il ait des propriétés biologique ou rythmique, permet de maintenir une sensibilité au mouvement rétinien et donc d'observer de meilleures estimations de la distance parcourue par rapport à un point de vue strictement linéaire, nous nous pencherons dans un second volet expérimental (Chapitre 3) sur la quantité de mouvement rétinien induit par le point de vue. Pour cela nous nous appliquerons à moduler la fréquence d'oscillation du point de vue sans modifier la vitesse de simulation de mouvement vers l'avant. Dans une première expérimentation (Expérimentation n°3 : Section 3.5), toujours à l'aide d'une tâche d'estimation de la distance parcourue, nous tenterons d'observer si cette modulation de la fréquence du point de vue lors d'une simulation visuelle de déplacement à vitesse constante affecte l'intégration de trajet chez un observateur stationnaire et par conséquent améliore la perception de la distance parcourue. Dans une seconde expérience (Expérimentation n°4 : Section 3.6), à l'aide d'un électro-oculogramme et d'un

système de capture du mouvement l'objectif sera de déterminer si ces différentes fréquences d'oscillation induisent chez l'observateur différents mouvements rétinien et/ou si elles génèrent des mouvements compensatoires des yeux et de la tête. La troisième expérience (Expérimentation n°5 : Section 3.7) s'intéressera à comparer deux conditions générant la même quantité de mouvement rétinien mais ayant des propriétés cohérentes ou incohérentes avec les propriétés des conséquences visuelles des oscillations de la tête durant la marche.

De nombreuses études expérimentales ont montré que, lorsqu'ils sont confrontés à une tâche d'estimation de la distance parcourue sur la seule base du flux optique, les observateurs stationnaires ont tendance à sur-estimer leur propre déplacement dans l'environnement. De plus, des expériences menées dans le champ de lavection ont montré que la perception visuelle du mouvement propre était modifiée lorsque les simulations visuelles de déplacement présentaient des propriétés oscillatoires. La modification de la quantité de mouvement rétinien semble être à l'origine de ces différences perceptives. Dans ce quatrième chapitre nous poserons la question de savoir si cet avantage que constitue un point de vue oscillant perdure lorsque les participants réalisent la même tâche mais cette fois en marchant sur un tapis roulant. Plus particulièrement nous regarderons si l'absence de point de vue oscillant détériore ou modifie la perception du mouvement propre en présence d'informations proprioceptives concernant le déplacement. Dans une première expérience (Expérimentation n°6 : Section 4.6) des sujets stationnaires seront confrontés à deux conditions de simulations visuelles de mouvement vers l'avant : la première représentera une "pure" translation dans l'environnement visuel alors que la seconde présentera des oscillations additionnelles propre à chacun des sujets (idiosyncratiques). Dans la seconde expérience (Expérimentation n°7 : Section 4.7) les participants seront confrontés aux mêmes conditions visuelles mais devront, à la différence de la première, marcher sur un tapis roulant.

Le principal objectif de cette 8^{ème} expérimentation (Chapitre 5, Section 5.3) sera d'accéder, grâce à une méthode de pointage continu, à l'estimation courante de la perception du mouvement propre lorsque des participants stationnaires seront confrontés à une simulation visuelle de leur propre mouvement vers l'avant. Pour réaliser cela nous demanderons aux participants d'effectuer une tâche d'estimation de la distance parcourue, semblable à celles utilisées lors des expérimentations précédentes, et dans le même temps ils auront pour consigne d'effectuer une tâche de pointage continu de la position de la cible mémorisée. Nous regarderons dans un premier temps si une telle tâche de pointage influence ou non l'estimation finale de la distance parcourue relativement à une condition dans laquelle le pointage sera absent. Dans un second temps, nous regarderons si les données obtenues grâce à cette tâche nous permettent d'expliquer les différences de résultats obtenus à travers deux condi-

tions de simulation visuelle de déplacement (linéaire et rythmique). Nous nous intéresserons par la suite à tester la robustesse du modèle proposé par [Lappe & al. \(2007\)](#) lorsqu'il est appliqué à des estimations dynamiques de la distance parcourue. Et enfin, nous terminerons par l'exposition des limites de cette méthode qui tente d'accéder à l'estimation courante de la perception du mouvement propre.

Chapitre 2

Rôle d'un point de vue oscillant dans la perception visuelle du mouvement propre

Sommaire

2.1	Rationnel de l'étude	47
2.2	Article 1. Viewpoint oscillation improves the perception of distance travel- led based on optic flow	51
2.3	Introduction	53
2.4	Expérimentation n°1	57
2.5	Expérimentation n°2	67
2.6	General discussion	75
2.7	Conclusion	77

2.1 Rationnel de l'étude

Durant notre propre déplacement vers l'avant, le mouvement des images des objets de l'environnement crée une configuration complexe du flux optique sur la rétine. Cette configuration du flux optique contient des informations sur l'amplitude et la direction des composantes linéaires et angulaires du mouvement propre (Redlick & al., 2001). L'information directionnelle tirée de la translation fait référence au "heading" de Gibson (1950), elle peut être extraite et démêlée depuis les mouvements confondus des yeux et de la tête (Warren & Hannon, 1990). Cependant, l'extraction de cette information en présence de composantes rotationnelles s'avère non triviale. Pourtant, des études récentes ont montré que les abeilles sont capables d'utiliser le flux optique afin de juger la distance parcourue en volant (Srinivasan & al., 1996; Srinivasan, 2000). Il a en outre été montré que l'humain présente une aptitude similaire lorsqu'on lui présente un flux optique simulé par ordinateur (Bremmer & Lappe, 1999; Redlick & al., 2001). Ces études ont démontré que le flux optique seul peut être utilisé pour discriminer les distances de façon précise et pour reproduire une distance parcourue (Bremmer & Lappe, 1999; Frenz & Lappe, 2005; Harris & al., 2012). De plus, quand un flux optique est présenté seul en l'absence d'autres indices sensoriels de mouvement propre, il peut alors susciter la perception illusoire de son propre déplacement plutôt que la sensation de voir un monde en mouvement. Cette sensation illusoire de mouvement propre est appelée "vection" et elle est associée à la perception d'un déplacement et d'une vitesse (Howard & Howard, 1994). La vection est donc une preuve que l'information de déplacement peut provenir du flux optique.

Dès lors, la question se pose de savoir si des simulations visuelles de la marche, chez des sujets stationnaires, initialement mises au point dans le domaine de la réalité virtuelle (e.g. Lécuyer & al., 2006; Terziman & al., 2013), sont susceptibles d'affecter la perception de la distance virtuellement parcourue? Classiquement, le déplacement en environnement virtuel se fait par translation « pure » d'une scène visuelle. Or, il a été suggéré que, lors d'un déplacement virtuel, en fusionnant à cette translation un ensemble d'oscillations mimant les mouvements de la tête lors d'un déplacement pédestre, on pouvait donner au sujet l'impression de marcher ou de courir (Lécuyer & al., 2006; Terziman & al., 2013). Il a par ailleurs été montré que l'adjonction, dans un flux optique, de mouvements oscillatoires rappelant la marche, favoriserait la survenue de la vection, et augmenterait son intensité et sa durée (Bubka & Bonato, 2010; Kim & Palmisano, 2008; Kim & al., 2012). Il a également été suggéré que cette impression de marcher visuellement induite augmenterait le « sentiment de présence » à l'intérieur de l'environnement virtuel (Interrante & al., 2008). Il a enfin été suggéré que cette impression de marcher visuellement induite permettrait d'améliorer l'estima-

tion des distances virtuellement parcourues (Terziman & al., 2009). A travers cette première expérimentation, nous nous sommes donc proposés de tester cette hypothèse directement.

2.1.1 Méthode

Pour ce faire, nous avons soumis des sujets stationnaires à deux types de déplacement virtuel visuellement induit par un flux optique global dans un environnement immersif de type Cave Automatic Virtual Environment (CAVE) (Cruz-Neira & al., 1993). Le premier type de flux (appelé « linéaire ») était généré par une translation « pure » de l'environnement visuel simulant un déplacement vers l'avant. Le second (appelé « oscillatoire ») présentait, en plus de cette translation, des oscillations théoriques supposées simuler les mouvements de tête lors de la marche (Lécuyer & al., 2006; Cappozzo, 1981). Les deux types de flux avaient une même vitesse moyenne. La tâche consistait à estimer la distance pour rejoindre une cible située au sol dans un tunnel virtuel (distances du sujet à la cible 6, 9, 12, 15, 18 ou 21 mètres). Après inspection de la scène et estimation de la distance égocentrique à la cible sur la base d'indices statiques, la cible disparaissait et le flux visuel (« linéaire » ou « oscillatoire ») était administré (i.e., le tunnel avançait vers le sujet). Au cours de ce mouvement visuel, le sujet devait indiquer quand il pensait avoir atteint la position mémorisée de la cible.

2.1.2 Résultats et Discussions

Expérience n°1

Les résultats de cette première expérience montrent que toutes conditions confondues, les estimations de la distance parcourue tendent à être généralement sous-évaluées. En cela, ils confirment un résultat solidement établi dans la littérature selon lequel les estimations de distances tendent à être sous-évaluées en environnement virtuel comparativement aux environnements réels (Loomis & Knapp, 2003; Mohler & al., 2006; Harris & al., 2012; Piryankova & al., 2013). De plus, les sous-estimations sont moindres en condition "oscillatoire" qu'en condition "linéaire" et par conséquent, les estimations sont plus proches de la "vérité" en condition "oscillatoire" qu'en condition "linéaire". Les données obtenues ont été confrontées au modèle de Lappe & al. (2007) ("leaky path integrator model") impliquant deux paramètres, le gain sensoriel (k) correspondant à la qualité de transformation du flux optique en distance parcourue, et le taux de fuite correspondant à l'augmentation de la tendance à sous-estimer la position courante de la cible. Ce modèle a montré que le taux de fuite (α) semble être impliqué dans la différence de résultat obtenue à travers nos deux conditions de simulation de mouvement propre. Cela suggère que le flux optique oscillant permet une meilleure intégration du trajet du fait d'une moins importante perte d'information au cours de celui-ci résultant en une meilleure estimation de la distance parcourue.

A ce point, la question se pose de savoir qu'est-ce qui, dans la condition "oscillatoire", permet au sujet une meilleure estimation de la distance parcourue ? Pour rappel, le flux oscillatoire utilisé dans cette première expérience résulte d'un mouvement biologique théorique supposé modéliser les mouvements de tête pendant la marche (Lécuyer & al., 2006). En tant que tel, ce modèle théorique présente différentes propriétés dont on peut se demander si elles sont ou non responsables de la meilleure estimation de la distance parcourue ? Deux propriétés ont retenu notre attention : la rythmicité et le caractère biologique des oscillations. En d'autres termes, est-ce la rythmicité "pure" (régularité parfaite) donnée par le flux ou bien est-ce le caractère biologique (période, longueur de pas, amplitudes des oscillations) de ce flux qui est en cause dans les performances observées ? Pour répondre à cette question, dans une seconde expérience nous avons repris le même protocole que l'expérimentation n°1 (seules les distances variaient), en comparant cette fois trois conditions de simulation visuelle de déplacement : une condition de flux "linéaire", une condition de flux "rythmique" et une condition de flux "biologique". Par souci de distinction entre les deux conditions non-linéaires, le flux "rythmique" est caractérisé par une régularité clairement non biologique. Par ailleurs, par souci de rapprochement accru avec un comportement naturel, le flux "biologique" est caractérisé, non plus par une modélisation théorique, mais par une concaténation de signaux biologiques préalablement enregistrés.

Expérience n°2

Les résultats de l'expérience n°2 semblent indiquer que les conditions "biologique" et "rythmique" permettent une meilleure estimation de la distance parcourue, par rapport à la condition "linéaire", mais que les conditions "biologique" et "rythmique" ne se distinguent pas significativement. Cet effet du mode de simulation visuelle de déplacement est cependant dépendant de la distance de l'observateur à la cible. En effet, la différence mesurée entre les modes "biologique" et "rythmique" comparativement au mode "linéaire" est vérifiée pour les "grandes" distances, mais pas pour les courtes distances. Tout comme dans l'expérience n°1 ces résultats sont soutenus par les valeurs des paramètres du modèle de Lappe & al. (2007).

Globalement, ces résultats peuvent être comparés avec ceux obtenus dans une série d'expériences menées sur la "vection" (Seno & al., 2011; Kim & Khuu, 2014) suggérant que des stimulations de cette sorte pouvaient maintenir la sensibilité des sujets aux mouvements rétinien et par conséquent réduire leur adaptation à la composante radiale du mouvement. Cette hypothèse pourrait être compatible avec la réduction du taux de fuite concernant les conditions de flux optiques oscillatoires.

2.2 Article 1. Viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled based on optic flow

Journal Of Vision

Martin Bossard, Cédric Goulon, & Daniel Mestre

Aix-Marseille Université, CNRS, ISM UMR 7287, Marseille, France

Abstract

When static observers are presented with a visual simulation of forward self-motion, they generally misestimate distance travelled relative to a previously seen distant target : it has been suggested that this finding can be accounted for by a "leaky path integration" model. In the present study, using a similar experimental procedure, this result was confirmed. It was also established that combining the translational optical flow with simulated head oscillations (similar to those during natural walking) improved the subjects' perception of the distance travelled in comparison with a purely translational flow. This improvement may be attributable to the fact that an optic flow pattern resembling that associated with walking enhances the path integration process. In a subsequent experiment, we investigated whether it was the biological or the rhythmical characteristics of the simulation which enhanced the subjects' estimates of the distance travelled. The results obtained confirm that adding rhythmic components to the optic flow pattern improved the accuracy of subjects' perception of the distance travelled. However, no significant differences between "biological" and "rhythmical" oscillations were detected. These results relate to recent studies on the effects of smooth and "jittering" optic flows on vection onset and strength. One possible conclusion is that oscillations may increase the global retinal motion, and thus improve the vection and path integration processes. Another possibility is that the non-monotonous pattern of retinal motion induced by oscillatory inputs may maintain optimum sensitivity to the optic flow over time, and thus improve the accuracy of subjects' perception of the distance travelled.

Keywords : perception of distance travelled, self-motion perception, optic flow, virtual reality, visual motion

Résumé

Lorsque des observateurs statiques sont confrontés à une simulation visuelle de leur propre mouvement vers l'avant, ils font preuve généralement d'une mauvaise appréciation de la distance qu'ils parcourent dans l'environnement : il a été suggéré que cette mésestimation pouvait être expliquée par un modèle d'intégration de trajet fuyant (*leaky path integration model*). Dans cette étude, en utilisant une procédure expérimentale similaire ces résultats ont été confirmés. Il a également été établi que l'ajout, à un flux optique en translation, d'un point de vue oscillant simulant les mouvements de la tête lors de la marche, améliorerait la perception de la distance parcourue chez les observateurs en comparaison à un flux optique en translation pure. Ceci serait attribué au fait que ces oscillations contribueraient de manière positive au processus d'intégration de trajet. Dans une expérience subséquente, nous avons cherché à savoir quelle caractéristique pouvait être à l'origine de ces différences de résultats : la rythmicité de l'oscillation ou son caractère biologique ? Les résultats obtenus nous ont confirmé que l'ajout d'une composante rythmique à un pattern de flux optique améliorerait la précision des sujets quant à leur perception de la distance parcourue. Toutefois, aucune différence significative n'a été détectée entre nos deux conditions oscillantes, *rythmique* et *biologique*. Ces résultats font écho à de récentes études s'intéressant aux effets de points de vue oscillants ou fluctuants sur le temps d'apparition et la force de la sensation de mouvement propre, lavection. Une des explications envisageables serait que ce type de point de vue augmenterait le mouvement global rétinien ce qui aurait pour conséquence d'améliorer le phénomène devection et le processus d'intégration de trajet. Une autre explication serait que la non-monotonie du pattern de mouvement rétinien induit par un point de vue oscillant maintiendrait une sensibilité optimale au flux optique au cours du temps ce qui améliorerait la précision de la perception de la distance parcourue chez les participants.

Mots clefs : perception de la distance parcourue, perception du mouvement propre, flux optique, réalité virtuelle, mouvement visuel

2.3 Introduction

Humans and other animals can potentially use various sources of information to estimate the distance they have travelled. Contrary to the perception of the absolute distance, which involves depth perception mechanisms based mainly on static visual cues (Cutting & Vishton, 1995), the perception of distance travelled is based on the dynamic processing of multimodal information generated by the observer's self-motion, including dynamic visual cues (i.e., the optic flow, Gibson, 1950) and body-based information mainly provided by proprioceptive cues (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001), efference copy and vestibular cues (Israël & Berthoz, 1989; Harris & al., 2000). Several studies have focused on the importance of dynamic cues in the perception of surrounding space. Loomis & Knapp, 2003, for example, used procedures involving spatially guided actions where participants looked at a target and then, when it was no longer visible, attempted to reach it using body-based cues.

During the last years, considerable interest has focused on how the visual system uses the optical flow to perceive self-motion. Several authors have dealt with this topic by dissociating the optical flow from body-based cues. When optical flow occurs alone, in the absence of other sensory cues of movement, it can create an illusory sensation of self-motion, which is known as "vection" (Dichgans & Brandt, 1978; Palmisano & al., 2000; Ash & Palmisano, 2012). The optical flow pattern informs the viewer about the spatio-temporal relationships between him/herself and the objects in the environment (Gibson, 1950; Lee & Kalmus, 1980; Warren & Hannon, 1990; Sun & al., 1992, 2004b). It contains information about the egocentric direction of self-motion (Warren & Hannon, 1988), self-speed (Larish & Flach, 1990) and time-to-collision (Lee, 1976). The existence of vection phenomena therefore proves that optic flow provides us with information about our movements in the environment. Here it was proposed to study the effects of various kinds of optic flow on subjects' perception of the distance travelled.

It has been established in several studies that insects such as honeybees are able to use the optical flow to judge the distance flown (Esch & Burns, 1995; Srinivasan & al., 1996; Srinivasan, 2000). Humans proved to have similar abilities when presented with computer-simulated optical flow (Bremmer & Lappe, 1999; Redlick & al., 2001; Lappe & al., 2007; Harris & al., 2012). Specific methods have been developed to measure the perception of the distance travelled by stationary subjects exposed to an optical flow (Bremmer & Lappe, 1999; Redlick & al., 2001; Frenz & Lappe, 2005).

In the latter studies, the observer's simulated displacement in a virtual environment was

induced by triggering “pure” translation of the visual scene relative to the observer’s viewpoint. Zacharias & Young (1981) suggested that visually simulated self-motion at a constant speed is likely to induce the strongest sensations of vection because it will produce the least visual-vestibular conflict in stationary observers. However, contrary to the predictions of this sensory-conflict theory, adding frontal-plane jitter or oscillations to an expanding optical flow pattern was subsequently reported to enhance the vection in depth by significantly decreasing the onset latency and increasing its duration (Palmisano & al., 2000; Kim & Palmisano, 2008; Palmisano & al., 2008, 2012a; Nakamura, 2013). Adding oscillatory movements resembling those which occur during normal walking to a translational optical flow has also been found to induce an illusory sensation of self-motion (vection), as well as increasing its intensity and duration (Bubka & Bonato, 2010; Kim & al., 2012). Other authors have reported that during virtual displacement, combining the translational optical flow with simulated head oscillations (similar to those during natural walking) increases the observer’s sensation of walking or running (Lécuyer & al., 2006; Terziman & al., 2013). The feeling of walking may increase the sense of presence in a virtual environment (Interrante & al., 2008). Another idea which has been put forward (although it was not actually tested) is that the feeling of walking may improve the subject’s assessment of the virtually travelled distance (Terziman & al., 2009). The question therefore arises as to whether combining a translational optical flow with simulated head oscillations is liable to affect subjects’ perception of self-motion and hence, their perception of the distance (virtually) travelled.

In our first experiment, it was therefore proposed to test this hypothesis directly. Stationary subjects were subjected to visually-induced virtual displacements of two kinds triggered by a global optical flow presented in an immersive environment, the Cave Automatic Virtual Environment (CAVE) (Cruz-Neira & al., 1993). The first type of flow (called the “linear” flow) was generated by triggering a “pure” translation of the virtual environment, inducing in the observer an illusion of forward movement (at a constant speed). The second type of flow (called the “oscillatory” flow) included additional oscillations based on a model simulating the head movements which occur during walking (Lécuyer & al., 2006; Cappozzo, 1981). Stationary observers were therefore exposed to one of the two types of optical flow, and they were asked to indicate when they thought they had reached the position of a previously seen distant target. In situations of this kind, subjects’ subjective evaluation of the distance travelled is usually overestimated (i.e., they undershoot the target) (Redlick & al., 2001; Frenz & Lappe, 2005; Frenz & al., 2007). Subjects indicated that they had reached the target’s position after covering only 60% of the initial target distance (Redlick & al., 2001). Lappe & al. (2007) attributed this result to the “leakage” of the process of spatial integration of optic flow into perceived self-motion, in line with the leaky integration model, according to which

the path integration processes based on vestibular and proprioceptive cues contribute importantly to distance estimation (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001). This model involves two main parameters, a gain factor, the proportional decrease in the current distance-to-target which occurs at every step, and a “leak” factor, which reduces the current distance-to-target accordingly. The parameters of this model were tentatively fitted to our experimental data (see the Methods section for a more detailed description of the model).

The main hypothesis adopted here was that an optical flow including visual properties of natural walking would improve the subjects' assessment of the distances travelled in comparison with a purely translational optical flow by enhancing the path integration processes. In other words, we tested how the properties of the optical flow may affect the parameters of the leaky path integration model.

2.4 Expérimentation n°1

2.4.1 Methods

Participants

Twenty volunteers (including ten females, mean age 28.5 ± 7 yrs) with normal or corrected to normal vision took part in these experiments. They had no vestibular antecedents or disorders liable to affect their locomotor performances. All the participants gave their written informed consent prior to the experiments in keeping with the 1964 Helsinki Declaration, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

This experiment was conducted in a large-screen immersive display (CAVE) housed at the Mediterranean Virtual Reality Center ([Centre de Réalité Virtuelle de la Méditerranée](#)) in Marseille. It consists of a 3-m deep, 3-m wide 4-m high cubic space with three vertical screens and a horizontal screen floor. The images on the three vertical screens were back-projected, and the images on the ground were projected directly with a spatial resolution of 1.400×1.050 pixels and a temporal resolution of 60Hz.

Each projection surface was illuminated by two video projectors, which were used to generate passive stereoscopic images. Each pair of projectors was equipped with colorimetric filters and the same color filters were mounted on the 3-D glasses worn by the subjects. A stereo separation system (Infitec ®) was used to separate the images received by the two eyes.

A tracking system (ART®) based on a set of eight cameras made it possible to measure the movements of the subjects, thus ensuring interactivity in real time with the virtual environment with which they were presented.

The entire set-up was managed by a cluster of ten PC computers equipped with professional graphic cards. This computer system is capable of synchronously generating spatially accurate stereoscopic views of virtual environments, corresponding to the subjects' real-time positions and behavior. The ICE software program (developed at the Institute of Movement Sciences) was used to prepare the environmental setup and control the experimental procedure.

The subject was standing in an “infinite” straight virtual tunnel (Figure 2.1), which had the same width as the CAVE set-up (3m). The subject was located 1.5m from the side screens and 1.5m from the front screen of the CAVE. The tunnel floor was graphically homogeneous and therefore devoid of visual marks that might be used as landmarks. Similarly, no visual marks could be taken in the tunnel due to its nonsingular random texture. The subject could

see a target, a “road signal” cone of the usual size (40 cm high), placed on the tunnel floor ahead. This target was at a virtual distance of 6, 9, 12, 15, 18 or 21 meters from the subject, depending on the trial (Plumert & al., 2005; Terziman & al., 2009).



Figure 2.1 – The experimental set-up. The large screen immersive display (CAVE) at Aix-Marseille University.

Procedure

To ensure that the subjects knew the actual size of the target before the start of the experiment, we asked them to indicate with their hand how high the virtual target placed in the middle of the CAVE seemed to be. The position of this virtual target was then used as the subjects’ starting-point at the beginning of each trial. The subjects placed in the middle of the CAVE facing the front wall, and therefore looking at the tunnel, and holding a two-button mouse, were then given the following instructions : to assess the distance to a cone (the target) after hearing a beep telling them to look straight ahead. In response to the second beep occurring 3 seconds after the first one, they had to trigger the trial by pressing the left button on the mouse. Pressing the button would have two simultaneous effects : the target would disappear and the optic flow simulating the virtual displacement would start. They were asked to click again on the button when they thought they had reached the position of

the previously seen target, and they were informed that this task would be repeated during several trials.

The task of assessing the distance travelled to be performed by the stationary subjects therefore consisted in indicating when they thought they had reached the previously seen position of the cone (the target). When they felt they had reached the target's initial position, they had to click again on the left mouse button. This second click was taken to reflect the distance virtually travelled to reach the cone. The second click also stopped the motion of the tunnel, and after an interval of two seconds, initiated the display of the following trial. This procedure was repeated several times, varying the initial distance to the target and the modes of visual simulation used.

Ten blocks of trials, each consisting of 12 trials, were run (see experimental design). After each block, a break could be made at the subject's request. Before the actual experiment, subjects were familiarized with the procedure in two preliminary habituation trials.

Conditions of virtual simulation of self-movement – the optical flow factor

Linear - In the linear mode, the camera adopting the subject's viewpoint underwent a strictly linear translation at the same mean velocity as in the second condition ($1.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), as if the camera was on rails, as in a travelling shot in movie films.

Oscillatory - In the oscillatory mode, the virtual camera adopting the subject's point of view again underwent a linear translation in addition to periodic oscillations applied on the antero-posterior, horizontal, and longitudinal axes (Figure 2.2). The mean speed in the oscillatory mode was equal to the constant velocity in the linear mode ($1.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). The oscillations were based on the model presented by Lécuyer & al., 2006, modified using data by Cappozzo, 1981.

The following equations were used here :

$$\begin{cases} DX &= Ax * \cos(2\pi/T * t) \\ DY &= Ay * \cos(2\pi/T * t + \pi/2) \\ DZ &= Az * \cos(\pi/T * t + \pi/2) \end{cases}$$

The period ($T = 2 * L/V0$) was expressed in terms of the step length ($L = 0.8 \text{ m}$) and the speed ($V0 = 1.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). The following amplitudes based on data by Cappozzo (1981) were selected : Ax (transverse) = 0.06 m ; Ay (longitudinal) = 0.05 m ; Az (antero-posterior) = 0.025 m .

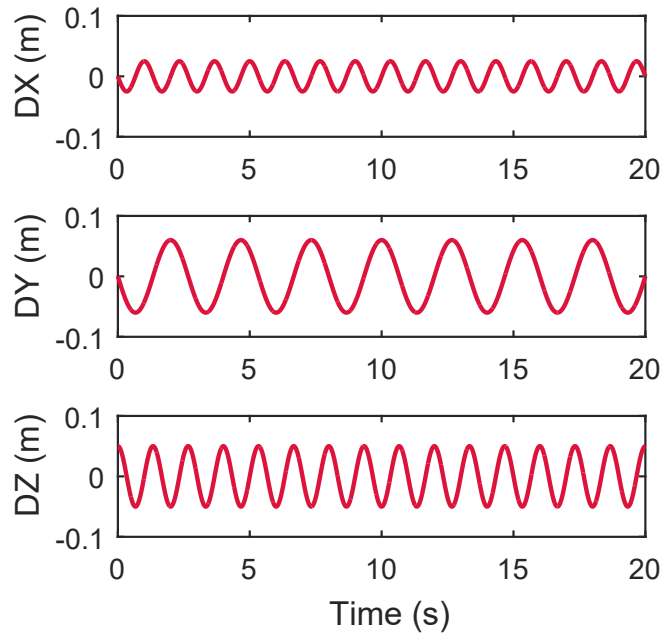


Figure 2.2 – From top to bottom, oscillatory movements of the camera along the transverse axis (DX), the longitudinal axis (DY) and the antero-posterior axis (DZ).

Experimental design

The following experimental design was used here : 20 subjects were presented with 10 blocks of trials. In each block of 12 trials (6 distances [6, 9, 12, 15, 18, and 21 meters] x 2 optic flow conditions [Linear and Oscillatory]), the order of the trials was chosen at random. The whole experiment lasted approximately 45 minutes per subject. This yielded a total number of $20 \times 10 \times 6 \times 2$ or 2400 observations and measurements of the dependent variable (the perceived distance travelled).

Data analysis

During each trial, independent variables (the subject's identity, the block number, the initial distance and the virtual self-movement condition) and the dependent variable (the simulated distance travelled) were recorded. The simulated distance travelled was bounded by a starting signal and a stop signal. Between these two signals, the tunnel was made to advance and the distance travelled was recorded at a sampling frequency of 60Hz.

Subjects' estimates under the two optic flow conditions were adjusted (using Matlab ® fitting functions) based on the leaky path integration model developed by [Lappe & al. 2007](#). According to this model, the subjects monitor the currently perceived distance $D(x)$ to the

target depending on their simulated position (x), and press the button when this distance becomes zero. The instantaneous change in D with respect to x is given by

$$\frac{dD}{dx} = -\alpha D - k \quad (2.1)$$

where k is the gain in the sensory (visual) input ($k = 1$ in the case of an ideal observer), which will simply be called "the gain" from now on, and α represents the rate of decay of the integrator, or the "leak rate" ($\alpha = 0$ in the case of an ideal observer). The general solution to this differential equation is

$$D(x) = (D_0 + \frac{k}{\alpha}) \exp^{-\alpha x} - \frac{k}{\alpha} \quad (2.2)$$

where D_0 is the actual initial distance to the target (before the optic flow starts). From this equation, we can calculate the distance travelled (DT) at which the subjects believed they had reached the target ($D = 0$), with a given initial target distance (D_0) :

$$DT = \frac{1}{\alpha} [\ln(D_0 + \frac{k}{\alpha}) - \ln(\frac{k}{\alpha})] \quad (2.3)$$

Statistical analyses

Shapiro-Wilks tests were performed in order to check that the data were normally distributed. Once this condition had been met, statistical analyses were conducted using repeated measures analyses of variance (rmANOVAs).

2.4.2 Results

When they were exposed to simulations inducing the feeling of forward movement towards a previously seen distant target, subjects indicated that they had reached the target after travelling only 90% on average of the distance to the target. The distance of travel to the previously seen target was therefore underestimated, in line with the "leaky path integration" model (Lappe & al., 2007).

An rmANOVA was conducted with STATISTICA on the simulated distance travelled at the moment when the subjects responded (the dependent variable). This analysis involved three independent variables ($Block_{10} * Distance_6 * OpticalFlow_2$). The results showed that the main effects involved were those of the block factor ($F(9, 171) = 6.29, p < 0.001$), the distance factor ($F(5, 95) = 674.58, p < 0.001$), and the optical flow factor ($F(1, 19) = 16.60, p < 0.001$). An interaction effect was also found to occur between the optical flow and distance factors ($F(5, 95) = 9.90, p < 0.001$).

The block factor effect indicates that the participants did not assess the distance travelled in the same way throughout the experiment. They tended to respond too early in the first three blocks, and their assessments tended to stabilize during the subsequent trials (Figure 2.3) : when the analysis was restricted to the last 7 blocks, the block factor effect disappeared ($F(6, 114) = 1.22; p > 0.1$), while the effects of the optical flow factor ($F(1, 19) = 13.08; p < 0.01$), the distance factor ($F(5, 95) = 578.51; p < 0.001$) and the interaction between them ($F(5, 95) = 7.87; p < 0.001$) persisted.

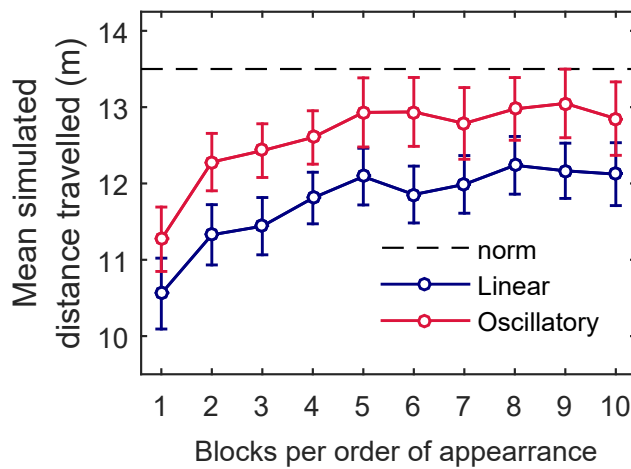


Figure 2.3 – Mean simulated distance travelled per block of trials. Data points are means based on the performance of twenty subjects, and error bars give the standard errors of the means.

The presence of a distance effect ($F(5, 95) = 578.51; p < 0.001$) indicates that the participants' performance depended on the distance to be estimated. This finding suggests the existence of a positive correlation between the initial target distance and the subjects' distance travelled estimates. In addition, the degree to which the simulated distance travelled was underestimated increased with the distance to the target. Figure 2.4 shows the simulated distance travelled versus the distance to the initially seen static target under the two optical flow conditions (linear and oscillatory). The subjects undershot the simulated distance travelled more with large distances than with short distances to the target. When the initial target was 21 meters away, for example, the subjects responded after the simulated distance travelled was only 16.88 m (sd = 4.9) on average.

One of the main results obtained here was the presence of an optical flow mode effect ($F(1, 19) = 13.08; p < 0.01$). As can be seen from Figure 2.4, the simulated distance travelled in the Oscillatory (red) mode tended to resemble the real distances more closely than in the

linear (blue) condition.

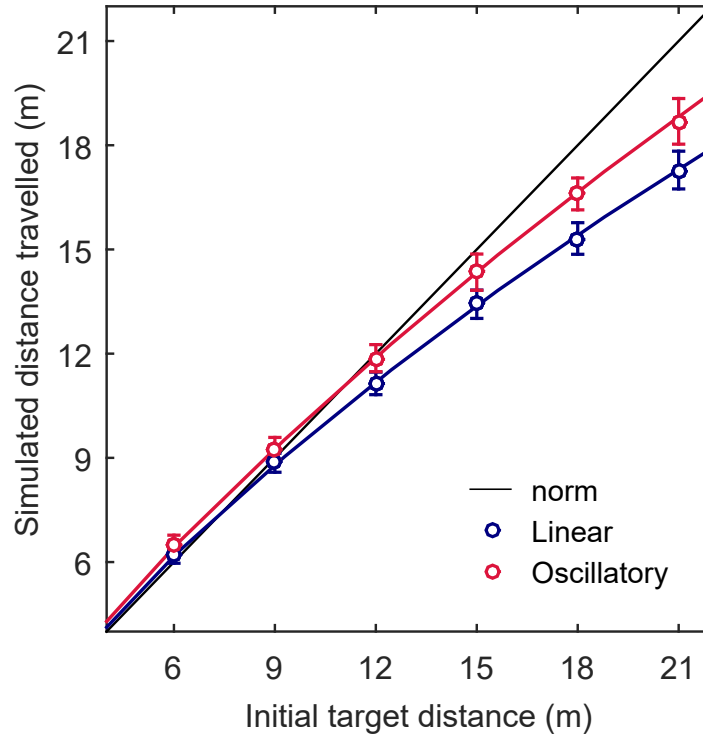


Figure 2.4 – Simulated distance travelled depending on the initial target distance in the linear (blue) and oscillatory (red) conditions. Data points are means based on twenty subjects, and error bars give the standard errors of the means. The black line indicates the actual distances. Blue ($k = 0.89$; $\alpha = 0.04$) and red ($k = 0.86$; $\alpha = 0.03$) lines are the fits obtained by fitting average data to the leaky integration model (Lappe and Frenz, 2007). See the Methods section for details.

Figure 2.4 gives the simulated distance travelled depending on the initial target distance and the optic flow conditions. The existence of an interaction between the latter two factors ($F(5, 95) = 7.87$; $p < 0.001$) means that the effect of one factor varied depending on the modalities involved in the other factor. In other words, although an overall difference was observed between the responses produced depending on the optical flow conditions, this does not mean that this was the case with all the distances tested. A Tukey's test was therefore performed to determine whether this difference was present in the case of all the initial distances. The results of this test showed the existence of significant differences between the two conditions of displacement in the case of longer distances (12, 15, 18 and 21 m) but not in that of smaller distances (6 and 9 m).

Leaky integrator model

All the subjects' responses recorded in the two optical flow conditions and with the various initial target distances were adjusted using the leaky spatial integrator model presented by Lappe et al. (2007) (see METHODS and Figure 2.4) to obtain the sensory gain (k) and the leak rate (α). The average R^2 of these fits was 0.92 ± 0.05 in the linear condition and 0.91 ± 0.08 in the oscillatory condition. An rmANOVA was performed on each of these values ($Block_{10} * OpticalFlow_2$). In the case of the gain parameter (k), the block factor was found to have significant effects ($F(9, 171) = 4.70, p < 0.001$) (Figure 2.5), but not the optical flow condition ($F(1, 19) = 0.44, p > 0.5$). The second rmANOVA showed on the contrary that the leak rate (α) did not vary between blocks ($F(9, 171) = 1.19, p > 0.3$), but that it varied between the optical flow conditions ($F(1, 19) = 9.96, p < 0.01$). The model's fit is plotted in Figure 2.4 and details of the relevant parameters are presented in Table ???. When this analysis was restricted to the last seven blocks, the effects of the block factor on the sensory gain disappeared ($F(6, 1114) = 2.15, p > 0.05$).

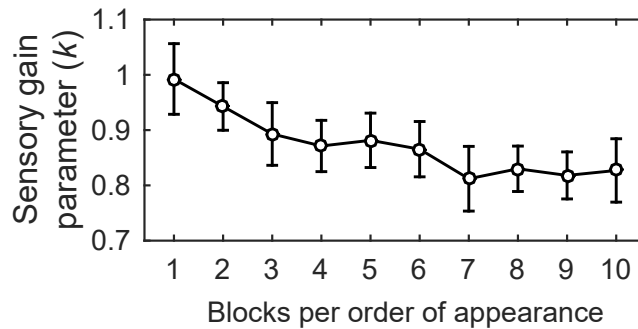


Figure 2.5 – Mean sensory gain parameter in the leaky spatial integrator model (k) depending on the various experimental blocks. Data points are means based on twenty subjects, and error bars give the standard errors of the means.

2.4.3 Discussion

The aim of this experiment was to determine whether a visual simulation of self-motion generated by an "oscillatory" optic flow mimicking the visual effects of the head movements which occur during walking (the oscillatory condition) improved subjects' assessments of the distance travelled to a previously seen distant target, as compared with a visual simulation of forward self-motion generated by a strictly "rectilinear" optic flow (the linear condition). The results obtained suggest that this was indeed the case. In all the conditions tested, the subjects' assessments of the distance travelled to reach a previously seen distant target ten-

Block	k		α	
	LIN	OSC	LIN	OSC
1	1.03	0.96	0.05	0.05
2	0.98	0.90	0.03	0.03
3	0.92	0.87	0.05	0.04
4	0.88	0.87	0.05	0.03
5	0.91	0.86	0.04	0.03
6	0.88	0.85	0.05	0.03
7	0.78	0.84	0.10	0.04
8	0.86	0.80	0.04	0.04
9	0.81	0.82	0.05	0.04
10	0.84	0.81	0.05	0.08
Mean	0.89	0.86	0.05	0.04

Table 2.1 – Values of the two parameters k and α of the leaky spatial integrator model in each experimental block.

ded to be more accurate in the oscillatory than the linear condition. This finding suggests that the oscillatory optical flow improved the path integration processes in comparison with the "linear" optic flow. This effect of the optical flow depended, however, on the distance to be assessed (Figure 2.4) : a significant difference was observed between the two optic flow conditions in the case of long distances (12, 15, 18 and 21 m), but not with shorter distances (6 and 9 m). In addition, the subjects' assessments of the distances travelled were more accurate in the oscillatory mode than the linear mode in the case of four (12, 15, 18, and 21 m) of the six initial distances.

To support these results, we fitted our data to the leaky integrator model presented by Lappe & al. (2007). This model involves two main parameters, the sensory gain (k) corresponding to the quality of the transformation of the optical flow into distance travelled, and the rate of decay corresponding to an increasing tendency to underestimate the remaining distance to the target with passing time. First we observed that the optical flow did not affect the sensory gain parameter, but that the block factor had significant effects. The latter effect is in line with the block effect observed in the case of the overall distance travelled (Figure 2.3) and can be taken to constitute a habituation effect. The sensory gain parameter does not seem to have been responsible for the difference between responses in the linear and oscillatory conditions but it seems to have been responsible for increasing the perceived distance travelled between the experimental blocks. The increase in the accuracy of the subjects' responses was found to be inversely correlated with the sensory gain over the experimental

blocks.

In addition, the optical flow condition was found to affect the leak rate (α), since the values were significantly smaller in the oscillatory condition than in the linear condition. This finding suggests that the oscillatory optical flow gave better path integration by decreasing the loss of information over time and therefore resulted in more accurate estimates of the distance needed to reach the target. The fact that this effect was stable in all the experimental blocks suggests that the optical flow characteristics had consistent effects.

2.5 Expérimentation n°2

At this point, the question arises as to what exactly improved the subjects' assessments of the visually simulated distance travelled in the oscillatory condition. To answer this question, we focused on the following two properties : the rhythmicity and the potentially biological nature of the oscillations. In other words, we wondered whether it was the rhythmicity or the biological characteristics (such as the period, the step length and the oscillation amplitudes) of the oscillatory flow that were responsible for improving the subjects' distance travelled assessments. We therefore used the same basic experimental procedure as previously to compare the following three optical flow conditions : a linear condition (as previously), a rhythmical condition and a biological condition. To enhance the distinction between the two non-linear conditions, the rhythmical condition was characterized by a clearly non-biological pattern (triangular waves), and to enhance the similarity with natural behavior, the biological condition was no longer based on theoretical modeling procedures as in the first experiment, but on the actual recording and modelling of the head motion which occurs during natural walking.

2.5.1 Methods

The second experiment was conducted in two phases. In the first phase, we recorded a large number of subjects' head movements while they were actually walking in a straight line at a comfortable speed. We then selected a single average individual walking pattern, which was used in the second phase.

Phase 1

Participants

Fifty-two volunteers (including thirty females, mean age 24.1 ± 3.1 yrs) took part in this experiment. They had no vestibular antecedents or disorders that might affect their locomotor performances. They all gave their informed consent prior to the experiment in keeping with the 1964 Helsinki Declaration, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

The participants were standing in a corridor defined by two parallel 10-m long bands on the ground, 61cm apart (the width of this corridor was identical to that of a GAITRite® gait analysis walkway). A target was placed at the end of this corridor, at eye height. The subjects were instructed to walk along the corridor in a natural way, while fixating the target from the beginning to the end of the walk. After reaching the target, they had to return to

the starting point and a new recording was then initiated. This procedure was repeated 20 times.

Kinematic data of the head during the walking task, were recorded using the Vicon 624 system (Vicon Motion Systems, Lake Forest, CA) with 5 cameras operating at a frequency of 120 Hz. One spherical retroreflective marker (15mm in diameter, placed at the nasion) was fixed to the pair of glasses worn by each subject. This made it possible to record the subjects' head translation movements with time.

Data analysis

Because the original recordings were made on distances of only up to 10m (technical reasons), the subjects' head movement recordings were concatenated in order to obtain a single signal for each of them. To ensure that all the subjects were subjected to the same virtual travelling speed, we then selected the subject with the signal showing the most central kinematic characteristics (the average walking speed and step length, the average amplitudes of the lateral and vertical oscillations, and the eye height). These steps are described in greater detail below.

The processing applied to the 20 walking recordings obtained per subject consisted of extracting a "clean" signal from the raw data that accurately reflected each individual's walking pattern. In order to eliminate the presence of noise from the signal we applied a conventional Dual Pass Butterworth filter (order : 2, cutoff frequency : 10 Hz). We then selected the stable part of the recording because the initiation of walking affected the subjects' head movements up to the fourth step. The part of the signal occurring prior to the fourth step was then truncated.

Among the 20 clear-cut recordings obtained per subject, the 9 showing the most similar average speeds were selected and combined, giving a signal which could be used to simulate long virtual displacements.

From each set of 9 signals per subject, the values of the first and last peak in each signal were extracted (on the Y axis). The combination of 9 signals selected was that showing the smallest sum of the differences between the value of the last peak in a signal and the first peak in the next signal. Weighted averages were then applied around the junctions between connected signals around the last peak in the first signal and the first peak in the next signal (Figure 2.6). This procedure yielded individual recordings reflecting the individual characteristics of the head movements involved in each subject's usual walking pattern.

The use of a single walking pattern per subject made it possible to ensure that all the subjects moved virtually at the same speed, and therefore took the same time to reach the same target. It also served to minimize the discrepancies between each subject's actual walking patterns and the selected pattern. For this purpose, some kinematic and spatial pro-

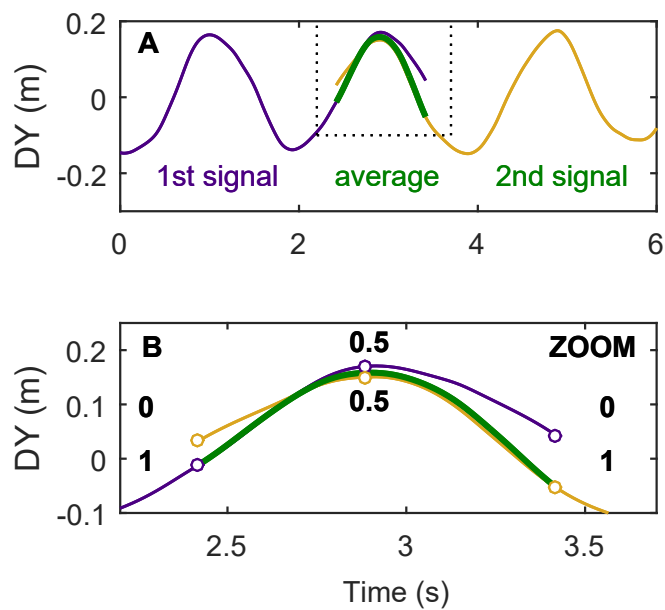


Figure 2.6 – A. Recordings of a selected subject’s head movements on the vertical axis (DY). The green signal gives the weighted average of two signals around the last peak in the first signal (blue) and the first peak in the second signal (yellow). B. A weight ranging linearly from 1 to 0 was assigned to the 60 data points around the last peak in the blue signal and the inverse weight, 0 to 1, was assigned to the 60 data points around the first peak in the yellow signal.

properties of each subject's walking pattern were identified : the average walking speed and step length, the average amplitudes of the lateral and vertical oscillations, and the vertical eye position. The pattern used was that having the most central features among all the recordings : the average walking speed (1.47m.s-1), the average step length (0.716m), the average amplitudes of the lateral and vertical oscillations (16.3 and 22.8 mm, respectively), and the eye height (1.51m).

Phase 2

Participants

Among the fifty-two participants in the first phase of the experiment, twenty-eight (including fifteen females, mean age 22.4 ± 2.8 yrs) with normal or corrected-to-normal vision volunteered to take part in the second phase. They had no vestibular antecedents or disorders liable to affect their locomotor performances. All the participants gave their written informed consent prior to the experiment in keeping with the 1964 Declaration of Helsinki, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

The laboratory, the virtual reality device and the virtual scene were all identical to those used in Experiment 1.

Procedure

The procedure was practically identical to that used in experiment 1, apart from the following three changes. First, the initial distance to the target was increased to 30 meters (in order to be able to make comparisons with previous studies). This had one visual consequence, however, since it required making a change in the subject's position. Since the initial distances to the targets were longer than previously (6, 12, 18, 24 and 30 meters), the angular size of the visual target displayed on the front screen was smaller in the case of large distances, which made it difficult to detect. We therefore had to change the position of the subjects in the CAVE in the second experiment, where they were placed 3m from the front screen (versus 1.5m in experiment 1), which increased the displayed resolution of the cone while preserving the angular size. The third change concerned the target height. Instead of being asked to assess the height of the virtual target at the beginning of the experiment, the subjects could see a physical target, the size of which exactly matched that of the virtual target.

Conditions of virtual simulation of self-movement – the optical flow factor

Biological - In the biological condition, subjects were exposed to a visual simulation of self-motion based directly on the actual walking pattern of an "average" subject (selected during phase 1, see above). The virtual camera adopting the subject's mobile viewpoint in the scenario was subjected to a translation, to which oscillations along the antero-posterior, lateral and vertical axes were added. The mean speed in the biological mode was 1.47 m.s^{-1} , as in the second and third conditions. These properties, translations and oscillations were those of the head movements recorded during an actual walking task performed by a subject, which were processed as described above (in phase 1).

Linear - The linear condition was the same as in Experiment 1 except that the speed was the same as in the biological condition (1.47 m.s^{-1}).

Rhythmical – In the rhythmical condition (Figure 2.7), a linear translation was imposed on the subject's viewpoint (virtual camera), combined with vertical triangular oscillations. The speed was the same as the linear forward speed component in the biological and linear conditions (1.47 m.s^{-1}), and the period (0.49 sec) was equal to the mean period used in the biological condition. These oscillations differed from natural human behavior in their amplitude (which was twice that of the biological condition) and in their triangular shape.

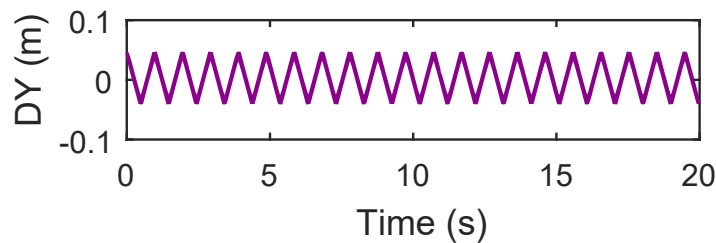


Figure 2.7 – Oscillatory camera movements on the longitudinal axis (DY).
 There were no camera movements on the other axes.

Experimental design The following experimental design was used here : 28 subjects were presented with 10 blocks of trials. In each block of 15 trials (5 distances – 6, 12, 18, 24, and 30 meters – x 3 optic flow conditions – Linear, Biological and Rhythmical –), the order of the trials was chosen at random. The whole experiment lasted approximately 70 minutes per subject. This yielded a total number of $28 \times 10 \times 5 \times 3$ or 4200 observations and measurements of the dependent variable (the perceived distance travelled).

2.5.2 Results

Experiment 2 was run using the same procedure as in Experiment 1, apart from the following four points : (1) Biological and Rhythmical conditions were used instead of the Oscillatory condition, (2) the subject was placed 3m from the frontal screen instead of 1.5m, (3) the linear forward speed component was increased from $1.2m.s^{-1}$ to $1.47m.s^{-1}$, and (4) the initial distances to the target ranged from 6 to 30 meters in 6-meter steps (as compared with 6 to 21 meters in 3-meter steps in Experiment 1).

Again, subjects gave their responses before reaching the position of the previously seen target. They pushed the button to indicate that they had reached the target after covering only 87% of the distance on average (approximately as in experiment 1). Here again, there were significant differences between the effects of the optical flow conditions. Mean results are presented in Figure 2.8. An rmANOVA showed the existence of a main effect of the block factor ($F(9, 243) = 5.601, p < 0.001$), the distance factor ($F(4, 108) = 360.777, p < 0.001$), and the optical flow factor ($F(2, 54) = 16.487, p < 0.001$). It also showed the occurrence of an interaction between the optical flow and distance factors ($F(8, 216) = 2.761, p < 0.005$). A post-hoc test (Tukey's HSD test) showed that the effects of the biological and rhythmical conditions differed significantly from those of the linear condition with longer distances (18, 24 and 30 meters). This test also showed that there were no significant differences between biological and rhythmical conditions at any of the distances tested.

In line with the first experiment, subjects tended to give early responses more frequently in the first few experimental blocks, and their performances subsequently stabilized. When the analysis was restricted to the last 8 blocks, no block-related effects were observed ($F(7, 189) = 1.78, p > 0.05$), while the effects of the optic flow factor persisted ($F(2, 54) = 170.6; p < 0.001$).

Leaky integrator model

Each subject's responses (in the range of initial distances tested) recorded in the three conditions of motion simulation and in the various blocks were adjusted using the leaky spatial integrator model developed by Lappe & al. (2007) to obtain the sensory gains (k) and the leak rate (α). The average R^2 of these fits was 0.92 ± 0.05 in the linear condition, 0.92 ± 0.05 in the biological condition and 0.91 ± 0.06 in the rhythmical condition. An rmANOVA was performed on each of these values ($Block10 * Locom3$). In the case of the gain parameter (k), a block factor effect was found to occur ($F(9, 243) = 5.05, p < 0.001$) but the optic flow condition factor had no significant effects ($F(2, 54) = 2.44, p > 0.05$). After analyzing the last

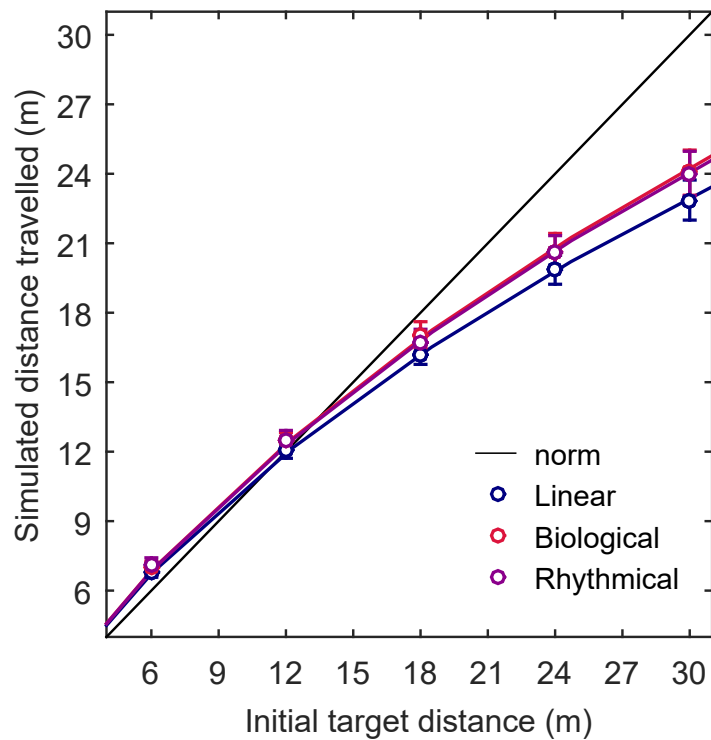


Figure 2.8 – Distance travelled versus distance to the initially seen static target in the linear (blue), biological (red) and in rhythmical (violet) conditions. Data points are means based on twenty-eight subjects, and error bars give the standard errors of the means. The black line indicates ideal performances. Blue ($k = 0.75$; $\alpha = 0.051$), red ($k = 0.75$; $\alpha = 0.046$), and violet ($k = 0.75$; $\alpha = 0.47$) lines give the fit obtained with the leaky integration model (Lappe and Frenz, 2007).

8 last blocks as described above, no significant effects were observed as far as the k parameter was concerned, and therefore the average value (0.75 ± 0.20) was used for the subsequent fitting of the model. The model's fit with the mean data is plotted in Figure 2.8. An rmANOVA was performed on the resulting leak rate (α) in each subject and each condition. The leak rate did not vary between blocks ($F(7, 189) = 1.17, p > 0.05$) but it varied with the optic flow conditions ($F(2, 54) = 6.63, p < 0.01$) (Figure 2.9). A post-hoc test (Tukey's HSD test) showed that the effects of the biological and rhythmical conditions differed significantly from those of the linear condition, and that there was no difference between the effects of the biological and rhythmical conditions.

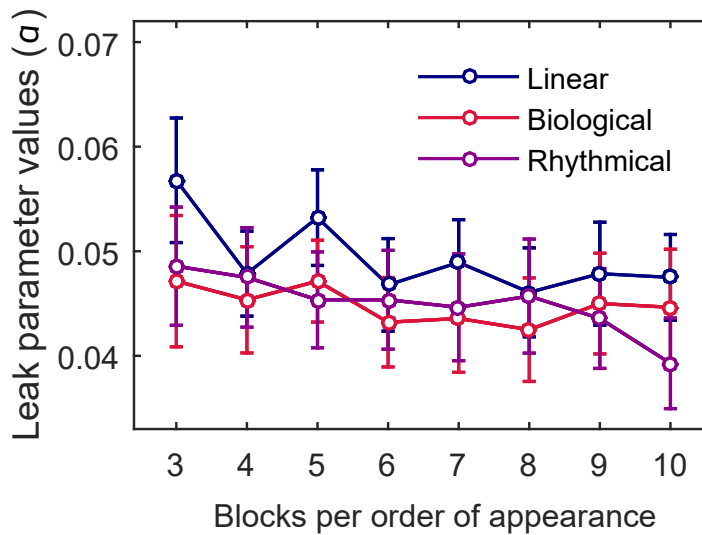


Figure 2.9 – Mean leak parameter values (α) of the experimental blocks in the optical flow condition (the linear (blue), biological (red) and rhythmical (violet) condition). Data points are mean values based on twenty-eight subjects, and error bars give the standard error of the means.

2.5.3 Discussion

The aim of Experiment 2 was to determine which oscillatory parameters (Experiment 1) generated a difference in the subjects' distance travelled assessments. Or more specifically, it was designed to determine whether the visually induced self-motion generated by an optical flow directly based on actual recordings of subjects' head kinematics during a walking task (the biological condition) resulted in more accurate distance travelled assessments than a visual simulation of displacement generated by an optical flow having only a rhythmical component on the vertical axis (the rhythmical condition) or a visual simulation incorporating none of these properties (the linear condition), where only an illusion of unidirectional

linear forward movement was generated at constant speed.

The results of this experiment show that the biological and rhythmical conditions yielded more accurate distance travelled assessments than the linear condition, but that the effects of the biological and rhythmical conditions did not differ significantly (Figure 2.8). The subjects' perception of the distances travelled in the virtual environment tended to be closer to the truth in the biological and rhythmical condition than in the linear condition.

To confirm these results, we fitted our data to the leaky integrator model (Lappe & al., 2007) and once again, the optic flow condition was found to have no effect on the sensory gain parameter, contrary to the block factor (which could match with the block effect presents for distances travelled), possibly due to the occurrence of a habituation effect. Contrary to the block factor, the optic flow condition was found to affect the leak rate (α). The α values differed in the linear condition from those obtained in the biological and rhythmical conditions, but no difference was observed between the two latter conditions. Here again, the sensory gain parameter (k) seems to have been responsible for increasing the subjects' perception of distance travelled across the blocks, and the leak rate (α) seems to have been responsible for the differences in the subjects' distance travelled assessments between the two optical flow conditions. This finding suggests that the optical flow combined with additional oscillations around the translation axis improved the path integration process by decreasing the loss of information with time, and thus gave more accurate estimates. The fact that this effect was stable across the experimental blocks suggests that it reflects a permanent effect of the optic flow.

2.6 General discussion

In these experimental studies, a Virtual Reality set-up was used to investigate the role of the optical flow (inducing the perception of forward self-motion at a constant velocity) in the estimation of the distance travelled towards a previously seen static distant target. Observers were placed in a static position in a CAVE system so that the visual inputs were isolated from the vestibular and proprioceptive inputs. In both experiments, when the initial distances to the target were greater than 15 meters, the observers underestimated the point when they thought they had reached the target. These results are consistent with those obtained in previous studies using a similar procedure (Redlick & al., 2001; Frenz & Lappe, 2005; Frenz & al., 2007; Harris & al., 2012).

These results can be compared on the whole to the phenomenon of perceptual compression of large distances. This effect occurs in the real world (Loomis & al., 1992), as well as in virtual environments (Knapp & Loomis, 2004; Thompson & al., 2003; Plumert & al., 2005). In addition, the underestimation of distances travelled is generally more pronounced in virtual environments than under real conditions (Loomis & Knapp, 2003; Mohler & al., 2006; Harris & al., 2012; Piryankova & al., 2013).

However, this explanation does not account for the systematically differential effects of our optical flow conditions on the subjects' assessments of the distance travelled to the target. Whatever their initial distance estimates, adding oscillatory components to a translational optical flow was found to significantly increase the simulated distance travelled at which the subjects indicated that they had reached the target. In line with the studies by Lappe & al. (2007), we therefore decided to investigate how the optical flow properties are liable to affect the path integration processes (see for example Loomis & al., 1999) while subjects were passively exposed to a visual simulation of forward motion towards a previously seen target. Our working hypothesis was that observers may integrate the optic flow into a perceived displacement in order to reduce the remaining distance to the target, and give their answer when this remaining distance is perceived to be zero. First we tested the integration model developed by Lappe & al. (2007).

In the leaky integration model, the "leaky" aspect of the integrator is due to the fact that the perceived remaining distance decreases proportionally to the remaining distance. Upon fitting our data to this model, the gain factor was found to be fairly stable between the optical flow conditions tested, but the value of the leaky parameter was systematically lower under oscillatory than the linear optic flow conditions. In other words, these results suggest that oscillatory optical flow stimulation favors the path integration process during simulated forward movement.

This result can be compared with those obtained in a series of experiments on vection (Palmisano & al., 2000; Bubka & Bonato, 2010; Palmisano & al., 2012a) showing that adding jitter or periodic oscillations to a linear flow reduces the onset latencies, lengthens the duration of vection and increases the vection strength. The latter authors' original explanation for this effect, in line with our initial hypothesis, was that oscillations added to a linear flow may increase the sensation of vection because it triggers visual self-motion processing, and is therefore more "ecological". However, recent studies have challenged this rather simple hypothesis (Palmisano & al., 2014) by showing that the "ecological" aspect of added oscillations did not affect the contribution of jitter to vection. Two alternative explanations have been put

forward for these effects at a more basic motion perception level. First, jitter/oscillations may increase the global retinal motion, and thus the sensation of vection and the path integration process. By comparing various visual simulations of displacement (involving purely radial, oscillating, and jittering optic flow) under several gaze conditions (stationary fixation, goal-directed looking, or gaze shifting), [Palmisano & Kim \(2009\)](#) established that the retinal slip plays an important role in vection. These authors observed that adding jitter/oscillations to a purely translational optical flow increased the subjects' vection strength ratings, decreased the vection onsets, and increased the total duration of the vection. They also showed that vection in depth increases with the degree of retinal slip. Secondly, perturbations of these kinds might maintain subjects' sensitivity to retinal motion and thus reduce their motion adaptation to the linear optical flow component ([Seno & al., 2011](#); [Kim & Khuu, 2014](#)). In keeping with this idea, [Seno & al. \(2011\)](#) have reported that a radial flow with horizontal "simulated viewpoint oscillation" induced significantly longer vection durations and shorter motion after-effects (a psychophysical index to neural adaptation) than non-oscillating radial flow. The latter hypothesis might be consistent with the reduced leakage of the perception of the remaining distance to a target observed in the present study with oscillatory optic flows.

The fact that we found no differences between the effects of biological and rhythmical optic flow seems to support the latter "non-ecological" explanation. However, further investigations are now required since under our conditions, the oscillation frequency and the forward speed were identical in all the optical flow conditions, resulting in a "biological" step frequency. The possibility therefore cannot be ruled out that even the triangular shaped oscillations (in Experiment 2) may still have had some "biological" characteristics. It is proposed in future studies to investigate further the effects of systematically varying the spatio-temporal characteristics of oscillatory optical flow patterns.

2.7 Conclusion

In the two studies presented here, it was established that when subjects were exposed to an optical flow simulating forward self-motion, the simulated distance travelled tended to be underestimated. In both studies, participants indicated that they had reached the target before actually reaching it. These results are consistent with those obtained in previous studies using a similar procedure ([Redlick & al., 2001](#); [Frenz & Lappe, 2005](#); [Frenz & al., 2007](#); [Harris & al., 2012](#)).

In addition, it was established here that the simulated distance travelled was affected by the nature of the optical flow : adding oscillatory movements to the translation of the

environment towards the observer (in the oscillatory, rhythmical and biological conditions) resulted in more accurate responses than in the purely translational condition (the linear condition), regardless of the subjects' perception of the absolute distance.

Chapitre 3

Quelle est la contribution de la fréquence d'oscillation du
point de vue ?

Sommaire

3.1	L'avantage d'un point de vue oscillant : les hypothèses	81
3.2	Objectif de l'étude	84
3.3	Article 2. The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance travelled	85
3.4	Introduction	87
3.5	Expérimentation n°3	91
3.6	Expérimentation n°4	103
3.7	Expérimentation n°5	113
3.8	General discussion	116
3.9	Conclusion	120

3.1 L'avantage d'un point de vue oscillant : les hypothèses

Comme nous l'avons exposé plus haut (Chapitre 1.1.6), les effets d'un point de vue fluctuant ou oscillant sur la perception visuelle du mouvement propre ne peuvent pas être expliqués par l'existence d'un conflit sensoriel (conflit visuo-vestibulaire). Cependant, au cours de ces dernières années un grand nombre d'explications alternatives ont été proposées et testées. Les explications perceptuelles et neuro-physiologiques les plus remarquables sont décrites ci-dessous.

3.1.1 L'environnement semble davantage 3-D

Andersen & Braunstein (1985) ont trouvé que plus un flux optique apparaissait tridimensionnel (basé sur la vitesse et la densité des points simulés) plus il induisait une sensation de mouvement propre forte. Il est alors possible qu'un point de vue fluctuant ou oscillant horizontalement ou verticalement induise une augmentation de la sensation de mouvement propre du fait qu'il fournit une information supplémentaire : la parallaxe de mouvement.

3.1.2 Stimule indirectement le cortex vestibulaire

D'après certains auteurs, une autre explication possible est que les aires corticales visuelles et vestibulaires semblent être activées quand un observateur stationnaire est confronté à un flux optique présentant des accélérations dans l'axe antéro-postérieur (contrairement à un flux optique à vitesse constante). En effet, Nishiike & al. (2002), ont mesuré, en magnétoencéphalographie, chez des observateurs physiquement stationnaires, les potentiels évoqués par des simulations visuelles de leurs mouvements vers l'avant comportant des accélérations. Ils ont trouvé que les simulations présentant des accélérations augmentaient l'activité d'aires corticales habituellement impliquées dans le traitement vestibulaire du mouvement propre (*e.g.* Cortex Vestibulaire Pariéto-Insulaire ou PIVC). Ce type de stimulation indirecte pourrait être une explication de l'avantage qu'apporterait une simulation visuelle de déplacement présentant des sources additionnelles comparativement à une "simple" translation. De nouvelles recherches utilisant des techniques neurophysiologiques et neuro-anatomiques seraient nécessaires pour déterminer si un flux optique radial contenant des oscillations verticales et latérales produirait aussi des stimulations vestibulaires indirectes. Pour l'instant, tout ce que l'on peut dire est que les résultats de Nishiike et ses collaborateurs montrent que cette stimulation vestibulaire indirecte peut se produire par l'utilisation d'une simulation visuelle présentant des variations de vitesse du flux. Dans ce sens, le "cortex vestibulaire" ne reçoit et ne traite pas seulement les informations provenant de l'oreille interne à propos de notre propre accélération, mais également reçoit et traite les informations visuelles de notre propre

accélération aussi.

De plus nous pouvons penser qu'un observateur soumis à un flux visuel comportant des paramètres oscillants produirait des mouvements compensatoires des yeux en réponse au flux optique, étant donné que de tels mouvements des yeux sont fréquemment conduits par la combinaison d'entrées visuelles et vestibulaires. L'hypothèse que cela créerait possiblement une stimulation vestibulaire indirecte est envisageable. En accord avec cette idée, [Kim & Palmisano \(2008, 2010b\)](#) ont trouvé que le fait de générer activement, par des mouvements de tête, une oscillation visuelle ou avoir la tête stationnaire et être soumis à un affichage présentant des oscillations, non seulement produisait une expérience de vection similaire dans les deux cas, mais aussi produisait des mouvements compensatoires des yeux similaires. Ainsi, une des explications possibles de l'avantage d'une fluctuation/oscillation visuelle est qu'elle induit des réponses optocinétiques qui stimuleraient indirectement le "cortex vestibulaire" de l'observateur stationnaire, et donc permettrait une meilleure perception du mouvement propre.

3.1.3 Augmente le mouvement rétinien

Afin de tester le rôle que jouent les mouvements rétiens dans la sensation de mouvement propre, [Palmisano & Kim \(2009\)](#) ont examiné les effets de différents types de regards (regard dirigé¹, fixation stationnaire², regard changeant³) et d'excentricité du regard (centrale ou périphérique) sur la sensation de mouvement propre induite par un flux optique radial pur, fluctuant, ou oscillant. Les auteurs ont découvert qu'une simulation oscillante du point de vue améliorerait toujours la sensation de mouvement propre en profondeur indépendamment de l'excentricité et du type de regard. Aussi, la sensation de vection était améliorée lorsque les participants devaient alterner leur regard entre le centre et la périphérie de la scène visuelle (en comparaison à un regard stable). Ces résultats sont tous cohérents avec la notion selon laquelle le mouvement rétinien joue un rôle important dans la détermination de la durée et de la force de vection. [Palmisano & Kim](#) ont proposé que l'augmentation des mouvements rétiens n'est pas un avantage exclusif à la simulation de point de vue oscillant, mais se trouve être également un avantage lors de la présence de changements de positions du regard. Dans le même sens, une étude plus récente, de [Kim & Palmisano \(2010a\)](#), fournit une preuve convaincante selon laquelle l'amélioration de la sensation de mouvement propre au cours du temps serait reliée au désengagement des mouvements oculaires excentriques de

1. Les participants devaient fixer une cible avant la simulation de mouvement propre.

2. Les participants devaient fixer une cible à la fois avant mais également pendant la simulation de mouvement propre.

3. Les participants devaient fixer une cible dont la position variée au cours de la simulation de mouvement propre.

poursuite ce qui entrainerait par conséquent une augmentation des mouvements rétinien.

3.1.4 Réduit l'adaptation visuelle au flux optique

Lorsque des observateurs font face à une simulation visuelle de mouvement propre vers l'avant à vitesse constante, leur expérience de mouvement propre s'atténue avec le temps par adaptation au flux optique (Denton, 1980; Schmidt & Tiffin, 1969). Cependant, cette adaptation au flux radial pourrait être réduite en ajoutant soit un point de vue fluctuant aléatoirement ou un point de vue oscillant à la simulation visuelle de mouvement propre, ce qui réduirait la sensation de mouvement vers l'avant. En accord avec cette notion, l'affichage d'un flux radial auquel se sur-impose un point de vue fluctuant horizontalement ou verticalement a été montré comme induisant à la fois des sensations devection de plus longues durées et de plus courts *motion after-effects* en comparaison à un flux radial pur (Palmisano & al., 2000). Plus récemment, Seno, Palmisano & Ito (2011) ont trouvé qu'un point de vue fluctuant aléatoirement améliorait à la fois l'expérience devection dans sa durée, et la *vection after-effect* vécue après l'adaptation au flux radial en expansion alors que cette fluctuation réduisait simultanément le *motion after-effect*.

3.1.5 Un point de vue oscillant est plus écologique

A ce jour, une des plus importantes explications concernant l'avantage d'un point de vue oscillant dans la perception du mouvement propre est qu'un flux radial (ou lamellaire) pure ne se produit que très rarement dans le monde réel. Le fait de marcher et de courir ne génère pas seulement un déplacement vers l'avant, mais également des déplacements de haut en bas, de gauche à droite, et d'avant en arrière (Cutting & al., 1992; Grossman & al., 1988; von Grünau & al., 2007; Hirasaki & al., 1999; Lécuyer & al., 2006). Par conséquent, le flux rétinien durant notre propre mouvement contient à la fois des composants aléatoires et oscillatoires, la plupart du temps générés par les mouvements de la tête qui sont que partiellement compensés pour les mouvements des yeux (Grossman & al., 1989; von Grünau & al., 2007). Ainsi, il semblerait possible qu'un point de vue oscillant puise dans des processus visuels normalement utilisés lors de situations réelles de déplacement. En accord avec cette notion, Lécuyer, Burkhardt, Henaff & Donikian (2006) ont montré que l'ajout d'oscillations, simulant celles de la tête lors de la marche, à leur affichage de flux radial améliorait de manière significative la sensation de marcher chez les participants par rapport à un affichage sans oscillations. Dans le même sens, une étude récente de Bubka & Bonato (2010) a montré qu'une vidéo à la première personne tournée caméra à l'épaule induisait un début devection plus rapide et une plus longue sensation de mouvement propre qu'une vidéo tournée depuis un chariot roulant.

3.2 Objectif de l'étude

Comme nous venons de le voir de nombreuses hypothèses ont été proposées afin de tenter de déterminer quel rôle joue un point de vue oscillant dans la perception du mouvement propre. Malgré l'important nombre d'études expérimentales qui se sont intéressées à ce sujet aucune réponse ne fait l'unanimité. L'objectif principal de l'étude qui va suivre a été, une fois de plus, de tenter d'apporter quelques indices supplémentaires à la compréhension de ce phénomène.

Dans une première expérimentation, à l'aide d'une tâche d'estimation de la distance parcourue, nous nous sommes intéressés à comprendre si la modulation de la fréquence d'oscillation du point de vue lors d'une simulation visuelle de déplacement à vitesse constante affectait l'intégration de trajet chez le sujet stationnaire et par conséquent améliorait la perception de la distance parcourue. Dans une seconde expérience nous avons reproduit la première afin de mesurer si ces différentes fréquences d'oscillations déclenchaient différents mouvements de poursuite des yeux et de la tête. A l'aide d'un électro-oculogramme et d'un système de capture du mouvement l'objectif était de déterminer si ces différentes conditions de simulations visuelles de mouvement induisaient différents mouvements rétiniens ou si ces points de vues oscillants généraient des mouvements compensatoires des yeux et de la tête. La troisième expérience visait quant à elle à tester si deux conditions générant la même quantité de mouvement rétinien mais ayant des caractéristiques cohérentes ou incohérentes avec les caractéristiques des conséquences visuelles de la marche affectaient de manières différentes ou non la perception du mouvement propre (hypothèse écologique).

3.3 Article 2. The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance travelled

Journal Of Vision

Martin Bossard & Daniel Mestre

Aix-Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

Abstract

Humans and most animals are able to navigate in their environment, which generates sensorial information of various kinds, such as proprioceptive cues and optic flow. Previous research focusing on the visual effects of walking (bob, sway, and lunge head motion) has shown that the perception of forward self-motion experienced by static observers can be modulated by adding simulated viewpoint oscillations to the radial flow. In three experimental studies, we examined the effects of several viewpoint oscillation frequencies on static observers' perception of the distance travelled, assuming the assessment of distance travelled to be part of the path integration process. Experiment 1 showed that observers' estimates depended on the frequency of the viewpoint oscillations. In Experiment 2, increasing the viewpoint oscillation frequency actually led to an increase in the global retinal flow. It also emerged that simulated viewpoint oscillations enhance the sensation of self-motion : in a specific low frequency range (< 4 Hz), they improved subjects' estimates of the distances travelled. Lastly, in Experiment 3, observers were presented with two different simulated viewpoint oscillation patterns both involving the same amount of global retinal motion, but in the one case, the pattern simulated the visual effects of natural walking, and in the other case, the pattern was not biologically realistic. Contrary to the predictions of a previous ecological hypothesis, the subjects gave similar responses under both conditions. The global retinal motion may be mainly responsible for these effects, which were found to be optimal in a specific fairly low oscillation frequency range.

Keywords : self-motion, optic flow, distance travelled, global retinal motion, path integration

Résumé

Les humains et la plupart des animaux sont capables de naviguer dans leur environnement, ce qui génère divers types d'informations sensorielles comme par exemple les indices proprioceptifs et le flux optique. De précédentes recherches orientées sur les conséquences visuelles de la marche ont montrées que chez des observateurs statiques la perception de leur propre mouvement vers l'avant pouvait être modulée par l'ajout d'un point de vue oscillant au flux radial. A travers trois études expérimentales, nous avons examiné les effets que pouvaient produire différentes fréquences d'oscillation du point de vue sur l'estimation de la distance parcourue chez des observateurs statiques, en assumant que l'évaluation de la distance parcourue fasse partie du processus d'intégration de trajet. L'Expérience 1 a montré que les estimations des sujets dépendaient de la fréquence d'oscillation à laquelle ils étaient confrontés. Dans l'Expérience 2 il a été montré que l'augmentation de la fréquence d'oscillation entraînait effectivement une augmentation du flux rétinien. Il est également apparu qu'un point de vue oscillant améliorait la sensation de mouvement propre mais seulement dans une plage spécifique (< 4 Hz). Enfin, dans l'Expérience 3, les observateurs étaient confrontés à deux points de vue présentant des patterns d'oscillations différents mais les deux impliquant la même quantité de mouvement rétinien. Le premier pattern simulait les conséquences visuelles d'une marche naturelle tandis que le second pattern ne présentait aucun trait biologiquement réaliste. Contrairement aux prédictions d'une hypothèse écologique, les participants donnaient de réponses différentes à travers ces deux conditions. Le mouvement rétinien global semble être principalement responsable de ces effets qui se sont révélés être optimaux dans une plage de fréquences d'oscillation spécifique et assez basse.

Mots clefs : mouvement propre, flux optique, distance parcourue, mouvement rétinien global, intégration de trajet

3.4 Introduction

When exploring their environment, humans and other animals use a navigation strategy called path integration to estimate the distance they have travelled. Path integration is the ability to integrate multiple sources of perceptual information generated by self-motion to keep track of one's own position relative to the starting point (Chrastil & Warren, 2012). Classically, two main types of sensory information have been identified in the context of path integration : internal self-motion cues (idiothetic information), including efferent motor commands, reafferent proprioceptive and vestibular information (Harris & al., 2000, 2002; Israël & Berthoz, 1989; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001) ; and external environmental cues (allothetic information) coming from the spatial consequences of self-motion, such as the optic flow (Gibson, 1950), auditory flow, and haptic flow.

Since the vestibular and proprioceptive inputs involved in the path integration process (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980) are known to provide subjects with information about their own movements (Harris & al., 2000; Kearns & al., 2002), odometry (Durgin & al., 2009), and especially the distance travelled in space (Campos & al., 2012, 2014), it was proposed to focus here on the contribution of the optic flow and its spatio-temporal properties to subjects' self-motion perception.

With a view to understanding the sources of information involved in navigation, the authors of previous studies have created paradigms aiming at dissociating between external and internal information, particularly optic flow from other perceptual cues. When exposed to optic flow patterns (i.e., patterns simulating forward motion in depth), observers can report an illusory sensation of self-motion known as "vection". Vection can occur in real life, when passengers sitting in a stationary train experience an illusion of movement when a nearby train starts to move (Ash & Palmisano, 2012; Dichgans & Brandt, 1978; Durgin & al., 2009; Palmisano & al., 2000). This phenomenon shows that the optic flow alone can suffice to inform us about our movements in space. This is also supported by neurophysiological evidence, showing that the activity of the visual cortical regions increases during purely visually simulated self-motion (Brandt & al., 1998). Gibson (1950) first established that the optic flow delivers information about the spatio-temporal relationships between an observer and his/her environment. It has meanwhile been established in several studies that both animals and humans are able to discriminate and reproduce the distance they have flown/travelled on the basis of visual cues (Bremmer & Lappe, 1999; Esch & Burns, 1995; Lappe & al., 1999; Srinivasan, 2000).

The paradigms used in these studies often consisted in presenting stationary observers with a linear optic flow simulating forward self-motion in depth and asking them to carry out various distance estimation tasks (Harris & al., 2012; Redlick & al., 2001). However, besides the linear optic flow associated with purely translational motion, it is well known that natural walking creates oscillations of the head (bob, sway, and lunge head motion) as well as 3-D head rotations. These visual oscillations are therefore naturally linked to the proprioceptive and vestibular information generated when we are walking, and they may therefore contribute importantly to the perception of our own movements. The authors of a few studies (Durgin & al., 2005; Kim & al., 2015; Kim & Khuu, 2014; Palmisano & al., 2012a; Kim & Palmisano, 2008; Palmisano & al., 2000, 2014) have examined how the visual effects of the head motion which occurs during walking contribute to self-motion perception. Kim and his colleagues have shown that adding simulated head oscillations to a radial optic flow can increase the strength of the in-depth illusion of self-motion (i.e., linear vection), but the process underlying this enhancement still remains to be explained. In many of their studies, Kim & Palmisano (2008, 2010a) attributed this enhanced visual perception of self-motion at least partly to the fact that in stationary observers, viewpoint oscillations generate similar compensatory eye-movements to those which normally occur during natural walking (which stabilize the retinal image of the environment) and stimulate the parieto-insular vestibular cortex (PIVC), which plays a major role in vestibular sensory integration processes (Grüsser & al., 1990).

In a previous study (Bossard & al., 2016) we found that, compared to a purely translational optic flow, adding viewpoint oscillations (simulating the head oscillations which occur during natural walking) or rhythmical viewpoint oscillations (vertical triangular oscillations) with the same vertical frequency (2Hz, corresponding to the step frequency of subjects walking at their preferred speed) improved the subjects' estimation of the distance travelled. The latter results were supported by the leaky path integration model (Lappe & al., 2007) assuming that the state variable is the current distance to the target, which has to be gradually cancelled by moving towards this target. This model involves two main parameters : the sensory gain (k) corresponding to a proportionality constant which causes the state variable to increase or decrease (depending on the sign of k) proportionally to the step length at every step ; and the leak rate (α) occurring at every step, which is proportional to the current value of the state variable. In other words, the gain factor (k) describes whether the increase in each step in the integration process is larger ($k > 1$) or smaller ($k < 1$) than the actual step size.

These results may be attributable to the fact that the process of optic flow integration is

subject to less leakage than in viewpoint oscillation conditions, which is partly consistent with other data onvection : when observers are presented with a simulation of linear self-motion in depth at constant speed, their perception of speed decreases over time as they adapt to the local 1D motion (Denton, 1980; Schmidt & Tiffin, 1969). Several authors have subsequently suggested that adding oscillations might maintain the subjects' sensitivity to the optic flow by reducing the subjects' motion adaptation to the translational (radial) component of the optic flow, and thus improve their perception of self-motion perception (Kim & Khuu, 2014; Palmisano & al., 2014; Seno & al., 2011). However, although Seno & al. (2011) have reported that radial flow displays including simulated vertical viewpoint jitter/oscillation, induced significantly longer vection durations and significantly shorter motion after-effects than non-oscillating control displays, and that the subjects' adaptation to randomly jittering displays resulted in substantially longer vection after-effects than adaptation to either the oscillating or purely radial displays. Contrary to these findings, Palmisano & al. (2012a) reported that simulated horizontal viewpoint oscillations (with a frequency of 0.58, 0.75, or 1 Hz) significantly reduced the vection onset delays and increased the vection durations but did not significantly affect the subsequent motion after-effects in comparison with those observed under non-oscillatory conditions.

In line with our previous study (Bossard & al., 2016), in which we questioned the effects of biological versus non-biological (triangular) nature of viewpoint oscillations on self-motion perception, it was proposed here first to test the effects of various viewpoint oscillation frequencies on subjects' perception of the distance travelled. Stationary observers were therefore presented with visually-induced virtual displacements of four kinds triggered by a global optic flow presented in an immersive environment, the Cave Automatic Virtual Environment (CAVE; Cruz-Neira & al. (1993)). The first type of flow (called the linear flow) was generated by programming a "pure" translation of the virtual environment inducing a subjective illusion of forward movement at a constant speed (1.47 m.s⁻¹). In situations of this kind, subjects' subjective assessment of the distance travelled is usually overestimated (i.e., they undershoot the target)(Redlick & al., 2001; Frenz & Lappe, 2005; Lappe & al., 2007). The other three kinds of flows were vertical triangular oscillations with three different spatio-temporal frequencies (Low (1 Hz), Medium (2 Hz), and High Frequency (4 Hz)) added to the linear forward motion at the same forward speed as in the Linear flow. Medium Frequency condition (2Hz) presents the closest properties to visual consequences of natural walking in terms of frequency (assimilated to step frequency ; 2 step.sec⁻¹) and spatial period (wavelength, assimilated to step length ; 0.735m). These parameters were based on head movements recorded during an actual walking task performed by one of the subjects in the study by Bossard et al., in 2016 (Experiment 2 – Phase 1). Accordingly, in order to

maintain the same forward speed, the spatial period of oscillations was modulated in line with the following equation : forward speed = frequency * spatial period. In other words, when the frequency is multiplied by two, the spatial period will be divided by two, and vice versa.

These last years, authors have proposed and tested several hypotheses concerning viewpoint oscillation/jitter effects on visual self-motion perception (see [Palmisano & al. \(2011\)](#) for a review). In this study we focused on four of these hypotheses and according to them, the viewpoint oscillation frequency :

(1) may modulate path integration processes, assuming viewpoint oscillations to be visual effects of the step length and the step frequency during walking, in line with the leaky path integrator model ([Lappe & al., 2007](#)) ;

(2) may increase the global retinal motion and thus improve the sensation of self-motion ([Kim & Palmisano, 2010a](#); [Palmisano & Kim, 2009](#); [Palmisano & al., 2012a](#)) ;

(3) may generate pursuit eye movements, which would indirectly stimulate stationary subjects' vestibular cortex ([Kim & Palmisano, 2008](#)). This in turn might increase the sensation of self-motion induced ;

(4) may increase the sensation of self-motion, especially at frequencies resembling the natural step frequency because of its more ecological/naturalistic nature.

In this study, it was proposed to test these four hypotheses. The first experiment was designed to test whether various viewpoint oscillation frequencies affected the path integration, self-motion perception and hence the distance travelled perception processes (hypothesis 1). In the second experiment, we tested whether these same four viewpoint oscillation conditions triggered different pursuit eye and/or head movements. We then repeated Experiment 1, while measuring the subjects' eye movements with an electro-oculographic system (EOG) and their head movements, using the CAVE motion tracking system. The aim of this experiment was to determine whether these four optic flow conditions induced different global retinal motions (hypothesis 2) or whether the viewpoint oscillations generated compensatory pursuit eye and head movements (hypothesis 3). The third experiment was intended to test whether or not two viewpoint oscillation conditions generating the same amount of global retinal motion but having similar or incompatible characteristics from the visual consequences of walking affect self-motion perception in the same way (hypothesis 4).

3.5 Expérimentation n°3

The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance travelled (Experimentation 1)

Journal Of Vision

Martin Bossard & Daniel Mestre

Aix-Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

3.5.1 Methods

Participants

Twenty volunteers (ten males and ten females, mean age 23.15 ± 3.3 years, mean height 174.7 ± 11 cm) took part in the experiment. They had no vestibular antecedents or disorders liable to affect their locomotor performances. They all had normal or corrected to normal vision. All the participants gave their written informed consent prior to the experiment, in keeping with the 1964 Helsinki Declaration, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

This experiment was conducted in a large-screen immersive display (CAVE) housed in the Mediterranean Virtual Reality Center (CRVM - <http://crvm.ism.univ-amu.fr>). The CAVE setup consists of a 3-m deep, 3-m wide, 4-m high cubic space surrounded by three vertical screens (the walls) and a horizontal screen (the floor). The three vertical surfaces receive back-projected images, and the ground receives direct projections with a spatial resolution of 1.400×1.050 pixels and a temporal resolution of 60Hz.

Each projection surface was illuminated by two video projectors generating passive stereoscopic images. Stereo separation was ensured by colorimetric filters equipping each pair of projectors. The same color filters were installed on the 3-D glasses worn by the subjects. The Infitec ® system ensured perfect separation between the images received by each eye.

The system was able to measure the subjects' movements, thus allowing interactive exchanges with the virtual environment in real time. This interactivity was based on a tracking system (ART®) involving a set of eight cameras positioned inside the CAVE. This device can be used to track the position of the observer's head in the environment, making coherent perception of the virtual environment possible. The entire system was managed by a computer system based on a cluster of ten PC machines equipped with professional graphic cards. This system is capable of generating synchronously and spatially realistic stereoscopic models of

virtual environments coupled, in real time, with the observer's position. The ICE software, a proprietary software belonging to the ISM (the Institute of Movement Science), was used to prepare and control the environmental setup and the experimental procedure, as well as dealing with individual data recordings.

The subject was standing in an "infinite" straight tunnel (Figure 3.1). This virtual tunnel had the same width as the CAVE (3m) and was consistent in size with the physical scale of the CAVE. The subject was standing 1.5m from the side screens and 3m from the front screen of the CAVE. The tunnel floor was graphically homogeneous and therefore devoid of landmarks. Likewise, no visual indices could be used in the tunnel due to its non-singular random texture. On the floor, the subject could see a target consisting of a "road marking" cone of the usual size (height : 70cm). This target was placed at an initial virtual distance of 6, 12, 18, 24 or 30 meters relative to the observer, depending on the trial (Bossard & al., 2016).

Procedure

The participants, facing the front wall and therefore looking at the tunnel, and holding a two-button mouse, were given the following instructions : 1) they had to estimate the distance to a cone (the target) ; 2) they would first hear a beep requesting them to look straight ahead ; followed by a second beep, 1 second later ; 3) after the second beep, they could trigger the onset of the trial by pressing the left button on the mouse. Pressing the button had two simultaneous effects : the disappearance of the target and the virtual motion of the tunnel relative to the participant ; 4) they had to click again on the button when they thought they had reached the position of the previously seen target ; 5) they were told that this task would be repeated during several trials.

While undergoing optic flow stimulation, the participants therefore had to indicate when they thought they had reached the previously memorized position of the cone (the target). When they felt they had reached the previous position of the target, they had to click again on the left button of the mouse. The second click was recorded and taken to reflect the distance virtually travelled to reach the cone. The second click also had the effect of stopping the motion of the tunnel, and after a period of two seconds had elapsed, initiated the onset of the following trial. This procedure was repeated identically in all the trials, with various initial target distances and simulation modes.

Conditions of virtual simulation of self-movement – the optical flow factor

Linear (L) - In the Linear mode, the camera simulating the subject's viewpoint performed a strictly linear translation at the same mean velocity as in the other conditions ($1.47\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) as if the camera was moving on straight horizontal rails, aligned with the tunnel.



Figure 3.1 – The experimental set-up. The large screen immersive display (CAVE) at Aix-Marseille University. The participant was standing inside the CAVE facing the front wall and the infinite tunnel.

Medium Frequency (MF) – In the Medium Frequency condition (MF, Figure 3.2), the optic flow simulated a linear translation, on which vertical triangular oscillations with an amplitude of 0.044 m were superimposed. The simulated forward speed was the same as in the linear condition ($1.47 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), the frequency was 2 Hz and the spatial period was 0.735 m. These parameters were based on head movements recorded during an actual walking task performed by one of the subjects in the study by [Bossard & al. \(2016\)](#) (Experiment 2 – Phase 1). These oscillations differed from the natural human pattern in their triangular shape, but the "natural" properties, in terms of the frequency and the period, were preserved.

High Frequency (HF) – The High Frequency condition was the same as the MF condition in terms of the shape of the oscillations, but the frequency was twice as high (4 sec^{-1}) and the spatial period was twice as small (0.367 m).

Low Frequency (LF) – The Low Frequency condition was the same as the MF condition but the frequency was twice as small (1 sec^{-1}) and the spatial period (1.47 m) was twice as high.

Contrary to the High and Low Frequency conditions, the Medium Frequency condition involved real biological properties corresponding to what is called the walk ratio. The walk ratio is a human gait signature corresponding to the ratio between the step length and the step frequency ([Sekiya & Nagasaki, 1998](#); [Multon & Olivier, 2013](#)). This ratio is invariable in most subjects in a large range of walking speeds. In the Medium Frequency condition, its value is 0.367 m/steps per s. which is similar to the values recorded by [Sekiya & Nagasaki \(1998\)](#), where the walk ratio was 0.387 m/steps per s, whereas the value obtained here in the High Frequency condition was significantly lower ($0.092 \text{ m/steps per s}$) and that obtained in the Low Frequency condition was significantly higher ($1.47 \text{ m/steps per s}$).

Experimental plan

The following experimental design was used in this study : 20 subjects were presented with 10 blocks of trials. In each block of 20 trials (five distances [6, 12, 18, 24, and 30 m] x four optic flow conditions [Linear, Low Frequency, Medium Frequency, and High Frequency]), the order of the trials was chosen at random. The whole experiment lasted approximately 65 min per subject. This gave a total number of $20 \times 10 \times 4 \times 5 = 4,000$ observations and measurements of the dependent variable (the perceived distance travelled).

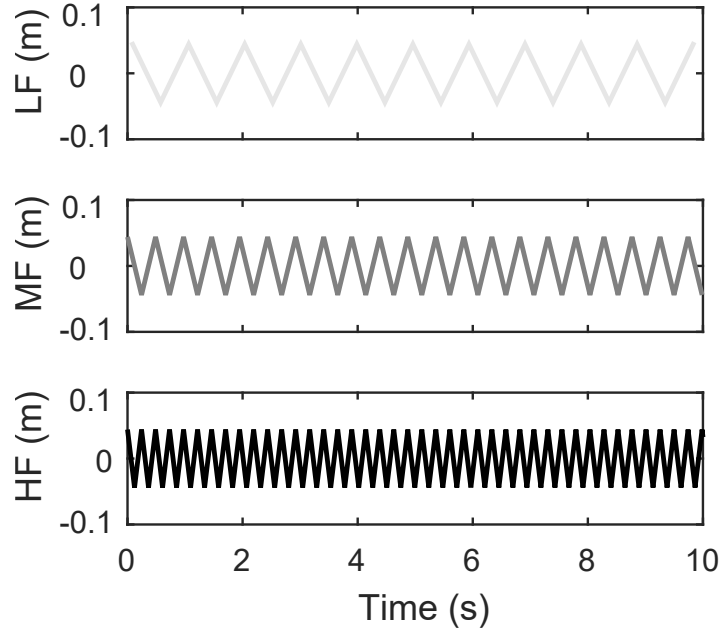


Figure 3.2 – The 3 triangular viewpoint oscillation conditions. From top to bottom, Low Frequency (LF, 1Hz), Medium Frequency (MF, 2Hz), and High Frequency (HF, 4Hz) conditions.

Data analysis

In each trial, independent variables (subject's id, block number, initial distance and virtual simulation of self-movement condition) and the dependent variable (simulated travelled distance moved) were recorded. The simulated travelled distance moved by the subject was bounded by a start signal and a stop signal. Between these two signals, the tunnel advanced. The instantaneous simulated distance between the observer's position and that of the target was recorded at a sampling frequency of 100Hz.

Subjects' estimates, as a function of the initial target distances under the four conditions of optic flow simulation, were adjusted (with Matlab[®] fitting functions) using the leaky path integration model developed by [Lappe & al. \(2007\)](#).

In this model, the subjects monitor the current perceived distance $D(x)$ to the target during the movement as a function of their simulated position (x), and press the button when this distance becomes equal to zero. The instantaneous change in D with respect to x is given by

$$\frac{dD(x)}{dx} = -\alpha D - k \quad (3.1)$$

where k is the sensory gain ($k = 1$ in the case of an ideal observer) and α is the leaky integrator constant ($\alpha = 0$ in the case of an ideal observer). The general solution to this

differential equation is

$$D(x) = (D_0 + \frac{k}{\alpha})exp^{-\alpha x} - \frac{k}{\alpha} \quad (3.2)$$

where D_0 is the actual initial distance to the target (before the subject starts moving). From this equation, we can obtain the distance travelled ($x(D_0)$) at which the subjects believed they had reached the target ($D = 0$), in the case of a given initial target distance (D_0) :

$$x(D_0) = \frac{1}{\alpha} \ln(1 + \frac{\alpha D_0}{k}) \quad (3.3)$$

Statistical analyses

Shapiro-Wilks tests were used to check that the data were normally distributed. Once this condition was met, statistical analyses were conducted using repeated measures analyses of variance (ANOVAs).

3.5.2 Results

Perceived distance travelled

When they were exposed to simulations inducing the feeling of forward movement toward a previously seen distant target, subjects indicated that they had reached the target after travelling on average only 89% of the initial target distance. An ANOVA was conducted on the simulated distance travelled at the moment when the subjects responded (the dependent variable). This analysis involved three independent variables ($Block_{10} * Distance_5 * OpticFlow_4$). It showed the existence of a main effect of the Block factor ($F(9, 171) = 5.377, p < 0.001, \eta_p^2 = .221$) and the Distance factor ($F(4, 76) = 257.311, p < 0.001, \eta_p^2 = .931$). It also showed the occurrence of an interaction between the Optic Flow and Distance factors ($F(12, 228) = 3.487, p < 0.001, \eta_p^2 = .155$) and between the Block and Distance factors ($F(36, 684) = 1.775, p < 0.005, \eta_p^2 = .085$).

In line with the results obtained by [Bossard & al. \(2016\)](#), subjects tended to give early responses more frequently in the first few experimental blocks, and their performances subsequently stabilized (Figure 3.3). Overall, it can be seen from Figure 3.3 that subjects tended to undershoot the simulated distance travelled. However, the presence of a Distance effect suggests the existence of a positive correlation between the initial target distance and the subject's distance travelled estimates. In the case of the largest distances, subjects undershot the simulated distance travelled : when the initial target was 30 m away, for example, the subjects responded after the simulated distance travelled was only 23 m on average. Conversely,

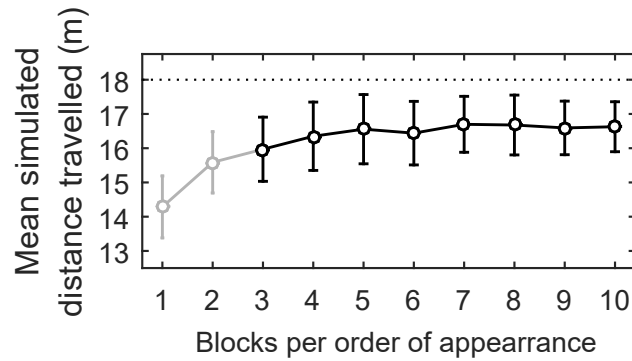


Figure 3.3 – Mean simulated distance travelled per block of trials. Data points are means based on the performances of twenty subjects with the five target distances, and error bars give the standard errors of the means. A significant effect of the Block factor was observed, which disappeared when the analysis was restricted to the last 8 blocks. The dotted line gives the average initial target distance.

with the shortest distances, subjects overshoot the simulated distance travelled. The interaction between Block and Distance factors shows a more pronounced block effect with large distances than with small distances. When the analysis was restricted to the last eight blocks, the block effect disappeared ($F(7, 133) = 1.195, p > 0.1, \eta_p^2 = .059$), and no interactions between Block and Distance factors were observed ($F(28, 532) = 1.336, p > 0.1, \eta_p^2 = .066$). However, the effect of the Distance factor ($F(4, 76) = 239.423, p < 0.001, \eta_p^2 = .926$) and the effect of interactions between the Optic Flow and Distance factors persisted ($F(12, 228) = 2.801, p < 0.005, \eta_p^2 = .128$). Figure 3.4 shows the simulated distance travelled versus the distance to the previously seen static target under the four optic flow conditions (Linear, High Frequency, Medium Frequency, and Low Frequency). The existence of an interaction between these two factors means that the observers' responses depended in both cases on the distance factor, but also that the latter factor contributed to the responses obtained via the optic flow factor. A post hoc test (Tukey's HSD test) was therefore performed, which showed that the High Frequency condition differed significantly from the Medium and Low Frequency conditions only at an initial distance to the target of 30m (Figure 3.5). The subjects' perception of the distance travelled tended to be closer to the truth (slope of 1 between the initial target distance and the simulated distance travelled, see Figure 3.4) in the Low and Medium Frequency conditions than in the High Frequency conditions. This test also showed the existence of a significant difference between the Low Frequency (LF) and Linear conditions in the case of the longest initial distance to the target (30m, Figure 3.5).

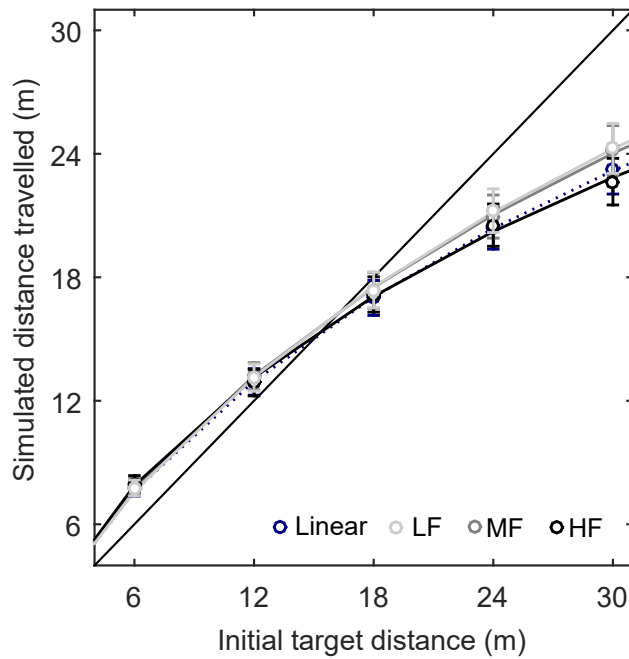


Figure 3.4 – Distance travelled depending on the initial distance to the target in the linear, Low Frequency (LF), Medium Frequency (MF), and High Frequency (HF) conditions. Data points are means based on 8 repetitions carried out by each of the 20 subjects, and error bars give the standard errors of the means. The straight black line indicates the actual distances. Blue dotted ($k = 0.666$; $\alpha = 0.059$), light grey ($k = 0.688$; $\alpha = 0.055$), grey ($k = 0.687$; $\alpha = 0.055$), black ($k = 0.639$; $\alpha = 0.069$) lines are the fits obtained by fitting the average data to the leaky integration model (Lappe & al., 2007). See the Methods section for details.

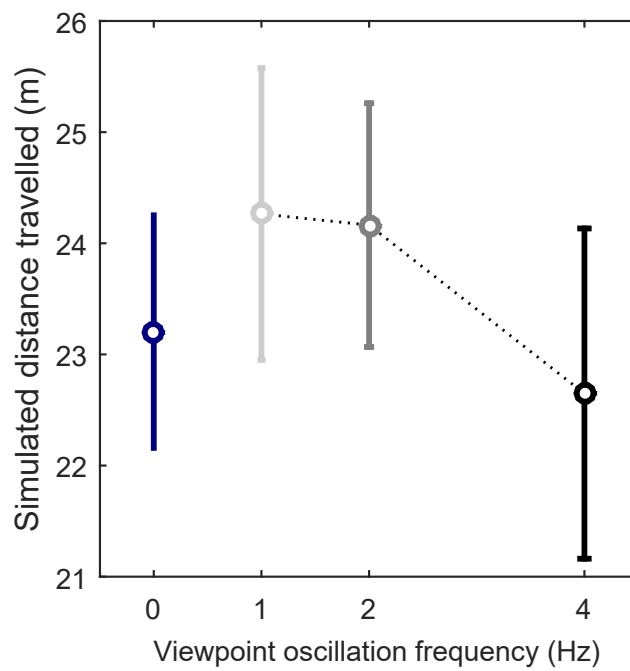


Figure 3.5 – Distance travelled as a function of the oscillation frequency conditions with an initial distance of 30 meters. Data points are means based on 8 repetitions carried out by each of the 20 subjects, and error bars give the standard errors of the means.

Leaky integrator model

Each subject's responses (in the range of initial distances tested) recorded in the four motion simulation conditions in the last 8 last blocks of trials were adjusted using the leaky spatial integrator model developed by Lappe & al. (2007) to compute the sensory gain (k) and the leak rate (α). An ANOVA was performed on each of these values ($Block_8 * OpticFlow_4$). In the case of the gain parameter (k), no Block effect was found to occur ($F(7, 133) = 0.39, p > 0.5, \eta_p^2 = .02$; Figure 3.6, Block 3 to Block 10), but the ANOVA on all 10 Blocks showed the occurrence of a significant decrease in the value of the parameter k ($F(9, 171) = 2.441, p < 0.05, \eta_p^2 = .114$), in line with our previous studies (Bossard et al., 2016) and with the block effect observed in the case of the overall distance travelled (Figure 3.3). The sensory gain (k) in the last 8 Blocks of trials was also found to depend significantly on the Optic Flow factor ($F(3, 57) = 2.86, p < 0.05, \eta_p^2 = .131$), since Figure 3.7 shows that the value of k decreased at increasing oscillation frequencies. A Tukey's test showed that the k values differed significantly between the High Frequency condition and the Medium and Low Frequency conditions.

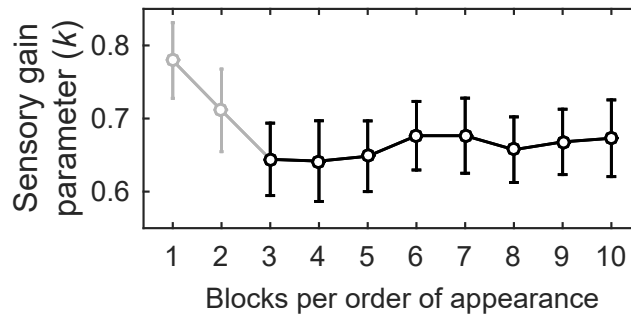


Figure 3.6 – Mean sensory gain in the leaky spatial integrator model (k) depending on the experimental block. Data points are means based on twenty subjects, and error bars give the standard errors of the means.

The second ANOVA ($Block_8 * OpticFlow_4$) showed that the leak rate (α) did not differ between Blocks ($F(7, 133) = 2.05, p > 0.05, \eta_p^2 = .097$), but differed between the Optic flow conditions ($F(3, 57) = 4.356, p < 0.01, \eta_p^2 = .187$; Figure 3.7). The value of α increased with the oscillation frequencies. A Tukey's test showed that the value of α values differed significantly between the HF condition and the MF and LF conditions.

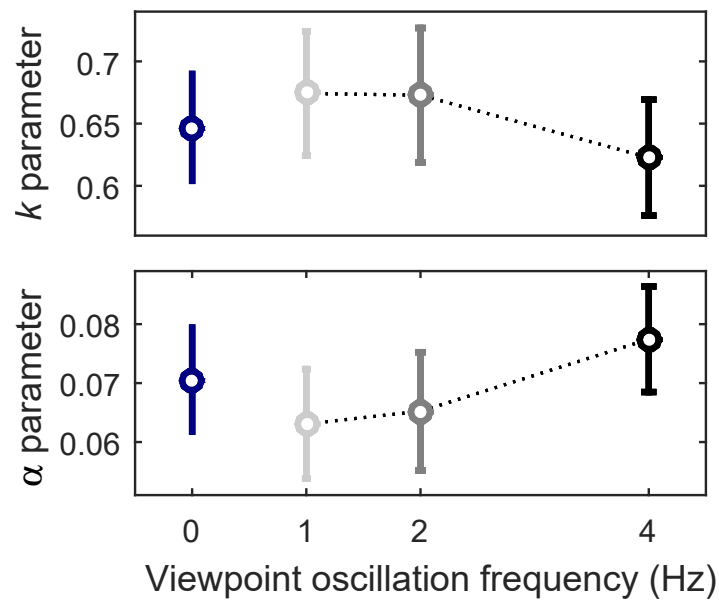


Figure 3.7 – Values of the mean sensory gain (k) and the mean leak parameter (α) depending on the oscillation frequency in the last 8 blocks. Optic flow conditions : Linear (0Hz); Low Frequency (1Hz); Medium Frequency (2Hz); High Frequency (4Hz). Data points are means based on the values of k or α computed on the last 8 blocks of trials carried out by each of the 20 participants, and error bars give the standard errors of the means.

3.5.3 Discussion

The aim of this study was to determine how various viewpoint oscillation frequencies (more or less close, in terms of frequency and spatial period, to the visual effects of vertical head oscillations during natural walking) may affect the subjects' perception of the distance travelled.

In addition to the global distance compression effect, which we found in a previous study (Bossard & al., 2016) to act in the same way in all four optic flow conditions studied, the main result obtained here was that, whatever the value of the subjects' initial egocentric distance estimates, the spatio-temporal properties of the optic flow apparently modulated the path integration process, since differences in the subjects' perception of the distance travelled were observed, depending on the optic flow conditions. The results obtained in this study show that Low Frequency and Medium Frequency conditions yielded more accurate distance travelled assessments than and the Linear and High Frequency conditions. The Low Frequency and Medium Frequency conditions did not differ significantly, nor did the High Frequency and Linear conditions (Figure 3.4 et Figure 3.5). In other words, the subjects' perception of the distance travelled in this virtual environment tended to be closer to the truth in the Low Frequency and Medium Frequency conditions than in the High Frequency and Linear conditions. These results were confirmed by the parameters values of the leaky path integrator model, with which the sensory gain (k) was found to be significantly lower and the leak rate (α) significantly higher in the High Frequency condition than the Low and Medium Frequency conditions (Figure 3.7).

In agreement with the leaky path integrator model, in which it is assumed that a path's segments are integrated at every spatial step, we observe here that the k values tended to decrease and the α values, to increase with increasing viewpoint oscillation frequencies. This model partly explains the differences observed depending on the viewpoint oscillation frequency conditions applied. But the absence of any strong correlations between the model parameters and the oscillation frequency suggests that other parameters are probably involved in this process.

3.6 Expérimentation n°4

The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance travelled (Experiment 2)

Journal Of Vision

Martin Bossard & Daniel Mestre

Aix-Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

At this point, the question arises as to what exactly affected the subjects' self-motion perception in these various viewpoint oscillation frequency conditions. Observers are known, for example, to generate compensatory eye movements (ocular following responses or OFRs) in response to the visual oscillation conditions to which they are subjected. Pursuit eye-movements of this kind might indirectly stimulate the vestibular cortex in stationary subjects (Kim & Palmisano (2010b); hypothesis 3), which would lead to an improvement in the subjects' perception of self-motion. Conversely, in line with retinal motion hypothesis (hypothesis 2), if subjects' eye-movements do not differ between viewpoint oscillation frequency conditions, then the higher the viewpoint oscillation frequency, the greater the global retinal motion should be. And as ? have established, an increase in the retinal motion would result in a more compelling sensation of self-motion (in terms of the strength rating and the onset latency). This process would be beneficial in the present distance travelled estimation task, at least at Low and Medium oscillation frequencies rather than the Linear condition. Conversely, the High frequency condition seems to have degraded the subjects' performances, which suggests that the advantage of oscillations advantage might apply within specific limits.

In order to test hypotheses 2 and 3, we therefore repeated the same basic experimental procedure, but this time, the eye-movements and head motion were measured using electroculographic methods and the CAVE tracking system, respectively.

3.6.1 Methods

Participants

12 participants (mean age 21 ± 4.3 , seven females, and six males) with normal or corrected-to-normal vision took part in this experiment. They had no vestibular antecedents or disorders liable to affect their locomotor performances or their visual acuity. All the participants gave their written informed consent prior to the experiment, in keeping with the 1964 Helsinki Declaration, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

The laboratory setup and the virtual scene were identical to those used in Experiment 1.

Procedure

The procedure was practically identical to that used in Experiment 1, apart from the following three changes. First, the participants' head motions were recorded by the ART® tracking system throughout the experiment at a sampling frequency of 100Hz and participants' vertical eye movements were monitored by electro-oculography (EOG) using a BIOPAC MP150 BioNomadix wireless system (Biopac Systems, Inc., Santa Barbara, CA) operating at a frequency of 1000 Hz, with a ground electrode placed on the head in the middle of the frontal bone and four other EOG electrodes placed above and below each eye to record the vertical eye movements. The second change was the introduction of calibration phases, during which the observers had to fix a target (a cross) placed 12m in front of them visually without moving their head. The cross oscillated vertically, at a frequency of 1Hz and an amplitude of 1m around each subject's eye level. At the same time, the cross approached the observers (which led to an increase in its size), until stopping 1.5m in front of them. This phase was run five times before the experiment and once after every even-numbered block of trials. The third change was the addition of a supplementary block of trials at the end of the experiment, in which the target no longer disappeared. This final block was not included in the statistical analysis of the perceived distance travelled.

Experimental plan

The following experimental design was used here : 12 subjects were presented with 8 blocks of 20 trials. In each block (five distances [6, 12, 18, 24, and 30 meters] * four optic flow conditions [*Linear, LowFrequency, MediumFrequency, andHighFrequency*]), the order of the trials was chosen at random. The whole experiment lasted approximately 90 min per subject. This yielded a total number of $12 * 8 * 5 * 4 = 1,920$ observations and measurements of the dependent variable (the perceived distance travelled).

Data analysis

A Fast Fourier Transformation (FFT) was performed on the raw data obtained in all the trials with the EOG system and the motion capture system. The area under the curve at frequencies of around 1, 2, and 4 Hz was then computed by integration with a step interval of ± 0.1 Hz.

3.6.2 Results

Perceived distance travelled

As in the first experiment, subjects gave their responses before reaching the position of the previously seen target. They pressed the button to indicate that they had reached the target after covering only 79% of the distance on average. Here again, there were significant differences between the effects of the optic flow conditions. Mean results are presented in Figure 3.8. An ANOVA showed the existence of a main effect of the Block factor ($F(7, 77) = 2.66; p < 0.05, \eta_p^2 = .195$), the Distance factor ($F(4, 44) = 166.03; p < 0.001, \eta_p^2 = .938$), and the Optic Flow factor ($F(3, 33) = 9.97; p < 0.001, \eta_p^2 = .475$). It also shows the occurrence of an interaction between the Optic Flow and Distance factors ($F(12, 132) = 2.09; p < 0.05, \eta_p^2 = .16$). A post hoc test (Tukey's HSD test) showed that the High Frequency condition differed significantly from the Medium and Low Frequency conditions (Figure 3.8).

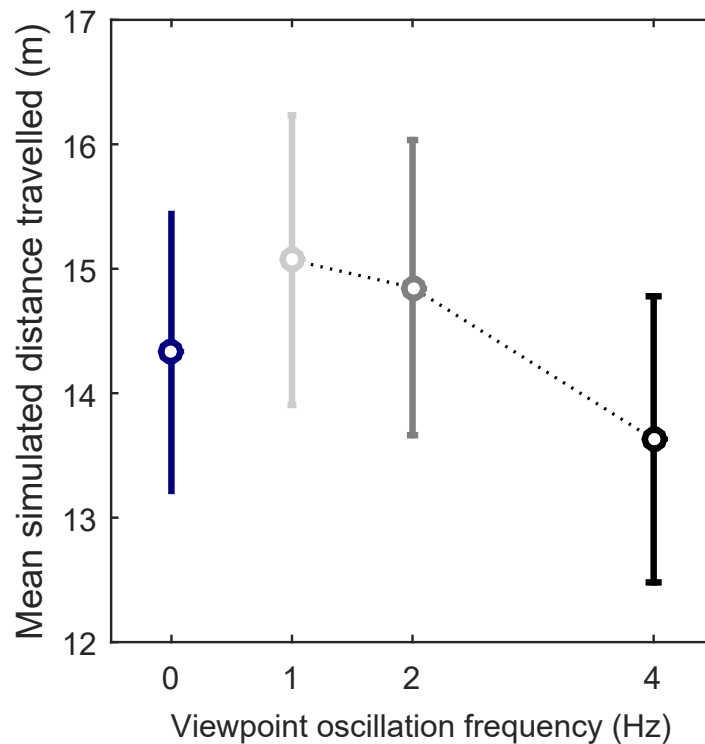


Figure 3.8 – Mean distance travelled as a function of the oscillation frequency with the five initial distances. Data points are means based on 7 repeated trials carried out by each of the 12 subjects, and error bars give the standard errors of the means.

As in the first experiment, subjects tended to give early responses more frequently

in the first few blocks, and their performances subsequently stabilized. When the analysis was restricted to the last seven blocks, no block-related effects were observed ($F(6, 66) = 1.66; p > 0.1, \eta_p^2 = .131$), whereas the effects of the Optic Flow factor ($F(3, 33) = 9.41; p < 0.001, \eta_p^2 = .461$; Figure 3.8) and the interaction between Optic Flow and Distance factors ($F(12, 132) = 1.92; p < 0.05, \eta_p^2 = .149$; Figure 3.9) persisted.

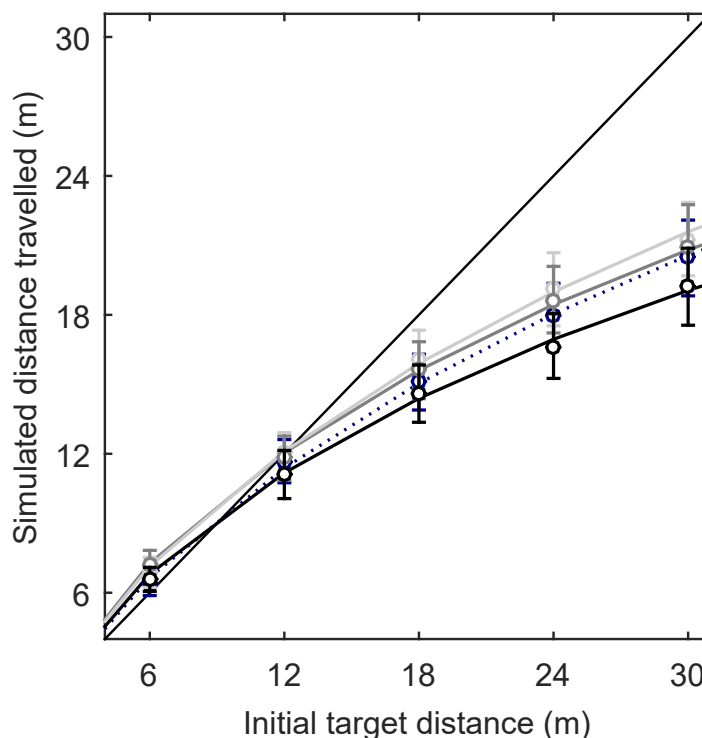


Figure 3.9 – Distance travelled depending on the initial target distance in the Linear (L), Low Frequency (LF), Medium Frequency (MF), and High Frequency (HF) conditions. Data points are means based on 8 repeated trials carried out by each of the 20 subjects, and error bars give the standard errors of the means. The black straight line indicates the actual distances. Blue dotted ($k = 0.78; \alpha = 0.087$), light grey ($k = 0.75; \alpha = 0.075$), grey ($k = 0.71; \alpha = 0.087$), and black ($k = 0.73; \alpha = 0.11$) lines are the fits obtained by fitting average data with the leaky integration model (Lappe & al., 2007). See the Methods section for details.

Leaky integrator model

As far as the model parameters were concerned, as in the first experiment, an effect of the Block factor on the k values was found to occur ($F(7, 77) = 2.75; p < 0.05, \eta_p^2 = .2$), and this effect disappeared when only the last seven blocks were analyzed ($F(6, 66) = 1.23; p > 0.05, \eta_p^2 = .102$). Again in the last seven blocks, an effect of the Optic Flow on the α values ($F(3, 33) = 2.83; p < 0.05, \eta_p^2 = .245$; Figure 3.10) was found to occur : the value of α

increased with the oscillation frequency. A Tukey's test showed that the α values observed in the HF condition differed significantly from those recorded in the MF and LF conditions.

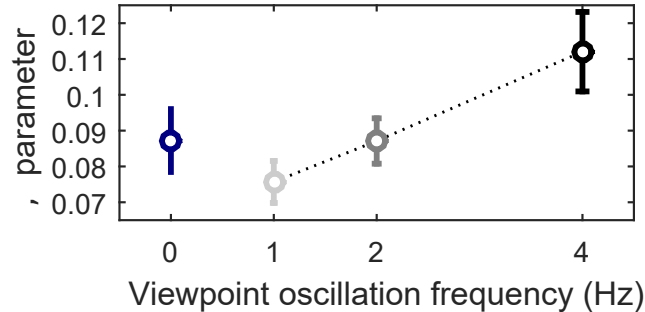


Figure 3.10 – Mean leak parameter values (α) depending on the oscillation frequency in the last 7 blocks of trials. Optic flow conditions : Linear (0Hz) ; Low Frequency (1Hz) ; Medium Frequency (2Hz) ; High Frequency (4Hz). Data points are means based on the α values computed on the last 7 blocks carried out by each of the 12 participants, and error bars give the standard errors of the means.

Eye movements

In all the calibration data, we first analysed the spatial-frequency content by calculating 2-D Fast Fourier Transforms (FFTs) on raw EOG data. These data showed that observers were able to pursue the oscillating target (the cross) visually when it was oscillating at a frequency of 1Hz (Figure 3.11). Logically, EOG signals increased in amplitude as the oscillating target came closer.

In all the trials conducted in the experimental phases, we analysed the eye movements' spatial-frequency content by calculating 2-D Fast Fourier Transforms (FFTs) on the EOG data obtained. The area under the curve around frequencies of 1, 2, and 4 Hz was then computed by integration, with a step interval of ± 0.1 Hz (Figure 3.12. B. gray area).

An ANOVA was then conducted on the values of the areas under the curve, one at each frequency of interest (1, 2, and 4 Hz), denoted "the value of observation"(VoO) in the following figures (Figure 3.12). This analysis involved three independent variables ($VoO_3 * Distance_5 * OpticFlow_4$). The results obtained here showed that the main effects involved were those of the Value of Observation factor ($F(2, 22) = 38.7, p < 0.001, \eta_p^2 = .779$), and the Distance factor ($F(4, 44) = 6.4, p < 0.001, \eta_p^2 = .367$). An interaction was also found to occur between the Value of Observation and the Distance factors ($F(8, 88) = 4.2, p < 0.001, \eta_p^2 = .276$).

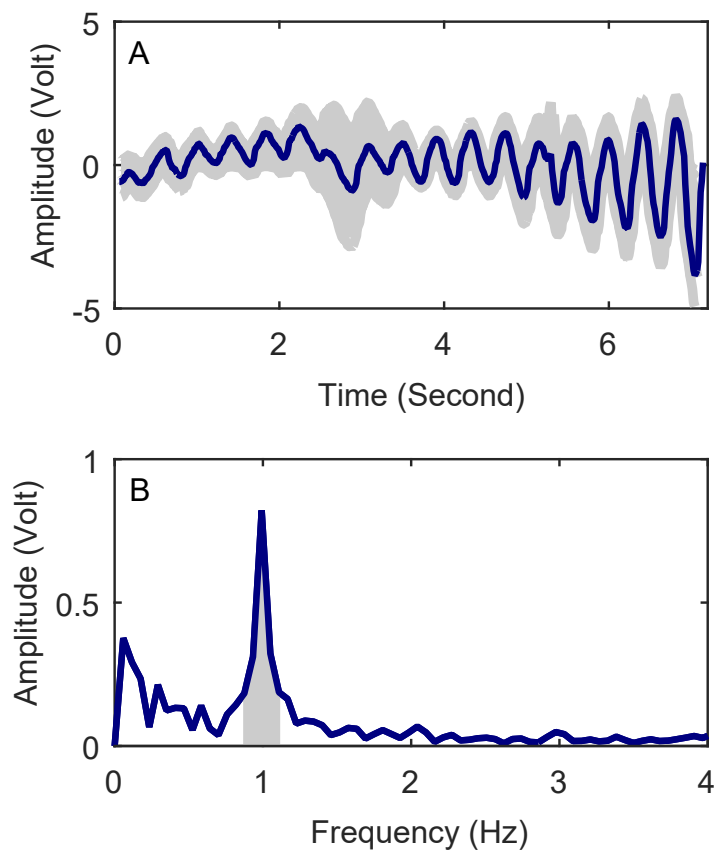


Figure 3.11 – **A.** Mean EOG raw data recorded during the calibration phases for one participant. **B.** Spatial-frequency content of the previous signal. The gray surface is an example of the area that will be used to compare the spatial-frequency contents of all the experimental trials.

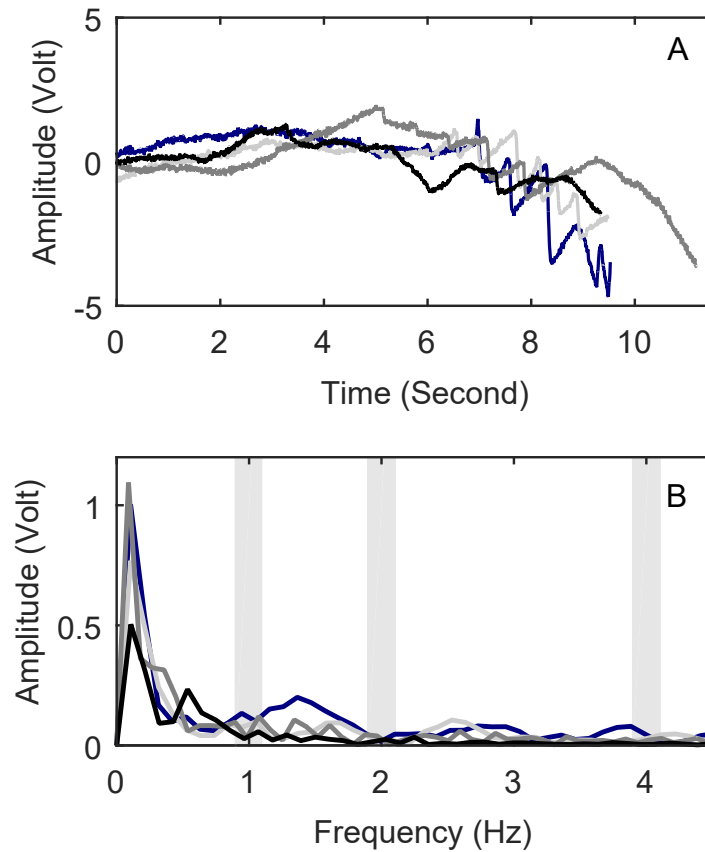


Figure 3.12 – **A.** Raw EOG data obtained in the experimental phases for one participant, corresponding to one trial in each optic flow condition : Linear (blue) ; Low Frequency (light grey) ; Medium Frequency (grey) ; High Frequency (dark grey). **B.** Spatial-frequency content of the previous signals. The light blue areas are the three areas that will be used to compare the spatial-frequency content of all the experimental trials.

The effect of the Value of Observation factor, which was supported by a Tukey's test, indicates that there was a greater spatial-frequency content around 1 Hz than with the other two values of observation. The effect of the Distance factor indicates the existence of a negative correlation between the area under the curve and the distance to be estimated by the subjects. And the presence of an interaction means that the effect of one factor varied depending on the modalities involved in the other factor. These effects were mainly due to the task : participants tracked the target with their eyes and their head, which led the signal to drift increasingly as they were approaching the target. The effect of the Distance factor was due to the fact that this drift occupied a larger proportion of the signal at shorter distances than at longer distances. The effect of the Value of Observation can be explained by the weakness of this drift because it created mainly low frequencies (up to 1 Hz) rather than high frequencies.

One of the main results obtained here was the absence of any effect of the Optic Flow factor ($F(3, 33) = 1.9, p > 0.1, \eta_p^2 = .148$; Figure 3.13, Block 1 to 8). This means that the various Optic Flow conditions did not involve different compensatory eye movements.

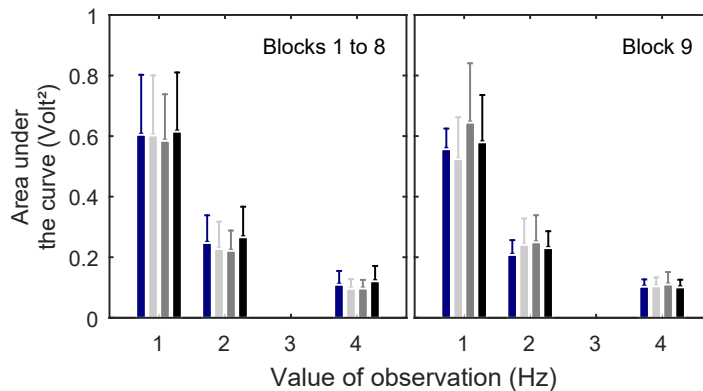


Figure 3.13 – Mean values of the area under the curve of the spatial-frequency content in the case of eye movements around 1, 2, and 4 Hz, depending on Optic Flow condition (Linear, Low, Medium, and High) in the first eight blocks of trials (left) and the ninth block, when the target was visible (on the right).

The ninth block of trials, when the target no longer disappeared, was used to test whether the presence or absence of the target led to any change in the eye movements. The same analyses were performed as above, and the ANOVA showed that the main effect involved was that of the Value of Observation factor ($F(2, 22) = 55.9, p < 0.001, \eta_p^2 = .836$; Figure 3.13).

Head movements

This same analysis was performed on the head movements and gave similar results (Figure 3.14) to those observed in the case of eye movements. In the first eight blocks of trials, the results showed that the main effects involved were those of the Value of Observation factor ($F(2, 22) = 23.9, p < 0.001, \eta_p^2 = .686$), and the Distance factor ($F(4, 44) = 6.68, p < 0.001, \eta_p^2 = .378$). A significant interaction was also found to occur between the Value of Observation and the Distance factors ($F(8, 88) = 6.63, p < 0.001, \eta_p^2 = .376$).

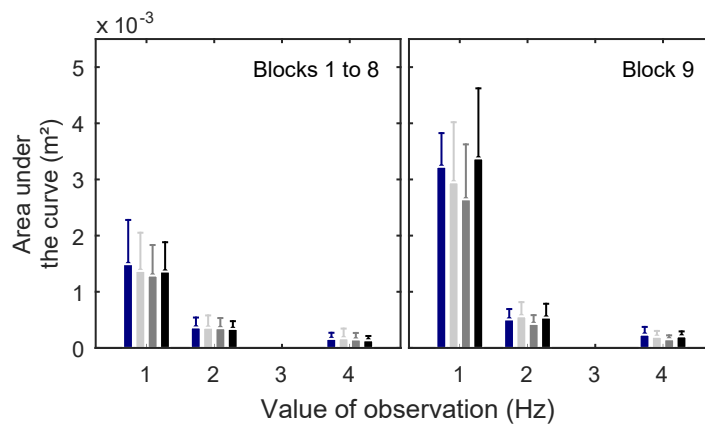


Figure 3.14 – Mean areas under the curves of the spatial-frequency content in the case of head movements at frequencies of around 1, 2, and 4 Hz, depending on the Optic Flow condition (Linear, Low, Medium, and High) in the first eight blocks of trials (left) and the ninth block, when the target was visible (on the right).

The analysis conducted on the ninth block of trials showed similar effects of the Value of Observation factor ($F(2, 22) = 14.5, p < 0.001, \eta_p^2 = .568$; Figure 3.14), the Distance factor ($F(4, 44) = 6.22, p < 0.001, \eta_p^2 = .361$), and the occurrence of an interaction between the Value of Observation and Distance factors ($F(8, 88) = 5.7, p < 0.001, \eta_p^2 = .341$).

3.6.3 Discussion

The aim was to determine whether subjects generated compensatory eye and/or head movements when they were subjected to viewpoint oscillations, and if so, whether these eye and/or head movements differed depending on the viewpoint oscillation frequency. The results obtained on the subjects' distance travelled estimations were similar to those obtained in the first experiment : the Block and Distance factors had similar effects, and a similar interaction between the Optic Flow and Distance factors was found to occur. In addition, a main effect of Optic Flow factor was observed : the subjects' estimates recorded in the High

Frequency condition differed significantly from those obtained in the Medium and Low Frequency conditions (Figure 3.8).

In terms of eye and head movements, no significant differences were detected between the four viewpoint conditions, and no evidence was therefore obtained that eye or head pursuit movements were associated with the various oscillation frequencies. These results may be due to the fact that participants tracked the memorized position of the previously seen target on the non-textured ground. Indeed, as Palmisano & al. (2012a) previously reported the observers' eyes were almost stationary and did not oscillate in response to a simulated viewpoint oscillation when they had to gaze at a stationary fixation point. Based on these results, we concluded that increasing the viewpoint oscillation frequency results in an increase in the global retinal flow (hypothesis 2). In line with the latter hypothesis, Palmisano & al. (2012a) showed that an increasing retinal motion results in a more compelling sensation of vection : the subjects' vection strength ratings increased with the simulated viewpoint oscillations in comparison to what occurred with no oscillations, and the vection strength also increased with the oscillation frequency (which increases the global retinal motion).

At this point, it is worth noting that simply adding more global retinal motion to a visually simulation of forward self-motion does not always improve subjects' self-motion perception : the results of Experiment 1 and Experiment 2 suggest that adding global retinal motion can be either beneficial (in Low and Medium Frequency conditions) or detrimental (in the High Frequency condition) to the perception of the distance travelled, in comparison with the Linear condition. Low and Medium conditions give more accurate estimates of the distance travelled than the High condition.

3.7 Expérimentation n°5

The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance travelled (Experiment 3)

Journal Of Vision

Martin Bossard & Daniel Mestre

Aix-Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

Lastly, it is possible that the benefits of simulated viewpoint oscillation (in addition to the global retinal motion hypothesis) may also be partly due to the fact that it evokes in participants similar visual effects of head movements to those perceived during walking or running (Bubka & Bonato, 2010). In order to test this hypothesis (hypothesis 4), we therefore conducted a third experiment in which subjects were subjected to two viewpoint oscillation conditions inducing equivalent global retinal motion. The first condition was a pattern having similar characteristic to those of the patterns generated by actual walking, and the second condition involved a pattern which was not biologically realistic.

3.7.1 Methods

Participants

Ten participants, who were university students (mean age 25 ± 4.9 , 6 males and 4 females), participated in exchange for course credits. They all had normal or corrected to normal vision and no vestibular antecedents or disorders. All the participants gave their written informed consent prior to the experiment in keeping with the 1964 Helsinki Declaration, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

The laboratory, the virtual reality device, and the virtual scene were all identical to those used in Experiment 2.

Procedure

Conditions of virtual simulation of self-movement – the optical flow factor

Bio-coherent - In the bio-coherent condition, a linear translation was imposed on the subject's viewpoint (via a virtual camera), combined with vertical triangular oscillations with a frequency of 2 Hz, corresponding to the visual effects of the step frequency, and horizontal triangular oscillations at a frequency of 1 Hz, corresponding to the visual

effects of the stride frequency. The speed in depth was $1.47 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, as in the conditions applied in Experiment 1 and 2.

Bio-incoherent - This condition was the same as the previous one, but with vertical triangular oscillations at a frequency of 1 Hz and horizontal triangular oscillations at a frequency of 2Hz. These two conditions created an identical amount of visual motion relative to the observer.

Experimental design

The following experimental design was used here : 10 subjects were presented with 10 blocks of 10 trials. In each block of trials (five distances [6, 12, 18, 24, and 30 meters] * two optic flow conditions [*bio-coherent* and *bio-incoherent*]), the order of the trials was chosen at random. The whole experiment lasted approximately 45 min per subject. This yielded a total number of $10 \times 10 \times 5 \times 2$ or 1,000 observations and measurements of the dependent variable (the perceived distance travelled).

3.7.2 Results

Perceived distance travelled

As in the two first experiments, subjects gave their responses before reaching the position of the previously seen target. They pressed the button to indicate that they had reached the target after covering only 90.7% of the distance on average. An ANOVA showed the existence of a main effect of the Block factor ($F(9, 81) = 3.06; p < 0.005, \eta_p^2 = .254$), and the Distance factor ($F(4, 36) = 100.78; p < 0.001, \eta_p^2 = .918$), but no effect of the Optic Flow factor was observed ($F(1, 9) = 3.08; p > 0.05, \eta_p^2 = .255$), and no interaction between the Optic Flow and Distance factors was found to occur ($F(4, 36) = 1.9; p > 0.05, \eta_p^2 = .173$; Figure 3.15). In line with the two first experiments, subjects tended to give early responses more frequently in the first few blocks, and their performances subsequently stabilized. When the analysis was restricted to the last nine blocks, no block-related effects were observed ($F(8, 72) = 2; p > 0.05, \eta_p^2 = .182$).

Leaky path integrator model

As far as the model parameters were concerned, as in the two first experiments, an effect of Block factor on the k values was found to occur ($F(9, 81) = 5.62; p < 0.001, \eta_p^2 = .384$), and this effect disappeared when only the last nine blocks were analyzed ($F(8, 72) = 1.67; p > 0.05, \eta_p^2 = .156$). No effect of the Optic Flow factor on the k values ($F(1, 9) =$

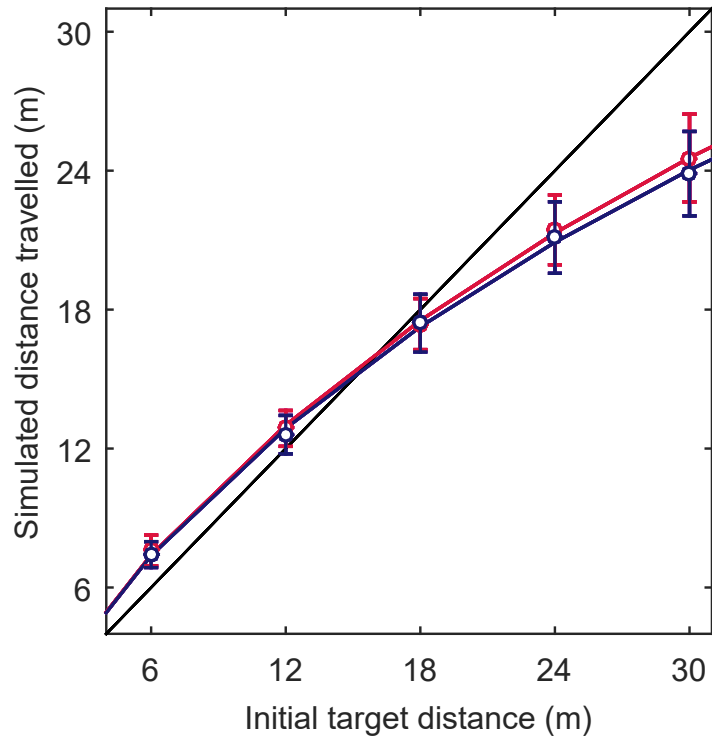


Figure 3.15 – Distance travelled depending on the initial target distance in the bio-coherent (blue) and bio-incoherent (red) conditions. Data points are means based on 8 repeated trials carried out by each of the 10 subjects, and error bars give the standard errors of the means. The straight black line indicates the actual distances. Red ($k = 0.69$; $\alpha = 0.043$) and blue ($k = 0.68$; $\alpha = 0.046$) lines are the fits obtained by fitting the average data to the leaky integration model (Lappe & al., 2007).

0.12; $p > 0.05$, $\eta_p^2 = .012$) or the α values ($F(1, 9) = 0.45$; $p > 0.05$, $\eta_p^2 = .047$) was found to occur.

3.7.3 Discussion

The fourth hypothesis focused on the idea that viewpoint oscillation taps into the visual processes normally used to perceive self-motion based on the natural optic flow patterns which occur during walking. Consistent with this hypothesis, various studies (Kokkinara & al., 2016; Lécuyer & al., 2006; Terziman & al., 2013, 2009) have reported that, combining the translational optic flow with simulated head oscillations during virtual displacements enhances the observer’s sensation of walking. This feeling of walking may increase the sense of presence in a virtual environment (Interrante & al., 2008). Bubka & Bonato (2010) have proposed an ecological explanation for these findings, based on the possible advantages of viewpoint oscillation forvection, due to the fact that the resulting retinal flow patterns are similar to those generated by actual walking, and therefore trigger self-motion perception, which improves path integration and the subjects’ distance travelled assessments (Bossard & al., 2016; Palmisano & al., 2011). On the other hand, as Palmisano et al. established in 2014, when observers are presented with a playback of a viewpoint oscillation corresponding to their own head movements when walking on the spot (“less ecological”) or when walking on a treadmill walking (“more ecological”), no differences were found between these two conditions. In this experiment, similar results were obtained : no differences were observed between the “bio-coherent” and “bio-incoherent” conditions. These results support the second hypothesis, according to which the amount of global retinal motion plays an important role in visual self-motion perception.

3.8 General discussion

In these experiments, a virtual reality setup (the CAVE system) was used to make stationary observers perform a distance travelled estimation task. This device made it possible to isolate the optic flow from the other main sources of information (vestibular and proprioceptive inputs). The data obtained were fitted with the leaky path integration model (Lappe & al., 2007), which yielded further information about the path integration process. Observers performing a distance travelled estimation task were presented with various optic flow conditions simulating forward self-motion.

When they were exposed to simulations inducing the feeling of forward movement towards a previously seen distant target, subjects indicated that they had reached the target after travelling only 86% on average of the distance to the target (Experiment 1 : 89%; Ex-

periment 2 : 79% ; and Experiment 3 : 90%). Also, subjects tended to go beyond the target in the case of short distances and to undershoot it in that of large distances, which is consistent with the results obtained in previous studies using the same procedure (Bossard & al., 2016; Harris & al., 2012; Redlick & al., 2001). These results are in agreement on the whole with those obtained in several studies on the perceptual compression of large distances in the real world on the basis of static visual cues (Loomis & al., 1992), as well as in virtual environments (Thompson & al., 2003; Mohler & al., 2006). This phenomenon was found to be generally more pronounced in virtual environments (Knapp & Loomis, 2004; Loomis & Knapp, 2003; Piryanikova & al., 2013). However, the subjects' underestimation of egocentric distance does not account for the systematically differential effects or our optic flow conditions on their assessment of the distance travelled : regardless of their initial egocentric distance estimates, adding viewpoint oscillatory components was found to affect their perception of the distance travelled.

The aim of this study was to compare the perception of distance travelled induced by various oscillating viewpoint conditions in order to test four hypotheses frequently mentioned in the literature. The aim of the first experiment was to determine whether various viewpoint oscillation frequencies might affect subjects' distance travelled perception, and if so, whether this may be attributable to the path integration process. The second experiment was intended to test whether viewpoint oscillations may generate pursuit eye movements, which would indirectly stimulate the vestibular cortex in stationary subjects (hypothesis 3), or whether these oscillations might generate a more global pattern of retinal motion (hypothesis 2). The outcome in both cases would be to increase the sensation of self-motion. The third experiment focused on the ecological explanation for the benefits of viewpoint oscillation.

In Experiment 1, participants were subjected to 4 optic flow conditions simulating forward self-motion. The first condition involved a purely translational optic flow with a constant speed, while the other three flow conditions were based on vertical triangular oscillations at three different frequencies (1, 2, and 4 Hz) in addition to the previous sensation of linear forward motion. The results obtained showed that in the High Frequency condition, participants responded earlier than in the Low and Medium Frequency conditions. The greater viewpoint frequency therefore seems to have led the participants to overestimate the distance travelled more conspicuously (i.e., to undershooting the target more greatly). Assuming distance travelled assessment to be part of the path integration process whereby short sections of a movement are integrated, yielding the total path (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1973; Maurer & Séguinot, 1995), we fitted our data to the leaky path integrator model developed by Lappe & al. (2007) in order to explain the differences observed under various viewpoint oscillation

conditions. The parameters of the model were found to be different in the High Frequency condition compared to the Low and Medium Frequency conditions. The sensory gain (k) was significantly lower in the High Frequency condition than the Low and Medium Frequency conditions, and the leak rate (α) was significantly larger (Figure 3.7). Although the k values tended to decrease and the α values tended to increase with increasing viewpoint oscillation frequencies, but the absence of any strong correlations between the model parameters and the increase in the oscillation frequency suggests that other parameters are probably involved in this process. In addition, the results obtained in the Linear condition did not correlate with those obtained in the other conditions. This condition therefore does not seem to be equivalent to a viewpoint oscillating at 0 Hz but a particular condition apart, which again seems to indicate that other processes might be involved.

This difference between the Linear condition estimates and the other conditions argues against the possible explanation suggested by Palmisano & al. (2011), that the viewpoint jitter advantage of self-motion may be that it makes the simulated environment appear more 3-D. In this approach, the increase in the viewpoint oscillation frequency may add further motion parallax cues to the layout of the simulated 3-D environment, and the three viewpoint oscillation conditions should give better distance travelled estimates than the Linear condition.

In Experiment 2, we repeated the first experiment while measuring the subjects' eye and head movements in order to test hypotheses 2 and 3. The distance travelled estimates and the values of the model parameters values were similar to those obtained in Experiment 1. The main result obtained in this experiment was the absence of obvious differences between the four viewpoint conditions in terms of the subjects' eye and head movements. Thus for this experiments we appear to be able to rule out hypothesis 3, according to which viewpoint oscillation might generate pursuit eye movements indirectly stimulating the vestibular cortex of stationary subjects (Kim & Palmisano, 2008), which might in turn increase the sensation of self-motion. On the other hand, these results show that viewpoint oscillation increases the global retinal flow in comparison with Linear conditions and that the increase in the oscillation frequency leads to an increase in the global retinal motion. In line with the retinal motion hypothesis (hypothesis 2), which suggests that an increase in the global retinal motion might strengthen the sensation of self-motion, the results of Experiments 1 and 2 show that the participants tended to estimate the distance travelled more accurately when they were exposed to Low and Medium Frequency conditions than to the Linear condition; whereas when more retinal motion occurred in the High Frequency condition, participants give less accurate distance travelled estimates. At this point the third experiment was desi-

igned to test whether the benefits of simulated viewpoint oscillation might be restricted to a range of frequencies inducing in the participants similar visual effects to those of head movements triggered during walking, which might tap into the visual processes normally involved in the perception of self-motion (Bubka & Bonato (2010); Lécuyer & al. (2006); Palmisano & al. (2014) ; hypothesis 4). In Experiment 3, the two conditions of simulated viewpoint oscillation induced the same amount of visual motion (and hence the same amount of global retinal motion), but one of them was based on a pattern resembling the visual effects of natural walking (the bio-coherent condition) and the other, on a biologically unrealistic pattern (the bio-incoherent condition). The ecological hypothesis predicts that the bio-coherent condition is likely to improve the subjects' perception of the distance travelled. Contrary to this prediction, subjects gave similar responses in both of these two conditions.

All in all, these findings seem to support the hypothesis that greater global retinal motion strengthens the sensation of self-motion. However, they also suggest that there exists a range of frequencies in which the benefits to distance travelled perception are expressed. Palmisano & al. (2012b), have reported that subjects' vection strength ratings increased with the simulated viewpoint oscillation frequencies (which increase the global retinal motion) and (Kim & Palmisano, 2008) have shown the existence of a strong positive correlation between subjects' vection speed ratings and vection strength ratings during forward vection. In addition, (Apthorp & Palmisano, 2014) have established in a psychophysical study that the perceived speed increased when a radially-expanding flow contained a 2-Hz vertically oscillating component in comparison with a smooth in depth stimulus. In several studies, Palmisano and his colleagues have suggested that viewpoint jitter may have improved subjects' self-motion perception in depth by introducing path errors (Palmisano & al., 2011). These errors would increase the observers' perceived speed of self-motion in depth with the increasing viewpoint oscillation frequency. Further studies are now required to test this possible explanation.

In conclusion, simulated viewpoint oscillations seem to enhance subjects' sensation of self-motion within a certain range of frequencies, which improves their estimates of the distances travelled. However, beyond this 2-Hz range or so, subjects' overestimation of their simulated self-motion speed perception might explain why they underestimated the distance required to reach the previously seen target in the High Frequency condition but not in the Low and Medium Frequency conditions. This hypothesis will have to be tested in a future study.

3.9 Conclusion

These three experiments show that viewpoint oscillation frequency influences static observers' distance travelled perception. More specifically, Low (1 Hz) and Medium (2 Hz) Frequency conditions improved the subjects' distance travelled assessments, and no significant differences were detected between these two conditions. A High oscillation frequency of 4 Hz deteriorated their performances, however. The second experiment shows that these effects were not here generated by pursuit eye movements, which would have stimulated the vestibular cortex indirectly : the main cause responsible for the improved performances observed in the first two conditions seems to have been the increase in the global retinal motion.

Chapitre 4

Perception multi-sensorielle du mouvement propre

Sommaire

4.1	Influence des informations visuelles, proprioceptives, et vestibulaires	123
4.2	La combinaison des informations : trajectoires linéaires	124
4.3	Objectif de l'étude	126
4.4	Article 3. Idiosyncratic viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled in static observers but not during treadmill walking . . .	127
4.5	Introduction	128
4.6	Expérimentation n°6	133
4.7	Expérimentation n°7	141
4.8	General discussion	147
4.9	Conclusion	151

4.1 Influence des informations visuelles, proprioceptives, et vestibulaires

Lors de presque toutes les formes naturelles de déplacement nous pouvons constater de l'utilisation, par de nombreux êtres vivants, de plusieurs systèmes sensoriels fournissant des informations redondantes sur l'amplitude, la vitesse, et la direction du déplacement. Les informations les plus importantes comprennent les informations visuelles dynamiques (*i.e.*, le flux optique), les informations vestibulaires (*i.e.*, fournies par les organes de l'oreille interne), les informations proprioceptives, et les signaux provenant des copies d'efférences représentant les commandes des mouvements. Également importantes mais moins étudiées, les informations auditives et les informations somatosensorielles (*i.e.*, fournies par le vent, les vibrations et les changements de pression) peuvent aussi informer à propos du mouvement réalisé. A l'heure actuelle, beaucoup de travaux ont été menés dans le but de comprendre comment ces modalités pouvaient être utilisées de manière indépendante pour percevoir différents aspects du mouvement propre. Toutefois, depuis quelques années certains chercheurs commencent à s'intéresser à évaluer la façon dont ces modalités se combinent pour former un percept cohérent du mouvement propre et questionnent l'influence relative de chacune de ces modalités lorsque plusieurs d'entre elles sont disponibles.

Une approche classique ayant pour objectif de comprendre de quelle manière une modalité sensorielle en particulier contribue à la perception du mouvement propre est d'éliminer les autres informations sensorielles afin d'évaluer un comportement en condition sensorielle réduite. C'est en effet un premier pas important afin de comprendre quelles informations sont nécessaires et/ou suffisantes pour percevoir de manière précise son propre mouvement. Comme nous avons pu le voir dans les chapitres précédents, le comportement peut être mesuré, par exemple, lorsque des observateurs stationnaires font face à une scène visuelle présentant une plus ou moins grande quantité d'informations, en l'absence d'informations provenant d'autres modalités sensorielles. Il est également possible d'évaluer un comportement lors d'un déplacement en l'absence complète de vision (*e.g.* marcher les yeux bandés ou être déplacé passivement).

Bien qu'il soit important de comprendre la façon dont les humains sont capables de percevoir leur propre mouvement lors de conditions sensorielles réduites, dans la grande majorité des conditions naturelles, il est presque toujours vérifié que de nombreuses informations provenant de différents systèmes sensoriels sont simultanément disponibles et utilisées. Contrairement à d'autres types de combinaisons d'informations ayant des relations seulement corrélationnelles, dans le cas de la perception du mouvement propre, les interac-

tions visuo-proprioceptives et visuo-vestibulaires sont très souvent liées de manière causale. Par exemple, lorsque des observateurs génèrent leur propre déplacement, comme lors de la marche, ils peuvent faire l'expérience de modifications du pattern de flux optique comment étant des conséquences directes liées à leur mouvement. Il est rare que le champ visuel dans son ensemble bouge lorsque les autres modalités indiquent une stationnarité et *vice versa*. Dans ce sens, il est fait état que le mal des transports survient souvent lorsque le cerveau tente de concilier le fait que l'environnement visuel (e.g., l'intérieur d'une cabine de bateau) ne semble pas bouger relativement à la tête alors que le système vestibulaire détecte clairement des mouvements physiques.

Traditionnellement, différentes approches sont utilisées afin de mesurer la contribution des différents systèmes sensoriels à la perception du mouvement propre et à la mise à jour spatiale durant un déplacement : (1) la comparaison directe des conditions multi-sensorielles et des conditions uni-sensorielles (la plus commune) ; (2) la création de conflits sensoriels subtiles et transitoires entre les différentes informations fournies ; (3) l'introduction d'un conflit prolongé comme moyen d'évaluer les effets de recalibrations sensoriels. Quelques exemples empiriques de ces différentes stratégies concernant les déplacements linéaires sont exposés dans la partie suivante.

4.2 La combinaison des informations : trajectoires linéaires

Depuis de nombreuses années, les chercheurs s'intéressent à la perception multi-sensorielle du mouvement lors de déplacements purement linéaires. Par exemple [Harris, Jenkin & Zikovitz \(2000\)](#) se sont intéressés à évaluer l'aptitude que pouvaient avoir des participants à estimer des trajectoires linéaires en utilisant soit des informations visuelles (fournies grâce à un visio-casque), soit des informations vestibulaires (lorsqu'ils étaient déplacés passivement sur un chariot), ou enfin les participants pouvaient être confrontés à la combinaison de ces deux sources d'informations. Les résultats montraient que lorsque les entrées visuelles et vestibulaires étaient simultanément disponibles, les estimations se rapprochaient davantage des estimations données lorsque seules les informations vestibulaires étaient présentes plutôt que lorsque seules les informations visuelles l'étaient. L'importance des informations dynamiques internes pour l'estimation de la distance parcourue a également été montrée par une série d'expériences menée par [Campos & al. \(2007\)](#). Dans ces expériences, les informations internes étaient fournies soit : (1) par la marche naturelle (informations proprioceptives et vestibulaires) ; (2) en étant déplacé passivement sur une chaise roulante robotisée (informations vestibulaires) ; ou (3) en marchant sur place sur un tapis-roulant (informations proprioceptives). Les distances étaient présentées *via* le flux optique seul, *via* des informations internes

seules, ou bien *via* de la combinaison des deux. Dans cette étude, les effets de la combinaison des différentes informations étaient de nouveau observés, indiquant qu'aucune modalité n'était jamais complètement ignorée. Lorsque les informations visuelles et internes étaient disponibles, les estimations se rapprochaient davantage des estimations observées dans la condition dans laquelle seules les informations internes étaient présentes. Lorsque seules les informations visuelles et proprioceptives étaient disponibles, les estimations devenaient moins "justes" et se situaient entre les résultats des deux conditions uni-sensorielles. Sun, Campos & Chan (2004a) ont investigué la contribution relative des informations visuelles et proprioceptives en demandant à des participants de comparer deux distances parcourues en pilotant un vélo stationnaire dans un couloir virtuel vu dans un visio-casque. Il a été conclu dans ce cas que l'information visuelle était principalement utilisée. Dans de telles conditions, des effets de combinaisons d'informations ont été observés, c'est à dire que lorsque les informations visuelles et proprioceptives étaient toutes les deux disponibles, les estimations différaient des celles obtenues lors des conditions uni-sensorielles.

Les effets de la combinaison des informations ont également été étudiés concernant la perception de la vitesse lors d'un mouvement propre linéaire vers l'avant (Durgin & al., 2005; Sun & al., 2003). Par exemple, Durgin, Gigone & Scott (2005) ont reporté que se déplacer physiquement (*i.e.*, en marchant ou en étant passivement déplacé) pendant une simulation visuelle de déplacement engendrait une réduction de la vitesse visuelle perçue en comparaison à une situation dans laquelle le mouvement propre visuellement induit est expérimenté debout et stationnaire. Les auteurs ont attribué ces résultats à la capacité qu'aurait le cerveau à optimiser son efficacité lorsqu'il est confronté à deux informations typiquement corrélées et dont la relation est prévisible.

Un autre groupe d'études a utilisé des conflits d'informations comme moyen d'investigation des effets de la recalibration sensori-motrice lors du mouvement propre. Une expérimentation classique de recalibration multi-sensorielle réalisée dans le monde réel a été conduite par Rieser & al. (1995) dans laquelle une discordance étendue était créée entre le flux optique et les informations internes provenant de la marche sur tapis roulant. Par l'utilisation d'un dispositif expérimental astucieusement développé, les participants marchaient sur un tapis roulant à une vitesse donnée alors que ce tapis était tracté par un tracteur roulant à une plus ou moins grande vitesse. Par conséquent, les vitesses visuelles auxquelles faisaient face les participants étaient différentes des vitesses auxquelles ils marchaient. Après une période d'adaptation les participants devaient marcher les yeux bandés en direction d'une cible préalablement présente. Les résultats indiquaient que lorsque la vitesse du flux visuel était plus faible que la vitesse locomotrice, les participants marchaient au-delà de la cible préala-

blement visible (relativement au pré-test), les résultats inverses ont été observés lorsque la vitesse du flux visuel était plus élevée.

4.3 Objectif de l'étude

Comme il en a été fait état dans les chapitres précédents lorsqu'ils sont confrontés à une tâche d'estimation de distance parcourue sur la seule base du flux optique les observateurs ont tendance à sur-estimer leur propre déplacement. Toutefois cette sur-estimation semble être moins prononcée lorsque la simulation visuelle de déplacement à laquelle ils sont confrontés contient des propriétés oscillatoires. De plus nous nous sommes aperçus que l'avantage que pouvait procurer ce type de point de vue oscillant était vérifié seulement pour une certaine gamme de fréquences plus ou moins proche d'une fréquence qui serait naturelle. La question s'est alors posée de savoir si cet avantage perdurerait lors de la marche sur tapis-roulant. Autrement dit, lorsque des participants sont confrontés à une tâche d'estimation de la distance parcourue sur tapis roulant, en présence d'informations proprioceptives et visuelles, présentent-ils de meilleures réponses que lorsque seule la vision est présente ? De plus, lorsqu'ils sont confrontés à cette même tâche mais cette fois sans la présence d'oscillations visuelles, leurs performances se voient-elles dégradées ?

Pour répondre à ces questions nous avons réalisé une première étude dans laquelle des participants stationnaires devaient réaliser une tâche d'estimation de la distance parcourue semblable à celles réalisées lors des précédentes expérimentations. Les sujets étaient confrontés *via* un casque de réalité virtuelle à deux types de simulations visuelles de mouvement vers l'avant. La première simulation était purement linéaire tant dis que la seconde représentait un point de vue oscillant directement extrait de l'enregistrement du mouvement de leur propre tête réalisé lors d'une phase préalable de marche sur tapis roulant.

Dans une seconde expérience, les participants devaient réaliser cette même tâche mais cette fois en marchant sur un tapis roulant. Une fois de plus, ils étaient confrontés à deux types de flux visuel : le premier contenant la totalité des conséquences visuelles des mouvements de la tête créés par le déplacement locomoteur ; à l'inverse la seconde condition ne permettait pas aux participants d'avoir accès à ces mouvements oscillatoires.

4.4 Article 3. Idiosyncratic viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled in static observers but not during treadmill walking

Submitted

Martin Bossard, Cédric Goulon & Daniel Mestre
Aix-Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

Abstract

Several studies have shown that optic flow is a significant cue to perceive the distance travelled. Furthermore, in previous research, we found that adding various viewpoint oscillations to a purely translational optic flow, simulating forward self-motion, modulated this perception. The question therefore arises as to whether the idiosyncratic characteristic of the viewpoint oscillation is liable to affect subjects' perception of self-motion and whether the absence of viewpoint oscillation during treadmill walking is liable to affect the perception of distance travelled. In a first experiment stationary subjects had to carry out a distance travelled estimation task while they were confronted : 1) to a viewpoint oscillation directly based on their own head oscillations previously recorded during treadmill walking or 2) to a purely linear simulation of self-motion. In accordance with our predictions, results showed that idiosyncratic viewpoint oscillation improves travelled distance perception in static observers. In a second experiment subjects had to carry out the same task but this time during treadmill walking. They were then confronted to two conditions of visual simulation of self-motion. One with all the consequences of head movement and the other without visual consequences of head translations. Results showed that viewpoint oscillation advantage disappears when participants had to carry out the same task during treadmill walking. In other words, the absence of visual consequences of head motion does not affect distance travelled estimates precision in treadmill walking participants but allows a greater stability of responses during the experiment.

Keywords : optic flow ; distance travelled estimation ; self-motion ; treadmill walking ; viewpoint oscillation

4.5 Introduction

In everyday life humans and other animals have the ability to use many sources of information to estimate the distance they travel. Of particular importance are external (*e.g.* optic flow) and internal (*e.g.* proprioceptive, vestibular, and efferent information) dynamic information that are available during self-motion.

During locomotion, spatio-temporal relations can be defined by the pattern of dynamic retinal information that is available during self-motion through space : optic flow (Gibson, 1950). Optic flow information is known to play a key role in many aspects of self-motion processing, it has been shown to detect various different properties of self-motion including distance travelled (Redlick & al., 2001; Frenz & Lappe, 2005; Lappe & al., 2007; Campos & al., 2010), speed of simulated self-motion (Larish & Flach, 1990; Banton & al., 2005), heading (Warren & Hannon, 1988), and time-to-collision (Lee & Lishman, 1975). Internal dynamic cues have also been shown to be sufficient for performing a number of different spatial behaviours. Everyday experiences highlight the fact that, even in the absence of reliable visual feedback, internal dynamic cues can be used to update one's position in space. Specifically, these cues include the vestibular information that is generated during changes in velocity (Israël & Berthoz, 1989; Harris & al., 2000), proprioceptive information that is provided by the muscles and joints (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001), and motor efference signals representing the commands of these movements.

In the natural world, these two sources of information about self-motion are redundant making it difficult to assess their separate roles in path integration and consequently distance travelled estimation. Many studies have helped understand how dynamic information could be used independently. Indeed, these last years, with the emergence of virtual reality set up and the better control of visual stimulation, many studies have focused on the contribution of these sources of information in self-motion perception by dissociating them.

Many studies have focused on the contribution of dynamic visual cues to the perception of distance travelled, dissociating them from other dynamic information. Much of the work on visual self-motion perception has specifically looked at the capacity of an observer to use optic flow alone to effectively perceive self-motion using either sparse visual input (*i.e.* textured ground plane or cloud of dots) or a rich visual scene (*i.e.* realistic visual environment). For example, it has been shown that individuals are relatively accurate at using dynamic visual information to discriminate and reproduce visually simulated travelled distances (Bremmer & Lappe, 1999; Frenz & al., 2003; Frenz & Lappe, 2005; Redlick & al., 2001; Sun & al., 2004a).

Others researchers have studied conditions in which access to visual information is removed and only internal dynamic cues (e.g. inertial and proprioceptive cues) remain available during movement. These studies clearly established that humans are able to accurately reproduce a previously seen distance by walking an equal extent without vision (Elliott, 1986; Fukusima & al., 1997; Loomis & al., 1992; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001; Rieser & al., 1990; Sun & al., 2004b; Thomson, 1983). Other studies investigating specifically the role of inertial information, mainly provided through the vestibular system, during simple linear movements have shown similar results (Berthoz & al., 1995; Butler & al., 2010; Harris & al., 2000; Israël & Berthoz, 1989; Klatzky & al., 1998; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001; Siegle & al., 2009). Studies have also demonstrated that individuals are able to reproduce distance information when both learning and responding through blindfolded walking (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001; Sun & al., 2004b). A recent article by Durgin & al. (2009) looked specifically at the mechanisms through which proprioceptive information can be used to estimate an extent of self-motion and suggest that step integration might be a form of odometry used by humans (even when explicit step counting is not permitted). Such mechanisms are similar to those previously shown to be used by terrestrial insects such as desert ants (Wittlinger & al., 2006).

The importance of internal dynamics cues for travelled distance estimation has also been revealed through several experiments by Campos & al. (2012, 2014). In a first series of experiments (Campos & al., 2012), internal dynamics cues were provided either by walking in a fully tracked free-walking space (all internal dynamics cues) or by being passively moved in a wheelchair (vestibular) while dynamic visual information (optic flow) was updated in real time *via* a head-mounted display. The task required participants to travel a predefined distance and subsequently match this distance by adjusting an egocentric, in-depth target using a game controller. Travelled distances were provided either through optic flow alone, internal dynamic cues alone or through both cues combined. In the combined cue condition, the relationship between the two cues could be decorrelated by either changing the visual or proprioceptive gain across trials. Results reflect a consistent combined effect of both visual and internal dynamic information, with an overall higher influence of internal cues when walking and a higher influence of visual cues during passive movement. In a second series of experiments (Campos & al., 2014) using a similar experimental procedure, proprioceptive cues were provided by walking in place while dynamic visual information (optic flow) was updated in real time *via* a head-mounted display. Travelled distance information was provided either through visual cues alone, proprioceptive cues alone or both cues combined. Results demonstrated an overall higher weighting of proprioception over vision.

Cue combination effects have also been evaluated for speed perception during linear self-motion (Durgin & al., 2005; Sun & al., 2003). For instance, Durgin & al. (2005) have reported that physically moving (*i.e.*, walking or being passively moved) during visually simulated self-motion causes a reduction in perceived visual speed compared to situations in which visually simulated self-motion is experienced when standing stationary. The authors attribute this to the brain's attempt at optimizing its efficiency when presented with two, typically correlated cues with a predictable relationship.

Taken together, external and internal dynamic cues have been shown to be important information for self-motion perception. In the natural world, these two sources of information are redundant which makes it difficult to evaluate their distinct roles in the perception self-motion. This study is interested in visual self-motion perception and particularly the role of the visual consequences of walking. Indeed, head motions while walking (even on a treadmill) often include *bob* (head drops during each step), *sway* (head translates left and right as body shifts from one foot to the other), and *lunge* (moments of forward acceleration sometimes associated with the forward thrust of taking each step)(Durgin & al., 2005). Then, locomotion generates multiple sources of perceptual interdependent information.

Classically, studies interested in the visual perception of self-motion use purely translational visual simulation of displacement. However, some others studies have shown the advantage to add jittering or oscillating viewpoint to the visual simulation of self-motion for both vection (*i.e.* the sensation of self-motion visually induced), and distance travelled perception (Bossard & al., 2016; ?). Indeed, contrary to the predictions of sensory-conflict theory, adding frontal-plane jitter or oscillations to an expanding optic flow pattern was reported to enhance the vection in depth, in static observers, by significantly increasing its duration and decreasing its onset latency (Palmisano & al., 2000; Kim & Palmisano, 2008; Palmisano & al., 2008, 2012a; Nakamura, 2013).

In the same way, Bossard & al. (2016) have found that, compared with a purely translational optic flow, adding viewpoint oscillations simulating the head oscillations that occur during natural walking (a model from Lécuyer & al. (2006)) improved the subjects' estimation of the distance travelled in a large-scale immersive display, but the importance of this visual information during treadmill walking remains unknown. The question therefore arises as to whether the idiosyncratic characteristic of the viewpoint oscillation is liable to affect subjects' perception of self-motion and whether the absence of viewpoint oscillation during treadmill walking is liable to affect the perception of distance travelled.

In the first experiment we reproduced experiments previously conducted by [Bossard & al. \(2016\)](#) but this time in small-scale immersive display (head mounted display or HMD). For comparison purposes, the construction of this first experiment was constrained by the second, in which subjects had to walk on a treadmill wearing the same HMD. The procedure was practically identical apart from the following two changes. First, the speed of the visual simulation of self-motion was not constant but was increasing from 0 m.s^{-1} to reach the constant value of 1.2 m.s^{-1} . And secondly, subjects were confronted to a viewpoint oscillation directly based on their own head oscillations previously recorded during treadmill walking and not to a model of head oscillations. The main hypothesis adopted here was that we were going to find similar results to those found by [Bossard & al. \(2016\)](#) and for the same reasons : viewpoint oscillation may increase the global retinal motion and thus improve the sensation of self-motion. Furthermore, idiosyncratic viewpoint oscillations may increase the sensation of self-motion because of its more ecological nature in comparison with viewpoint oscillation based on model, but we did not directly test this hypothesis in this study.

The second experiment intended to test whether the absence of viewpoint oscillation during treadmill walking (when head translations generated by walking are deleted; *non-oscillatory* condition) alters or not self-motion perception in comparison to a "complete" visual feedback in accordance with internal dynamic cues. The *non-oscillatory* condition thereby creating a subtle sensory conflict between optic flow and proprioceptive inputs. In this experiment, we hypothesized that, if viewpoint oscillation is an important cue for multimodal self-motion perception, distance travelled perception may be deteriorated in *non-oscillatory* conditions because would be "less ecological" than oscillatory condition. We expected that these two conditions would differ significantly. Indeed, Bubka and Bonato (2010), showed thatvection onset was found to be faster, and stronger in magnitude, when the visual stimulation of forward self-motion containing gait parameters (hand-held video). [Bossard & al. \(2016\)](#), in a distance traveled estimation task, showed that, the visual simulation of self-motion containing additional oscillations mimicking oscillation of the head during walking allowed a better path integration.

These two experiments especially allowed us to test the idea according to which internal dynamic cues have an higher influence compared to visual dynamic cues (*i.d.* optic flow) for travelled distance perception when walking ([Campos & al., 2012, 2014](#)).

Note also that, while it is certainly interesting to understand the general accuracy with which humans can estimate travelled distance, in this context, we were simply using travel-

led distance as a metric by which to gauge differences in estimates across different sensory conditions.

4.6 Expérimentation n°6

4.6.1 Methods

Participants

Twenty participants (11 women and 9 men, mean age 24.6 ± 2.7 yrs, mean height 172.4 ± 8.3 cm) voluntarily took part in the experiment. They had no vestibular antecedents or disorders that might affect their locomotor performance. All had normal or corrected to normal vision. All participants gave written informed consent prior to the experiment, in accordance with the 1964 Declaration of Helsinki, and the study approved by the local ethics committee.

RECORDING PHASE

Apparatus

This experiment was conducted using a treadmill (h/p Cosmos) setup available at the [TechnoSport](#). The participants stood on the treadmill, held on to treadmill bars and were secured with a harness. They wore a head-mounted display (Oculus Rift) from the [Mediterranean Virtual Reality Center](#). The Oculus Rift has several advantages compared to traditional helmets used in the past. First, the field of view is about 110° , which is double that presented conventional systems, and its spatial resolution is 960×1.080 pixels (for each eye) with a temporal resolution of 90Hz. Second, inbuilt rate sensors register changes in angular head orientation in three dimensions better than few milliseconds. Third, it is packaged with a camera allowing capture of the observer's translations and retransmitting them into the visual scene with an unperceivable delay (Kim & al., 2015). This system is capable of displaying in synchronous and spatially correct manner stereoscopic views of virtual environments coupled, in real time, both with users' position and behaviour and also with the speed of the treadmill. It means that the visual scrolling is fully slaved to the treadmill scrolling. The software ICE, a proprietary software of [Institute of Movement Sciences](#), was used to build and control the environmental setup and protocol.

Procedure

Prior to the start of the experimental phase, subjects were confronted with a recording phase of their head movements while walking on treadmill in order to use these records for the experimental phase. During the entire phase of measurement, they stood on the treadmill and grasped a bar in front of them that spanned the width of the treadmill. They wore a virtual reality helmet (Oculus Rift) in which they could see a tunnel and headphones were

used to present pink noise as a way of masking the sound of the treadmill. This virtual tunnel was 3 meters wide and the subject was located in the middle. The tunnel floor was graphically homogeneous and therefore devoid of landmarks. In this tunnel, 20 meters ahead and at individual subject' eyeheight, was located a red spherical target (Figure ??). Having in hand the Oculus Rift remote they could trigger, by clicking on its button, both the movement of the visual scene and the treadmill which was enslaved. The instruction was to visually fix the target, whose relative distance to the subject did not change, during 3 minutes of walk. The speed of the treadmill increased gradually until reaching an imposed velocity of $1.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Kinematic data of the head were recorded using the camera of the Oculus Rift (Figure 4.1).

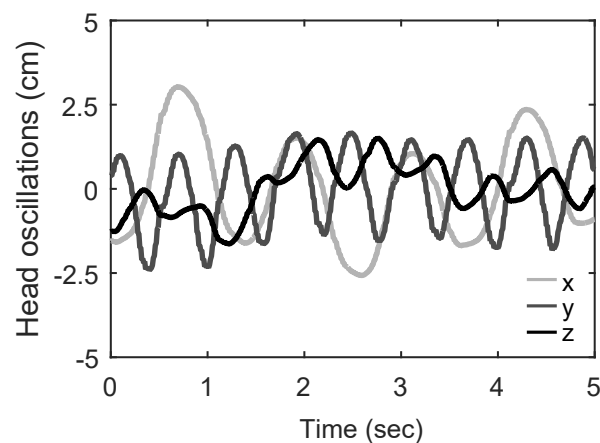


Figure 4.1 – Recordings of a selected subject's head movements along the transverse axis (x), the longitudinal axis (y), and the anteroposterior axis (z).

EXPERIMENTAL PHASE

Apparatus

Stationnary subjects wore a head-mounted display (Oculus Rift) in which an infinite straight tunnel was displayed (Figure 4.2). Similarly, no visual marks could be taken in the tunnel due to his nonsingular random texture. On the road, the subject could see a target, a "road marking" cone of usual size (height : 70cm). This target was placed at initial virtual distance of 6, 12, 18, 24 or 30 meters relative to the observer, depending on trial (Plumert & al., 2005; Bossard & al., 2016; Bossard & Mestre, 2018).

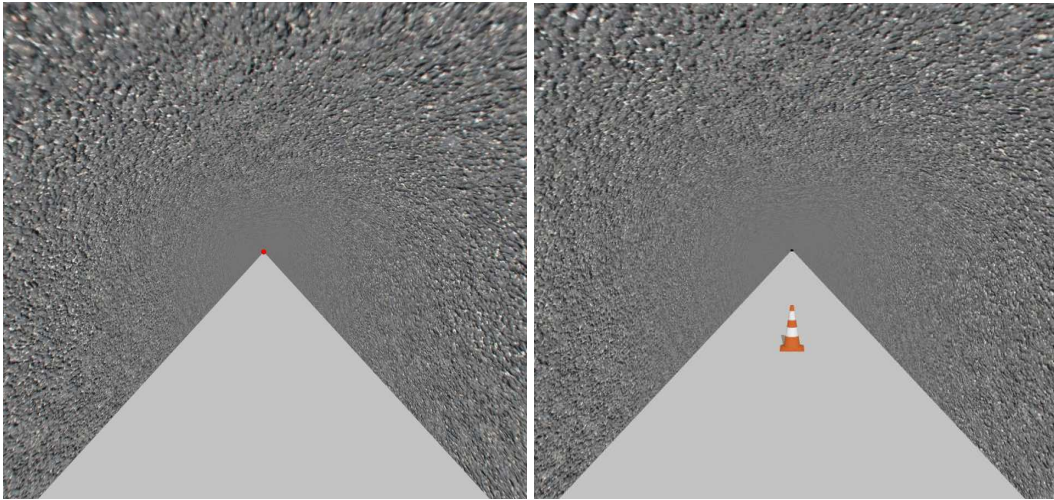


Figure 4.2 – Visual scene of the recording phase (left) and the experimental phase (right).

Procedure

To the subjects placed in the middle of the virtual tunnel and facing the target were given the following instructions : 1) they would first hear a beep requesting them to estimate the distance to the target ; 2) after a second beep, they could trigger the onset of the trial by pressing the remote button which had two simultaneous effects : the disappearance of the target and the virtual motion of the tunnel relative to the participant.

While undergoing optic flow stimulation, the participants therefore had to indicate when they thought they had reached the previously memorized position of the target. When they felt they had reached the actual position of the target, they had to click again on the remote button. The second click had the effect of stopping the motion of the tunnel, and after a period of two seconds had elapsed, the onset of the following trial was initiated. This procedure was repeated identically in all the trials. Participants had to carry out 8 blocks of 10 trials (five distances [6, 12, 18, 24, and 30 m] x two optic flow conditions [Linear, and Idiosyncratic]).

Conditions of virtual simulations of self-movement – Optic flow factor

In the **idiosyncratic** condition, subjects were exposed to a visual simulation of self-motion based directly on their own walking pattern recorded in the recording phase (see above ; Figure 4.1). The virtual camera adopting the subject's mobile viewpoint in the scenario was subjected to a translation, to which head oscillations along the anteroposterior, lateral, and vertical axes were added. The speed profile was the same for all the subjects : the one imposed in the recording phase (passing to 0 m.s^{-1} to 1.2 m.s^{-1}).

In the **linear** mode, the camera representing the viewpoint of the subject followed a strictly

linear translation, as if the camera was on rails, like a travelling effect at cinema. The speed profile was exactly the same as in the *idiosyncratic* condition.

Data analysis

Subjects' estimates, according to the two conditions of optic flow simulation, were adjusted using the *leaky path integration model* developed by Lappe & al. (2007). This model assumes that the subjects monitor the current perceived distance $D(x)$ to the target during the movement, as a function of her/his simulated position (x), and press the button when this distance becomes zero. The instantaneous change in D with respect to x is given by

$$\frac{dD(x)}{dx} = -\alpha D - k \quad (4.1)$$

where k is the sensory gain ($k = 1$ in the case of an ideal observer) and α is the leaky integrator constant ($\alpha = 0$ in the case of an ideal observer).

4.6.2 Results

When they were exposed to simulations inducing the feeling of forward movement towards a previously seen distant target, subjects indicated that they had reached the target after travelling only 80% on average of the distance to the target. An ANOVA was conducted on the simulated distance travelled at the moment when the subjects responded (the dependent variable). This analysis involved three independent variables (Block₈ x Distance₅ x Optic Flow₂). The results showed that the main effects involved were those of the block factor ($F(7, 133) = 4.95, p < 0.001$), the distance factor ($F(4, 76) = 182.43, p < 0.001$), and the optic flow factor ($F(1, 19) = 22.87, p < 0.001$). An interaction effect was also found to occur between the optic flow and distance factors ($F(4, 76) = 3.5, p < 0.05$).

The block factor effect indicates that the participants did not assess the distance travelled in the same way throughout the experiment.

They tended to respond too early in the first blocks, and their assessments tended to stabilize during the subsequent trials (Figure 4.3). In the same direction as our previous studies (Bossard & al., 2016; Bossard & Mestre, 2018) the analysis should be restricted to the last 4 blocks to see the Block factor effect disappear ($F(3, 51) = 0.87, p > 0.05$).

The presence of a distance effect ($F(4, 76) = 182.43, p < 0.001$) indicates that the participants' performance depended on the distance to be estimated. This finding suggests the existence of a positive correlation between the initial target distance and the subjects' distance travelled estimates. Figure 4.4 shows the simulated distance travelled versus the

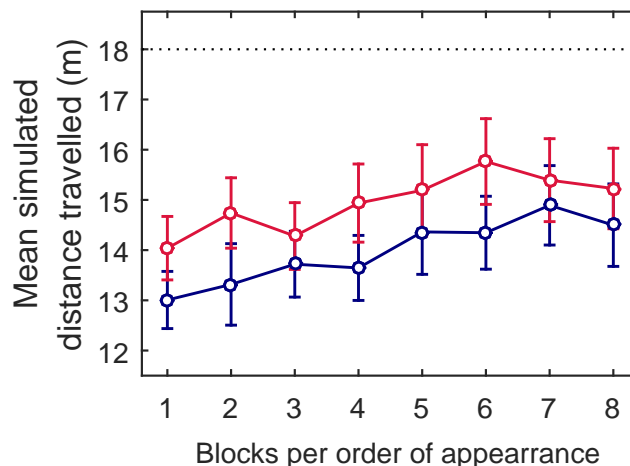


Figure 4.3 – Mean simulated distance travelled per block of trials in the linear (blue), and in oscillatory (red) conditions. Data points are means based on the performances of twenty subjects with the five target distances, and error bars give the standard errors of the means. A significant effect of the Block factor was observed. The dotted line gives the average initial target distance.

distance to the initially seen static target under the two optic flow conditions (*linear* and *idiosyncratic*).

In the case of the largest distances, subjects undershot the simulated distance traveled : When the initial target was 30 m away, for example, the subjects responded after the simulated distance traveled was only 23 m on average. Conversely, with the shortest distances, subjects overshot the simulated distance traveled.

One of the main results obtained here was the presence of an optic flow mode effect ($F(1, 19) = 22.87, p < 0.001$). As can be seen from Figure 4.4, the simulated distance travelled in the *idiosyncratic* (red) mode tended to match the real distances more closely than in the *linear* (blue) condition.

Figure 4.4 gives the simulated distance travelled depending on the initial target distance and the optic flow conditions. The existence of an interaction between the latter two factors ($F(4, 76) = 3.5, p < 0.05$) means that the effect of one factor varied depending on the modalities involved in the other factor. In other words, although an overall difference was observed between the responses produced depending on the optic flow conditions, this does not mean that this was the case with all the distances tested. A Tukey's test was therefore performed to determine whether this difference was present in the case of all the initial dis-

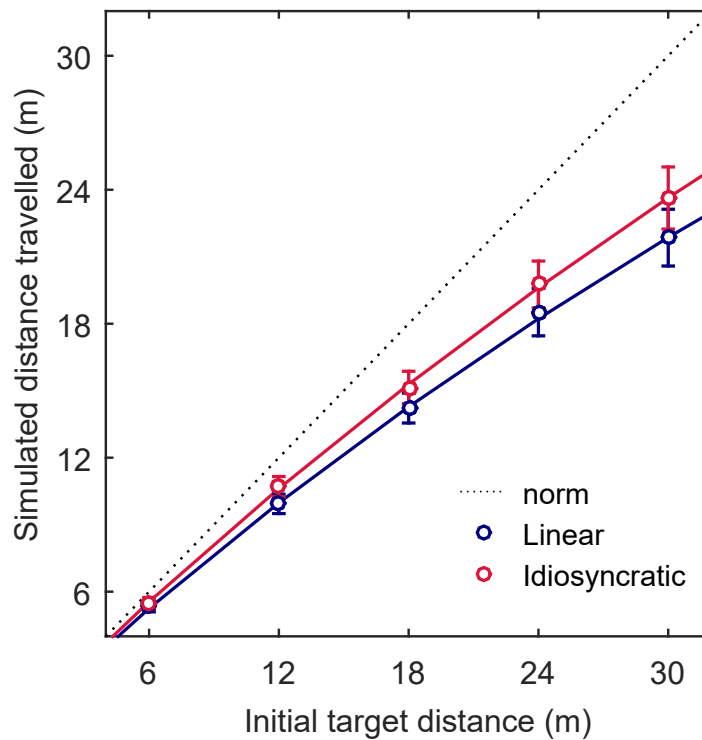


Figure 4.4 – Distance travelled depending on the initial distance to the target in the linear (blue), and idiosyncratic (red) conditions. Data points are means based on 8 repetitions carried out by each of the 20 subjects, and error bars give the standard errors of the means. The dotted black line indicates the actual distances. Blue ($k = 1.021$; $\alpha = 0.04$), and red ($k = 1.027$; $\alpha = 0.027$) lines are the fits obtained by fitting the average data to the leaky integration model (Lappe & al., 2007). See the Methods section for details.

tances. The results of this test showed the existence of significant differences between the two conditions of displacement in the case of longer distances (24, and 30 m) but not in that of smaller distances.

Leaky integrator model

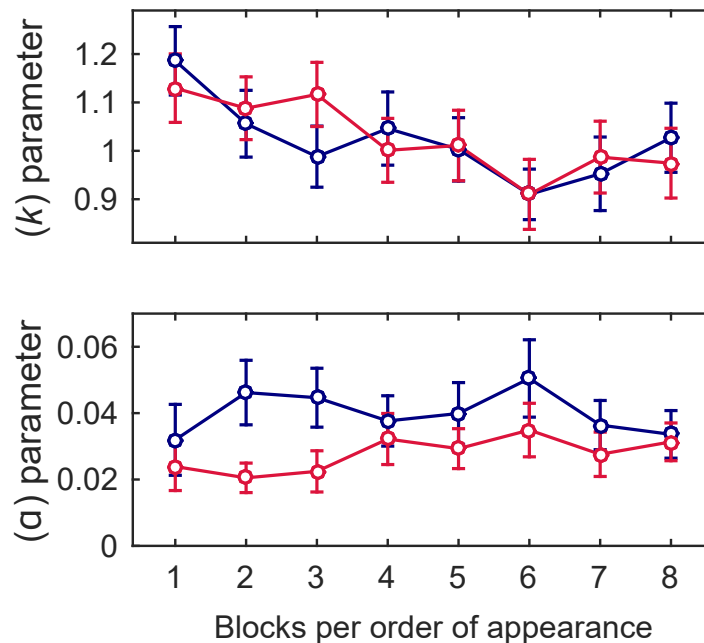


Figure 4.5 – Mean sensory gain values (k) and leak parameter values (α) in the leaky spatial integrator model depending on the experimental block and optic flow conditions. Data points are means based on twenty subjects, and error bars give the standard errors of the means.

All the subjects' responses recorded in the two optic flow conditions and with the various initial target distances were adjusted using the *leaky spatial integrator model* presented by Lappe & al. (2007) (see Methods and Figure 4.4) to obtain the sensory gain (k) and the leak rate (α). The average R^2 of these fits was 0.92 ± 0.05 in the *linear* condition and 0.91 ± 0.08 in the *idiosyncratic* condition. An ANOVA was performed on each of these values ($\text{Block}_8 \times \text{Optic flow}_2$). In the case of the gain parameter (k), the block factor was found to have significant effects ($F(7, 133) = 5.32, p < 0.001$; Figure 4.5), but not the optic flow condition ($F(1, 19) = 0.06, p > 0.5$). The second ANOVA showed on the contrary that the leak rate (α) did not vary between blocks ($F(7, 133) = 0.92, p > 0.5$), but that it varied between the optic flow conditions ($F(1, 19) = 9.5, p < 0.01$).

4.6.3 Discussion

The aim of this study was to determine how idiosyncratic viewpoint oscillation (created from head movement recorded during treadmill walking) may affect perception of the distance traveled in static observers. In addition to the global distance compression effect, which we found in previous studies (Bossard & al., 2016; Bossard & Mestre, 2018) to act in the same way in all optic flow conditions studied, the main result obtained here was that, whatever the value of the subjects' initial egocentric distance estimates, the spatiotemporal properties of the optic flow apparently modulated the path integration process, because differences in the subjects' perception of the distance traveled were observed, depending on the optic flow conditions. The results obtained in this study show that the *idiosyncratic* condition yielded more accurate distance traveled assessments than the *linear* conditions (Figure 4.4).

To confirm these results, we fitted our data to the *leaky integrator model* (Lappe & al., 2007), and once again, the optic flow condition was found to have no effect on the sensory gain parameter, contrary to the block factor (which could match with the block effect observed for distances travelled), possibly because of the occurrence of an habituation effect. The optic flow condition was found to affect the leak rate (α), the α values differed in the *linear* condition from those obtained in the *idiosyncratic* condition. The sensory gain parameter k seems to have been responsible for increasing the subjects' perception of distance travelled across the blocks, and the leak rate (α) seems to have been responsible for the differences in the subjects' distance travelled assessments between the two optic flow conditions. This finding suggests that the optic flow combined with additional oscillations around the translation axis improved the path integration process by decreasing the loss of information with distance travelled and thus gave more accurate estimates. The fact that this effect was stable across the experimental blocks suggests that it reflects a permanent effect of the optic flow.

4.7 Expérimentation n°7

At this point, the question arises as to whether this advantage of viewpoint oscillation is preserved during multisensory perception of self-motion or more precisely, whether the perception of distance travelled is altered or not when visual consequences of head movement are removed from the visual simulation of forward self-motion during treadmill walking.

4.7.1 Methods

Participants

Thirty participants (14 women and 16 men, mean age 26.1 ± 6.8 yrs, mean height 172.4 ± 7.3 cm) voluntarily took part in the experiment. They had no vestibular antecedents or disorders that might affect their locomotor performance. All had normal or corrected to normal vision. All participants gave written informed consent prior to the experiment, in accordance with the 1964 Declaration of Helsinki, and the study was approved by the local ethics committee.

Apparatus

The laboratory, the virtual reality device, and the virtual scene were all identical to those used in Experiment 1. The treadmill was the same as the one used in the Recording phase of the Experiment 1.

Procedure

The procedure was practically identical to the one used in Experiment 1, apart from the following one change. In addition to wearing a head-mounted display (Oculus Rift) in which was displayed an infinite straight tunnel, subjects were standing on a treadmill enslaved to the same visual scene. Consequently, when they started a trial in addition to causing the disappearance of the target and the setting in motion of the visual scene, this triggered also the movement of the treadmill.

Apart from the change, the task was exactly the same. Participants had to carry out 10 blocks of 10 trials (five distances [6, 12, 18, 24, and 30 m] x two optic flow conditions [non-oscillatory, and Oscillatory]).

Conditions of virtual simulations of self-movement – Optic flow factor

In the **oscillatory** condition, the virtual camera was enslaved to both the subjects head movements and to the treadmill velocity passing progressive to 0 m.s^{-1} to 1.2 m.s^{-1} .

In the **non-oscillatory** condition, the virtual camera was enslaved only to the treadmill velocity. Viewpoint of the subject followed a strictly linear translation at the same velocity as the first condition (to 0 m.s^{-1} to 1.2 m.s^{-1}) as if the camera was moving on straight horizontal rails, aligned with the tunnel, at the subjects' eyes height.

4.7.2 Results

Perceived distance travelled

The ANOVA involved three independent variables ($\text{Block}_{10} \times \text{Distance}_5 \times \text{Optic flow}_2$). The results showed that the main effects involved were those of the block factor ($F(9, 261) = 4.82, p < 0.001$), and the distance factor ($F(4, 116) = 412.92, p < 0.001$). An interaction effect was also found to occur between the blocks and distance factors ($F(36, 1044) = 1.95, p < 0.001$).

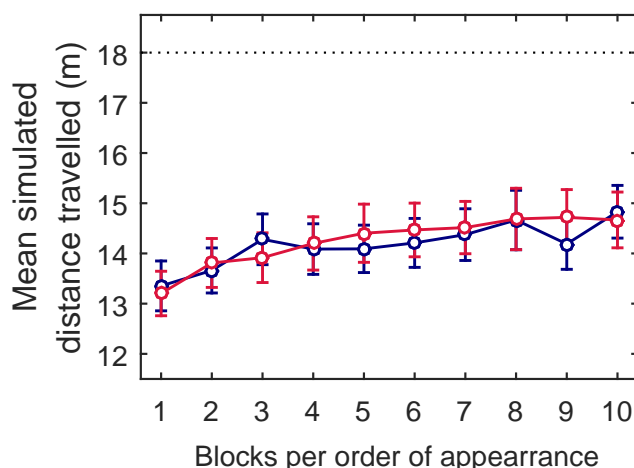


Figure 4.6 – Mean simulated distance travelled per block of trials. Data points are means based on the performances of thirty subjects with the five target distances, and error bars give the standard errors of the means. A significant effect of the Block factor was observed. The dotted line gives the average initial target distance.

The block factor effect indicates that the participants did not assess the distance travelled in the same way throughout the experiment. They tended to respond too early in the first two blocks, and their assessments tended to stabilize during the subsequent trials (Figure 4.6) : When the analysis was restricted to the last eight blocks, the Block factor effect disappeared ($F(7, 203) = 1.89, p > 0.05$).

As for the first experiment, the presence of a distance effect, $F(4, 116) = 412.92, p < 0.001$, indicates that the participants' performance depended on the distance to be estimated. As for the first Experiment, the subjects undershot the simulated distance travelled more with large distances than with short distances to the target. When the initial target was 30 meters away, for example, the subjects responded after the simulated distance travelled was only 23 meters on average.

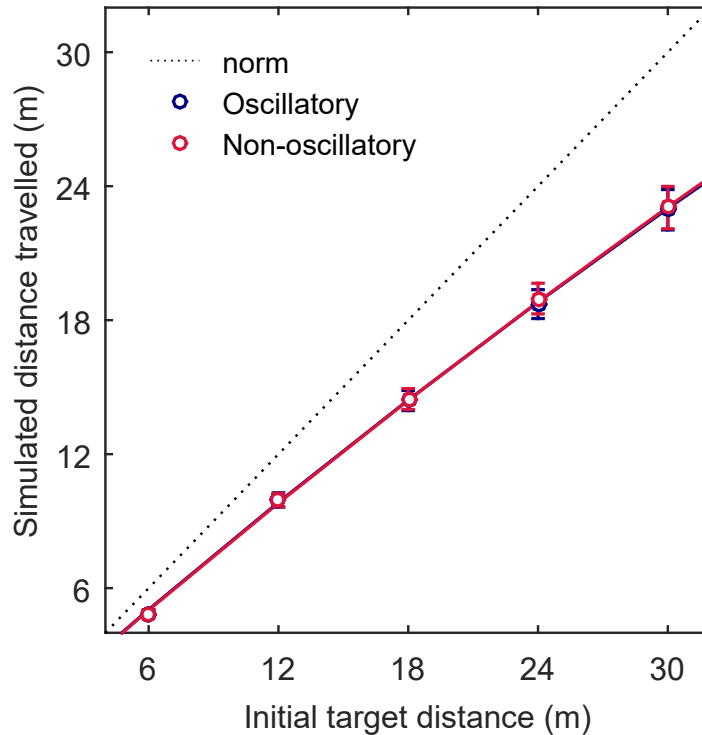


Figure 4.7 – Distance travelled depending on the initial distance to the target with oscillations (blue), and without oscillations (red) conditions. Data points are means based on 10 repetitions carried out by each of the 30 subjects, and error bars give the standard errors of the means. The dotted black line indicates the actual distances. Blue dotted ($k = 1.084$; $\alpha = 0.025$), and red ($k = 1.086$; $\alpha = 0.025$) lines are the fits obtained by fitting the average data to the leaky integration model (Lappe & al., 2007). See the Methods section for details.

Leaky integrator model

All the subjects' responses recorded in the two optic flow conditions and with the various initial target distances were adjusted using the *leaky spatial integrator model* presented by Lappe & al. (2007) (see Methods and Figure 4.8) to obtain the sensory gain (k) and the leak rate (α). The average R^2 of these fits was 0.96 ± 0.04 in the *oscillatory* condition and

0.96 \pm 0.08 in the *non-oscillatory* condition. An ANOVA was performed on each of these values (Block₁₀ x Optic flow₂). In the case of the gain parameter (k), as in the first Experiment, the block factor was found to have significant effects ($F(9, 261) = 1.92, p < 0.05$). Indeed the ANOVA showed a significant decrease in the value of the parameter k and this effect disappears when the analysis was restricted to the last nine blocks : $F(8, 232) = 0.86, p > 0.05$; Figure 4.8). The same analysis did not show significant effect of the optic flow condition ($F(1, 29) = 0.008, p > 0.5$). The second ANOVA showed that the leak rate (α) did not vary between blocks ($F(9, 261) = 0.73, p > 0.5$), and between the optic flow conditions ($F(1, 29) = 0, p > 0.5$).

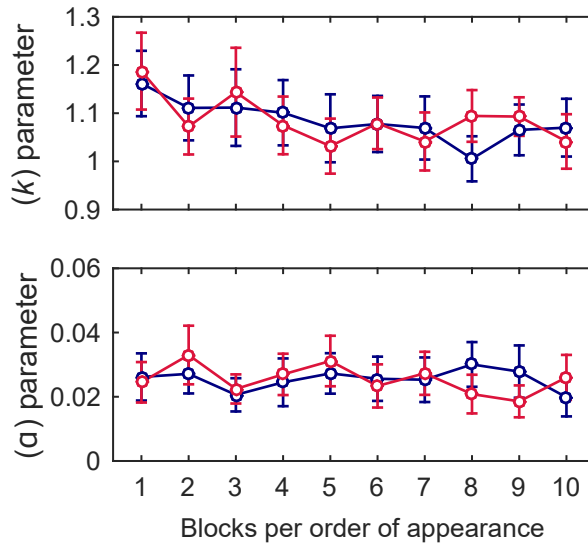


Figure 4.8 – Mean sensory gain (k) and leak parameter (α) in the leaky spatial integrator model depending on the experimental block and optic flow conditions. Data points are means based on twenty subjects, and error bars give the standard errors of the means.

Head movements

For all the trials conducted during the experiment, we analyzed the head movements' spatial-frequency content by calculating 2-D Fast Fourier Transforms (FFTs) on the data provided by the head-mounted display. An ANOVA was then conducted on the values of peaks corresponding to vertical head oscillations for all the ten blocks, the two optic flow conditions, and for the four largest distances because the shortest distance did not always allow to reach the stable speed (1.2 m.s⁻¹). Then this analysis involved three independent variables (Block₁₀ x Distance₄ x Optic flow₂). The results obtained here showed that no effects were found for these variables (Block : $F(9, 171) = 1.00, p > 0.5$; Distance : $F(3, 57) = 1.75, p > 0.5$; Optic Flow : $F(1, 19) = 0.69, p > 0.5$). In other words, participants' head vertical oscillations

corresponding to step frequency did not vary across optic flow conditions (Figure 4.9).

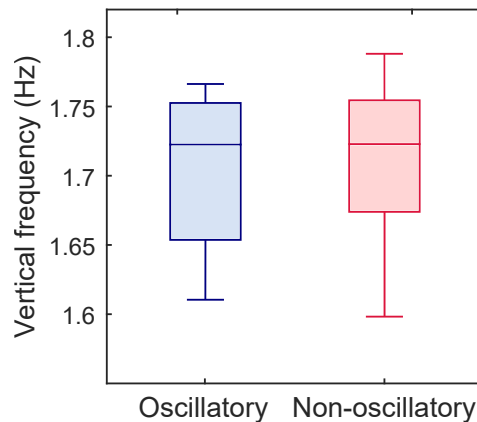


Figure 4.9 – Head vertical frequency (Hz) depending on optic flow condition.

Comparison of the Experiment 1 (static condition) and Experiment 2 (dynamic condition)

The comparison (*t-test*) of the results obtained in the two experiments did not reveal any differences concerning distance travelled estimates from subjects for the five distances (Figure 4.10.A). However, subject assessments seem to maintain a more stable relationship with initial target distance in the second experiment (Figure 4.10.B). This impression is supported by the values of *leaky path integration model* parameters (Figure 4.11). Indeed, while no difference was found concerning *k* parameter ($t(48) = -0.98, p > 0.05$) between Experiment 1 and 2, values of α parameter were found to be higher in Experiment 1 in comparison to Experiment 2 ($t(48) = 2.24, p < 0.01$). Moreover, according to the results from the two ANOVA conducted on distance travelled estimates, the disappearance of the block effect occurs earlier in the Experiment 2 (dynamic conditions) than in the Experiment 1 (static conditions).

4.7.3 Discussion

This study compared the self-motion perception induced by treadmill walking with a complete visual feedback (*oscillatory* condition) and treadmill walking with only the "pure" visual linear forward translation (without visual consequences of head translation; *no oscillatory* condition). The aim of this study was to determine if viewpoint oscillation advantage for static observers persists while they were submitted to treadmill walking. The results obtained on the subjects' distance travelled estimations were similar to those obtained in the first experiment concerning the Block and Distance factors, but inversely no effect of Op-

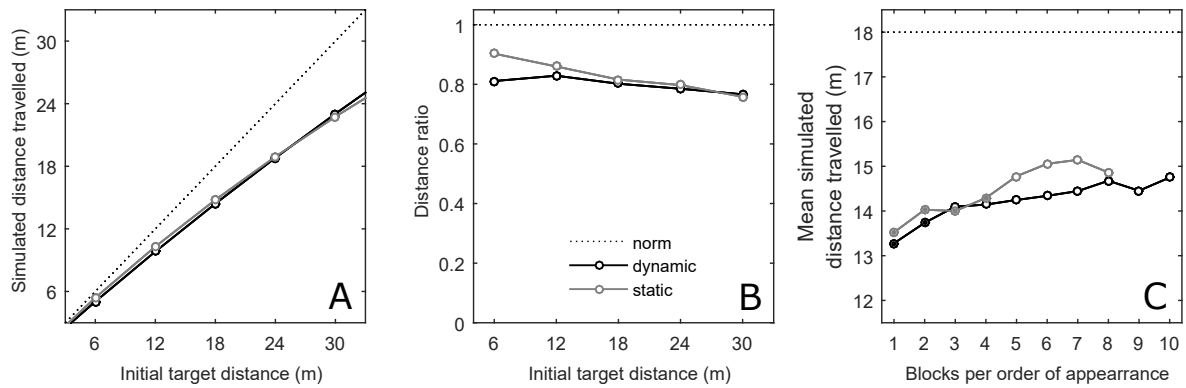


Figure 4.10 – Comparison of results obtained in Experiment 1 (static) with results of Experiment 2 (dynamic). **A.** Distance travelled depending on the initial distance to the target. **B.** Ratio between distance travelled estimates and the initial distance to the target. **C.** Mean simulated distance travelled per block of trials.

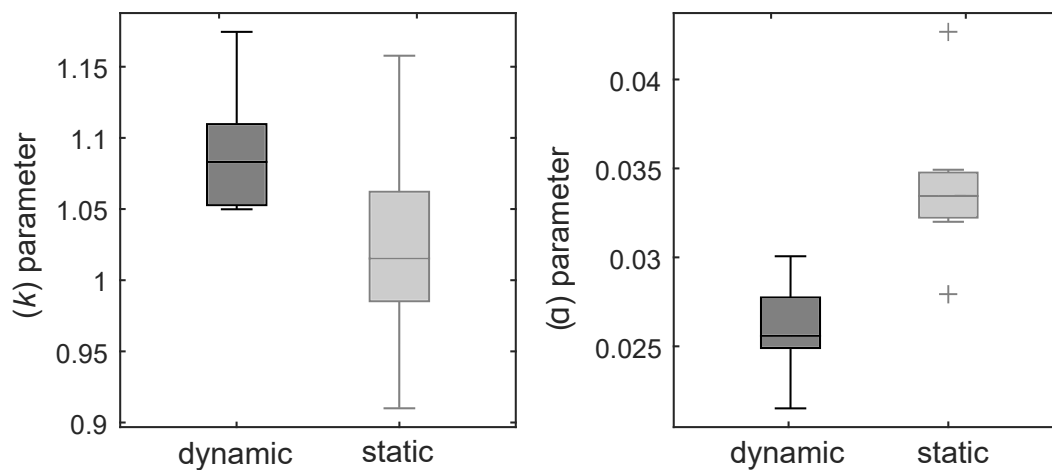


Figure 4.11 – Mean sensory gain (k) and leak parameter (α) of the leaky spatial integrator model depending on Experiment 1 (gray) and Experiment 2 (black).

tic Flow factor and no interaction between the Optic Flow and Distance factors were found to occur. However, it was predicted that the *oscillatory* and *no-oscillatory* conditions during treadmill walking would generate significant different distance travelled estimates from the subjects because the first was "more ecological" and created more global retinal motion than the second. Contrary to this notion, no differences were found between these two conditions. This suggests that when internal dynamic cues were available, the advantage of viewpoint oscillations for static observers disappeared.

4.8 General discussion

In these experiments, a virtual reality setup (Oculus Rift) was used to make stationary or treadmill walking participants perform a distance travelled estimation task. This device made it possible to isolate the optic flow from the other main sources of information (vestibular and proprioceptive inputs; Experiment 1) or to dissociate visual consequences of head motion during treadmill walking (bob, sway, and lunge) from the pure visual linear forward translation (Experiment 2). The data obtained were fitted with the *leaky path integration* model (Lappe & al., 2007), which yielded further information about the path integration process. Observers performing a distance travelled estimation task were presented with various optic flow conditions simulating forward self-motion.

When they were exposed to simulations inducing the feeling of forward movement toward a previously seen distant target, subjects indicated that they had reached the target after traveling only 79.5% on average of the distance to the target (Experiment 1 : 80%; and Experiment 2 : 79%). As in previous studies using the same procedure (Bossard & Mestre, 2018; Bossard & al., 2016; Harris & al., 2012; Redlick & al., 2001) subjects undershot target in the case of large distance, but conversely of these studies they also tended to undershoot it in that of short distances.

Overall, these results are in agreement on the whole with those obtained in several studies on the perceptual compression of large distances in the real world on the basis of static visual cues (Loomis & al., 1992), as well as in virtual environments (Thompson & al., 2003; Mohler & al., 2006). This phenomenon was found to be generally more pronounced in virtual environments (Knapp & Loomis, 2004; Loomis & Knapp, 2003; Piryankova & al., 2013). However, the subjects' underestimation of egocentric distance does not account for the systematically differential effects found in Experiment 1 of our optic flow conditions on their assessment of the distance travelled : Regardless of their initial egocentric distance estimates, adding viewpoint oscillatory components was found to affect their perception of the

distance travelled.

The aim of this study was to compare the perception of distance travelled induced by idiosyncratic oscillating viewpoint or by "pure" translational viewpoint in static and treadmill walking subjects to test two hypotheses. The aim of the first experiment was to determine whether idiosyncratic viewpoint oscillation might affect subjects' distance travelled perception and, if so, whether this may be attributable to the path integration process. The second experiment was intended to test whether the previously found viewpoint oscillation advantage is maintained during multisensory perception of self-motion.

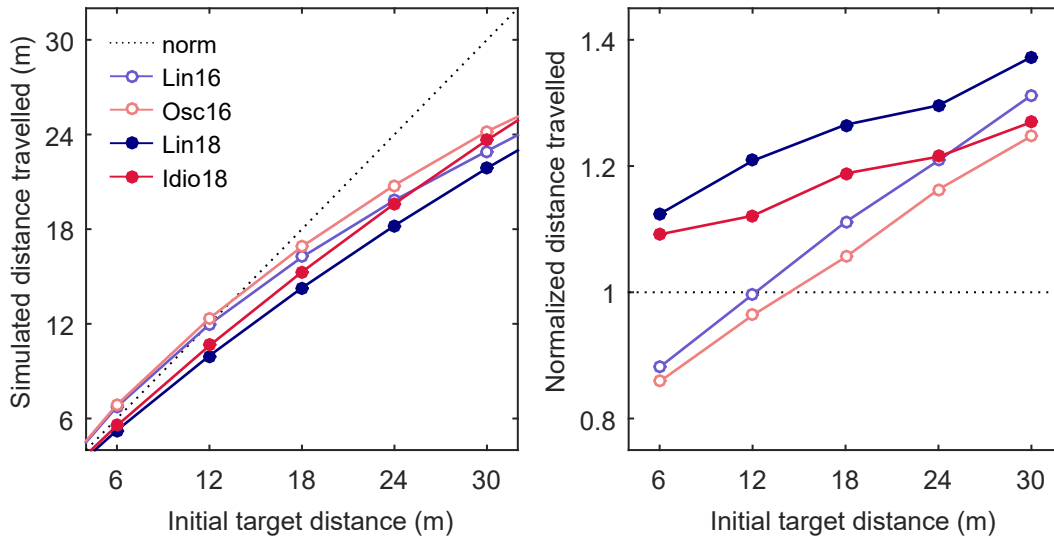


Figure 4.12 – Comparison of our results with the study conducted by [Bossard & al. \(2016\)](#). **Left.** Distance travelled depending on the initial distance to the target in *linear* and *oscillatory* (light blue and light red; [Bossard & al., 2016](#)), and in *linear* and *idiosyncratic* (dark blue and dark red; Experiment 1 of this study) conditions. **Right.** Distance travelled normalized by the initial distance to the target in the same four conditions.

Concerning the Experiment 1, beyond the fact that the results obtained by [Bossard & al. \(2016\)](#), regarding the influence of viewpoint oscillation condition, were replicated with the use of a HMD, differences stand out. Indeed, as we can observe [Figure 4.12](#) and unlike results of [Bossard & al. \(2016\)](#) subjects do not overshoot the shorter distance and seem to be less influenced by the initial target distance. This study does not allow us to explain these results because two parameters might be involved : (1) it could be hypothesised that the egocentric distance is perceived differently in a HMD compared to the large-scale immersive display use by [Bossard & al. \(2016\)](#). For example, the distance to the screen have been shown to be a factor influencing egocentric distance perception ([Bruder & al., 2016](#)) as field of view

(Willemsen & al., 2009) which is wider in the CAVE than in the Oculus; or (2) it could be hypothesised that the different speeds used could be the cause of these differences in results. Indeed, even if Lappe & al. (2007) suggest that the integration process is performed over space rather than over time, Redlick & al. (2001) have shown that speed could influence distance travelled perception. And more particularly, Harris & al. (2012) have shown that subjects tend to more overestimate short distances when the speed is 2 m.s^{-1} rather than 1 m.s^{-1} . Further studies are now required to investigate these parameters.

In the second experiment, subjects were asked to carry out the same task but this time while walking in place on a treadmill. They were exposed to two kinds of optic flow. The *oscillatory* condition consisted in confronting subjects to a visual simulation of forward self-movement whose speed was enslaved to the speed of the treadmill and to which were surimposed their own visual consequences of head movements (bob, sway, and lunge). In other words, this condition represented, from a sensory point of view, the real consequences of walking in the absence of vestibular inputs specifying forward self-motion. Conversely, in the *non-oscillatory* condition the visual consequences of head movements were removed.

The results have shown that, while the absence of viewpoint oscillations in a simulated forward motion was found to deteriorate path integration and distance travelled perception in static observers, it was found in this experiment that when participants have to walk on a treadmill this absence of viewpoint oscillation has no effect on distance travelled perception. Indeed, no statistical difference was found between our two conditions of optic flow, concerning both distance travelled estimates and *leaky path integrator* model parameters (Lappe & al., 2007). Even if subjects were confronted to their own viewpoint oscillations, which can be considered to be "more ecological" than *non-oscillatory* condition, these results go against an ecological explanation of viewpoint oscillation advantage for self-motion perception. In this experiment, viewpoint oscillation advantages seem to be fading because of the presence of internal dynamic cues. These results are supported by previous findings (Campos & al., 2012, 2014) that indicate a dominant role for internal dynamic cues over dynamic visual flow in the estimation of distances travelled. The current results support the contention that proprioceptive/efference copy information contributes significantly to spatial processing in the absence of "complete" visual feedback inputs to forward self-motion. These results also show that the absence of visual consequences of head movement during treadmill walking does not deteriorate distance travelled perception. So, the availability of dynamic internal cues seems to increase the accuracy of participants' estimates (*i.e.*, reduction of variability) but does not lead to more precise responses.

Finally, a point remains unclear. Indeed, this experiment does not allow us to know how eye movements changed during treadmill walking in both the *oscillatory* and the *non-oscillatory* condition of optic flow. Quantitative results about the body, head, and eyes during walking largely come from studies on linear overground and treadmill locomotion. These studies have shown that the body, head, and eyes rotate in response to the up-down and side-to-side motion to maintain stable head pointing and gaze in space (Imai & al., 2001; Hirasaki & al., 1999; Moore & al., 1999). In agreement with several studies (Kim & Palmisano, 2010a; Palmisano & al., 2012b; Palmisano & Kim, 2009) an increase in global retinal motion would improve the sensation of self-motion and distance travelled perception (Bossard & al., 2016; Bossard & Mestre, 2018), so it would be interesting to measure eye movements during the *non-oscillatory* conditions of viewpoint oscillation to know if : (1) this creates different eyes movements responses, which would indirectly stimulate stationary subjects' vestibular cortex (Kim & Palmisano, 2008) this in turn might increase the sensation of self-motion ; and (2) this increases retinal motion, and thus improve the sensation of self-motion.

Comparison of the two experiments

A main result of this study concerns the comparison of the two experiments. In Experiment 1 only dynamic visual information concerning self-motion was available for stationary participants who had to perform a distance travelled estimation task while in Experiment 2 participants performed this same task by walking which provided additional internal dynamic cues.

Contrary to results obtained by Campos & al. (2012, 2014) that indicated a higher weighting of internal dynamic cues (proprioceptive + vestibular or proprioceptive alone), it was found in the present study that the presence or not of proprioceptive information during distance travelled estimation did not change subjects' estimates for distances ranging from 6 to 30 meters. These results cannot be explained in terms of visual speed perception during linear self-motion. Indeed, Durgin & al. (2005) have shown that the perceived speed of optic flow is reduced during treadmill walking (as well as during passive linear self-motion and, normal walking). In our study these findings should have led to a less important under-shoot of the target in the second experiment (*dynamic* conditions), as compared to the first (*static* conditions). Inversely, no differences were found between our two experiments.

However, results observed in Figure 4.10.C show that participants need more blocks to stabilize their responses in static condition (4 blocks) than in dynamic condition (2 blocks). This can be explained by the fact that when visual self-motion is simulated the proprioceptive and vestibular systems cannot be "turned off", they constantly send information about

self-motion, regardless of whether that information indicates self-motion through space or a stationary egocentric position. Therefore, when the visual system is provided with a compelling sense of self-motion, both the muscles and joints and inner ear organs clearly do not support this assessment. In this direction, the results of the *leaky spatial integrator* model fit show a larger leak rate average in Experiment 1 (static condition) than in Experiment 2, thus suggesting that over longer distances, the static condition will deviate more from the ideal response than the dynamic condition.

4.9 Conclusion

These two experiments show that idiosyncratic viewpoint oscillation influences travelled distance perception in static participants but not in treadmill walking participants. The first experiment showed that the viewpoint oscillation advantage in static observer persists in head-mounted display (HMD) in comparison with large-scale immersive display (*e.g.*, CAVE) and when the speed of the visual simulation of forward self-motion increases. In the second experiment we found that this viewpoint oscillation advantage disappears when participants had to carry out the same task during treadmill walking. In other words, the absence of visual consequences of head motion does not affect distance travelled estimates precision in treadmill walking participants but allows a greater stability of responses during the experiment.

Chapitre 5

La perception continue du mouvement propre

Sommaire

5.1	Le pointage continu	155
5.2	Objectif de l'étude	157
5.3	Expérimentation n°8	159
5.4	Résultats et Discussion	163
5.5	Conclusion	172

5.1 Le pointage continu

Dans l'ensemble, il est clair qu'il y a eu de grands progrès concernant la compréhension de nombreux aspects relatifs à la perception du mouvement propre et cela a été testé à travers un grand nombre de paradigmes expérimentaux. Toutefois, il y a plusieurs limites associées aux types de mesures qui ont traditionnellement été utilisées et beaucoup restent à explorer (Campos & al., 2009; Siegle & al., 2009). En effet, la plupart des méthodes portant sur la perception du mouvement propre utilise des évaluations *post-hoc* discrètes de la perception du mouvement propre. En d'autres termes, à travers ces méthodes les participants devaient estimer leur propre mouvement (visuellement simulé ou réel) une fois celui-ci effectué ce qui ne permettait pas d'obtenir une évaluation continue de ce qu'ils percevaient. La méthode de pointage continu que nous utiliserons dans la partie expérimentale de ce chapitre nous fournit une description plus détaillée quant au déplacement perçu par des observateurs stationnaires lorsqu'ils sont confrontés à une simulation visuelle de mouvement vers l'avant.

La mise à jour spatiale peut être mesurée par l'utilisation d'une tâche de pointage continu semblable à celle introduite par Campos & al. (2009) et par Siegle & al. (2009) qui se sont inspirés du paradigme originairement développé par Loomis & al. (Fukusima & al., 1997; Loomis & al., 1992). Cette tâche demande aux participants de pointer continuellement une cible préalablement visible durant leur propre déplacement alors qu'une ou plusieurs modalités sont absentes. Durant la réalisation de cette tâche la mesure de l'évolution de l'angle formé par le bras du participant et un autre axe fixe dans l'environnement est utilisée pour calculer la position de la cible perçue par celui-ci. L'avantage majeur de cette méthode est qu'elle permet d'accéder de manière continue à la localisation estimée par le participant de la cible pointée et donc à la perception qu'à le participant de son propre mouvement au cours du temps. Plus précisément, à chaque instant de la collecte de données, une simple formule trigonométrique peut être utilisée pour calculer la distance courante à la cible perçue par le participant ($X_{perceived}$). Comme montré dans la Figure 5.1, $X_{perceived}$ est donnée par l'équation $\Delta X_{perceived} = \tan(\Delta\theta) * \Delta h$, où θ représente l'angle formé par le bras de l'individu et l'axe vertical (*i.e.* la rotation autour de l'axe médiolateral) et h la hauteur à laquelle s'effectue le pointage. L'évolution de la distance parcourue perçue ($\Delta DT_{perceived}$) est alors donnée par la formule suivante : $\Delta DT_{perceived} = X_{Target} - \Delta X_{perceived}$. De là, la vitesse perçue peut être obtenue en dérivant la distance parcourue perçue au cours du temps.

Le pointage continu a été montré comme étant efficace pour mesurer la position relative d'une cible dans des tâches de déplacements locomoteurs sur des trajectoires en ligne droite (Campos & al., 2009), curvilignes (Frissen & al., 2011), et lors de transports passifs

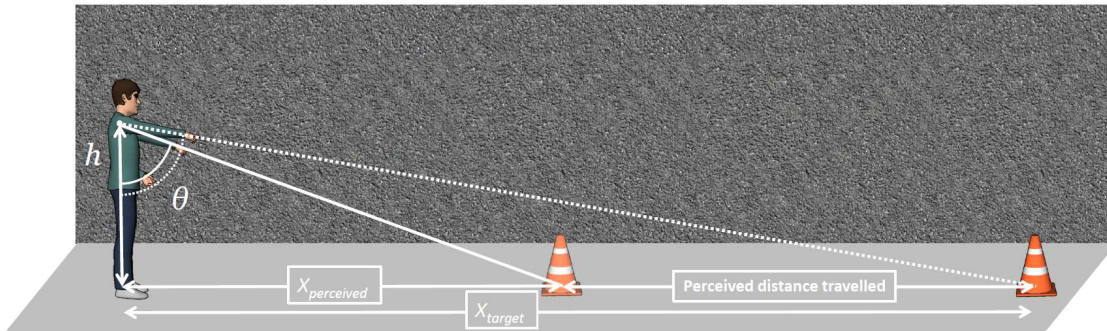


Figure 5.1 – Illustration du pointage continu.

(Siegle & al., 2009). En effet, dans ces travaux les distances et vitesses perçues mesurées utilisant ce type de méthode ont été montrées comme étant proches des distances et vitesses réelles auxquelles étaient confrontés les participants, pour des distances atteignant 6 mètres au maximum. Toutefois, à l'inverse de la marche sans vision, durant une tâche de pointage visuellement guidé, la mise à jour spatiale n'est pas nécessaire pour réaliser la tâche car celle-ci peut être accomplie en visant simplement la cible sous guidage visuelle. Dans de nombreux contextes expérimentaux, l'utilisation d'un mouvement de pointage continu en présence de la modalité visuelle est utilisée comme mesure de référence pour s'assurer que les participants sont capables de pointer continuellement une cible alors qu'ils marchent. Donc, même si les tâches de pointage continu sont utilisées pour accéder à la perception de la distance parcourue en présence de vision ou non faisant référence à la perception du mouvement propre, seuls les contextes dans lesquels la vision n'est pas présente ou les contextes dans lesquels la cible n'est pas présente peuvent faire référence à la mise à jour spatiale.

Comparativement aux performances observées en présence de vision, le pointage continu sans vision montre également des résultats proches de la réalité en ce qui concerne la perception de la distance parcourue et de la vitesse du mouvement propre lors de tâches locomotrices linéaires (Campos & al., 2009). La tâche de pointage continu s'est également montrée efficace pour explorer les différences perceptives dans le contrôle en ligne de la mise à jour spatiale dans des conditions sensorielles variées. Par exemple, ce type de tâche a permis de montrer des différences de profil de vitesse lors du pointage entre un déplacement locomoteur imaginé et réel. En effet, Campos & al. (2009) ont montré que la mise à jour mentale impliquée lors de la locomotion imaginée n'était pas comparable à celle impliquée lors d'un déplacement locomoteur réel en présence ou non de la modalité visuelle. Des différences de profils de vitesse ont également été observées par Frissen & al. (2011), montrant que la mise à jour spatiale ne se déroulait pas de la même manière lors de la comparaison de la marche sur place sans vision et de la marche réelle toujours sans vision.

L'utilisation de cette méthode afin de mesurer la perception du mouvement propre implique deux vérifications (voir [Siegle & al., 2009](#)) : (i) une estimation correcte de la cible préalablement à la phase de pointage : cela implique que l'environnement soit suffisamment riche en termes d'informations de distance égocentriques ; (ii) la non introduction de biais systématique par la tâche de pointage. En effet certaines études évoquent l'introduction d'une dépendance à la position initiale de la cible pouvant entraîner les participants à guider leurs mouvements de pointage en utilisant des processus basés sur la mémoire ([Campos & al., 2009](#); [Siegle & al., 2009](#)). Par exemple, [Campos & al. \(2009\)](#) évoquent le fait que des informations motrices ou sensorielles pourraient être stockées en mémoire permettant ainsi la récupération de ce programme moteur lors de la répétition du mouvement. La multiplication du nombre de cibles et la randomisation de l'occurrence d'une même cible sont des points méthodologiques qui permettent d'éviter cela.

5.2 Objectif de l'étude

Le principal objectif de cette étude est d'accéder, grâce une méthode de pointage continu, à l'estimation courante de la perception du mouvement propre lorsque des participants stationnaires sont confrontés à une simulation visuelle de leur propre mouvement vers l'avant. Pour réaliser cela nous avons demandé aux participants d'effectuer une tâche d'estimation de la distance parcourue, semblable à celles utilisées lors des expérimentations précédemment exposées, et dans le même temps il leur était demandé d'effectuer une tâche de pointage continu de la position estimée de la cible (non visible).

Dans un premier temps, nous avons regardé si la tâche de pointage en elle-même influençait ou non l'estimation finale de la distance parcourue relativement à une condition dans laquelle le pointage est absent. Dans un second temps, nous avons regardé si les données obtenues grâce à cette tâche nous permettaient d'expliquer les différences de résultats obtenus à travers deux conditions de simulation visuelle de déplacement (*linéaire* et *rythmique*). Dans un troisième temps nous nous sommes intéressés à tester la robustesse du modèle proposé par [Lappe & al. \(2007\)](#) lorsqu'on l'applique à des estimations continues de la distance parcourue. Et enfin, nous terminons par l'exposition des limites de cette méthode qui tente d'accéder à l'estimation courante de la perception du mouvement propre.



5.3 Expérimentation n°8

5.3.1 Méthode

Participants

Seize sujets (9 hommes et 7 femmes, âge moyen 21.4 ± 2.8 ans, taille moyenne $173,4 \pm 9$ cm) ont participé à cette expérience après avoir rempli un formulaire de consentement éclairé en accord avec la déclaration d'Helsinki de 1964, et cette étude a été approuvée par le comité éthique local. Ils n'avaient aucun antécédent vestibulaire ni de troubles pouvant affecter leur performance locomotrice. De façon à calibrer individuellement l'affichage stéréoscopique du monde virtuel, la distance inter-pupillaire de chaque sujet a été mesurée grâce à un pupillomètre numérique portatif (©Gilras), et prise en compte dans les images stéréoscopiques projetées. Par ailleurs, l'acuité stéréoscopique de chaque sujet a été mesurée par le biais du Randot Graded Circles test (©Stereo Optical Company Inc., IL, USA). L'acuité stéréoscopique des participants variait de 70 à 20 secondes d'arc (médiane = 30).

Dispositif

Cette expérience a été conduite dans un environnement immersif à façades multiples et à haut niveau d'immersion (CAVE) installé au [Centre de Réalité Virtuelle de la Méditerranée](#). Le dispositif CAVE représente un espace cubique de 3m de profondeur, 3m de large, et de 4m de haut entouré de trois écrans verticaux (les murs) et d'un écran horizontal (le sol). Les trois surfaces verticales reçoivent des images rétro-projetées et le sol reçoit une projection directe avec une résolution spatiale de 1.400×1.050 pixels et une résolution temporelle de 60 Hz. Chaque surface de projection est animée par deux vidéo-projecteurs générant des images stéréoscopiques passives. La séparation stéréo est assurée par des filtres colorimétriques équipant chaque paire de projecteurs. Les mêmes filtres de couleur sont installés sur des lunettes 3D portées par les sujets. Le système Infitec assure une séparation parfaite des images reçues par chaque œil. Le dispositif est capable de mesurer les mouvements du sujet, permettant ainsi d'assurer l'interactivité en temps-réel avec un environnement virtuel. Cette interactivité est assurée par un système de tracking (ART®), basé sur un ensemble de huit caméras situées dans le système de visualisation. Ce dispositif permet notamment de suivre la position de la tête de l'observateur dans l'environnement, lui délivrant une perception cohérente de l'environnement virtuel. L'ensemble du dispositif est géré par un système informatique bâti sur la base d'une grappe de dix machines PCs, équipées de cartes graphiques professionnelles. Ce système informatique est capable de générer de manière synchrone et spatialement correcte des modélisations stéréoscopiques d'environnements virtuels, couplés en temps réel à la position et au comportement d'un utilisateur. Le CAVE utilise le progiciel Unity®, qui intègre

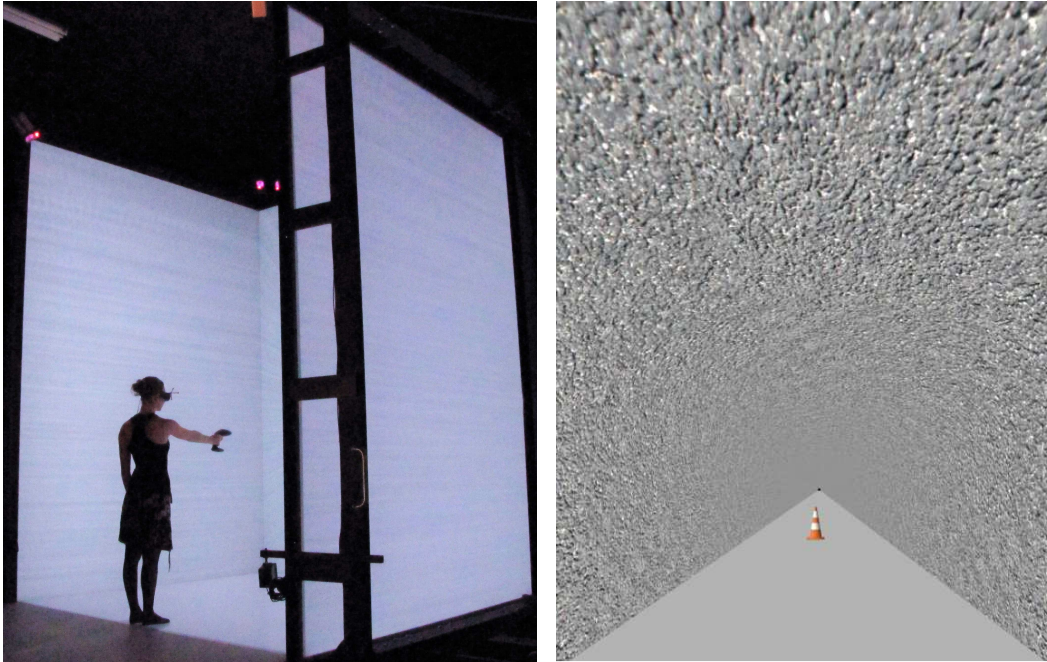


Figure 5.2 – Photo de la scène visuelle avant le début de l'expérience, avec un sujet au point de départ dans le tunnel (à gauche). Image de l'environnement virtuel projetée sur l'écran frontal du CAVE (à droite). À noter : la texture aléatorisée de la paroi du tunnel.

un langage de script graphique utile au prototypage rapide d'applications, et le logiciel ICE qui est un logiciel propriétaire de l'Institut des Sciences du Mouvement Etienne-Jules Marey.

Scénario et consignes

Les sujets se trouvaient dans un tunnel virtuel rectiligne "infini" (Figure 5.2). Ce tunnel s'étendait droit devant les sujets faisant face à l'écran frontal du CAVE. Ils étaient situés à 1,5m des écrans latéraux et à 3m de l'écran frontal du CAVE. La "route" (sol du tunnel) était graphiquement totalement homogène, et donc dénuée de repères. De même, aucun repère visuel ne pouvait être pris dans le tunnel du fait de sa texture aléatoire sans singularité. Sur la route, le sujet pouvait voir un plot de chantier de taille usuelle (70 cm). Ce plot était à une distance virtuelle, variable selon les essais, de 6, 12, 18, 24 ou 30m toujours par rapport au sujet (Plumert & al., 2005; Terziman & al., 2009).

Aux sujets, placés au bord du CAVE, orientés vers le mur frontal, regardant donc le tunnel, et ayant en main un FlyStick (dispositif sans fil d'interaction avec l'environnement), ont été données les consignes suivantes. Les sujets étaient informés : 1) qu'ils avaient à réaliser une tâche d'estimation de la distance parcourue pour atteindre la cible ; 2) que cette estimation allait être répétée sur un certain nombre d'essais ; 3) qu'à chaque essai, ils al-

laient entendre un premier bip sonore les enjoignant de regarder bien droit devant ; qu'un deuxième bip sonore allait survenir 3 secondes après le premier bip ; et qu'après le deuxième bip ils pouvaient déclencher l'essai proprement dit en cliquant sur la gâchette du FlyStick. Un appui sur la gâchette avait pour effets simultanés d'une part, la disparition de la cible et d'autre part, l'avancée du tunnel par rapport aux sujets. L'avancée du tunnel par rapport aux sujets constitue le déplacement virtuel à proprement parler. 4) Ils étaient également informés que lors de certains blocs d'essais ils allaient devoir viser à l'aide du FlyStick la position de la cible lorsque celle-ci serait encore présente et qu'une fois l'essai déclenché ils allaient devoir pointer la position mémorisée de cette cible disparue. Avant le déclenchement de chaque essai les participants pouvaient voir la position qu'ils pointaient *via* l'affichage d'un indicateur représenté par le même objet que la cible : un plot de chantier. Pour pouvoir déclencher l'essai ils devaient faire se confondre la position pointée avec la position de la cible. Le pointage était limité par l'environnement virtuel à l'axe antéro-postérieur, c'est à dire que la zone pointée n'était pas influencée par de potentiels mouvements latéraux de la part de participants.

La tâche d'estimation de la distance à parcourir consistait pour le sujet physiquement immobile à évaluer, en fonction du flux optique généré virtuellement, quand il pensait que le plot absent (donc la position mémorisée du plot) passait à sa propre hauteur (passe entre ses jambes). Lorsque le sujet estimait avoir atteint la position mémorisée du plot, il cliquait à nouveau sur la gâchette du FlyStick. Ce second clic était enregistré comme témoignant de la distance parcourue virtuellement pour atteindre le plot. Ce second clic avait également pour effet d'arrêter le mouvement du tunnel, et avec une latence de 2 secondes, d'initier l'affichage de l'essai suivant. La procédure était répétée à l'identique d'essai en essai (aux conditions de distance, de simulation de déplacement, et de pointage près).

Modes de simulation visuelle de déplacement

Les participants ont été soumis à deux modes de simulation visuelle de leur déplacement, le premier est dit *linéaire* et le second est dit *rythmique*.

Dans le mode **linéaire**, la caméra représentant le point de vue du sujet, suit une translation strictement linéaire à la même vitesse moyenne que celle utilisée dans de précédentes expériences (Bossard & al. (2016); Bossard & Mestre (2018) ; $1,47m.s^{-1}$) comme si la caméra était sur des rails, ou dans une voiture en ligne droite sur terrain plat.

Dans le mode **rythmique**, la caméra représentant le point de vue du sujet, suit une translation linéaire à laquelle se surajoutent des oscillations verticales en "dents de requin" (Figure 5.3). La vitesse moyenne du mode rythmique est la même que la vitesse

moyenne du mode *linéaire* (1,47m.s-1). Cette condition est la même que celle utilisée dans de précédents travaux (Chapitre 2.2, et 3.3). Ces oscillations s'écartent d'un comportement humain naturel par leur forme triangulaire.

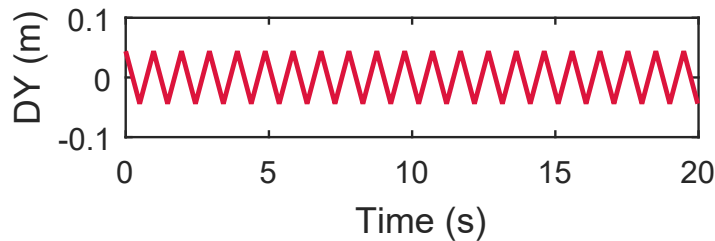


Figure 5.3 – La condition de simulation visuelle de déplacement rythmique oscillant autour de l'axe longitudinal (DY). Il n'y avait pas de mouvements autour des autres axes.

Plan expérimental

L'expérience est construite autour d'un plan classiquement décrit par la formule S*T selon la terminologie de Hoc (1983). Ce plan peut se résumer ainsi : 16 sujets (Facteur aléatoire : S_{16}) passent chacun 8 fois (Facteur Intra : $Bloc_8$) dans 2 conditions, avec ou sans pointage (Facteur Intra : $Point_2$) dans 5 conditions de distance (Facteur Intra : $Dist_5$) et dans 2 conditions de Flux Optique (Facteur Intra : $Flux_2$). Il en résulte le plan suivant :

$$S_{16} * Bloc_8 * Point_2 * Dist_5 * Flux_2$$

Les 8 Blocs sont numérotés de 1 à 8 selon leur rang de passation. Les participants avaient pour consigne de pointer (a) la position mémorisée de la cible pour la moitié des essais du bloc et ne devaient pas pointer (b) pour l'autre moitié. La moitié des sujets ont commencé le premier bloc par pointer pour finir sans pointer (ab ba ab ba ab ba ab ba) tant dis que l'autre moitié effectuait le plan inverse. Les 5 conditions de distance sont 6, 12, 18, 24 et 30 mètres. Les deux conditions de flux optique sont : *rythmique* et *linéaire*. Chaque bloc comprend 20 essais (2 modes de pointage dans 5 distances et dans 2 conditions de flux optique). Dans chaque bloc et dans chaque mode de pointage, l'ordre de passage des 10 essais est tiré au hasard. Chaque sujet passant 8 blocs effectue donc $8*2*5*2$ soit 160 essais. L'expérience à l'intérieur du CAVE dure entre 60 et 90 minutes par sujet. Ce plan génère un total de $16*8*2*5*2$, soit 2560 observations ou mesures de la variable dépendante.

Analyse des données

Les données relevées dans cette étude sont des données numériques. Des tests de Shapiro-Wilks ont été utilisés afin de vérifier que les données suivent la loi normale. Cette

condition ayant été remplie pour l'essentiel, le principal test statistique utilisé dans cette étude a été un test paramétrique de type ANOVA.

Les statistiques descriptives utilisées sont des moyennes et des écarts-types. Des analyses de variance ANOVA en mesures répétées ont été effectuées afin de tester les effets simples des facteurs Bloc, Locomotion, Distance, et les effets d'interaction. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0,05$. Des tests HSD de Tukey ont été utilisés pour l'analyse post-hoc.

5.4 Résultats et Discussion

5.4.1 L'estimation discrète de la distance parcourue

Lorsqu'ils étaient confrontés à une simulation visuelle de mouvement vers l'avant en direction d'une cible distante préalablement présente, les sujets indiquaient avoir atteint cette cible après avoir parcourue en moyenne seulement 86% de la distance initiale à la cible. Une ANOVA a été conduite sur les distances parcourues au moment où les sujets indiquaient avoir atteint les positions mémorisées des cibles (variable dépendante). Cette ANOVA met en jeu quatre variables indépendantes (Bloc₈, Pointage₂, Distances₅, Flux optique₂). Cette ANOVA révèle un effet principal du facteur Distance ($F(4, 60) = 282.6, p < 0.001$), et du facteur Flux optique ($F(1, 15) = 10.32, p < 0.01$). Cette ANOVA indique en outre deux effets d'interaction entre les facteurs Pointage et Bloc ($F(7, 105) = 5.6, p < 0.001$) et entre les facteurs Flux optique et Bloc ($F(7, 105) = 2.3, p < 0.05$).

La présence d'un effet du facteur Distance ($F(4, 60) = 282.6, p < 0.001$) indique que les performances varient en fonction de la distance à estimer. Cet effet suggère qu'il y a une corrélation positive entre l'augmentation des distances initiales et les estimations données par les participants (Figure 5.4). Par ailleurs, nous pouvons remarquer que plus la distance de la cible augmentait plus les participants avaient tendance à donner leurs réponses tôt lors de l'essai. Par exemple, pour le cas de la plus grande distance initiale qui est de 30 mètres, les sujets donnaient leurs réponses après avoir parcouru en moyenne seulement 23 mètre. À l'inverse pour ce qui est de la plus courte distance initiale les sujets avaient tendance à donner leurs réponses après l'avoir dépassée.

Un résultat majeur pour notre problématique est la présence d'un effet du type de flux optique auquel sont confrontés les participants ($F(1, 15) = 10.32, p < 0.01$). Cet effet indique que les participants ont tendance à donner des réponses plus proches de la réalité lorsqu'ils sont confrontés au mode de simulation visuelle de déplacement *rythmique* en comparaison au mode *linéaire* (Figure 5.4). Ces résultats confirment ceux obtenus lors des précédentes

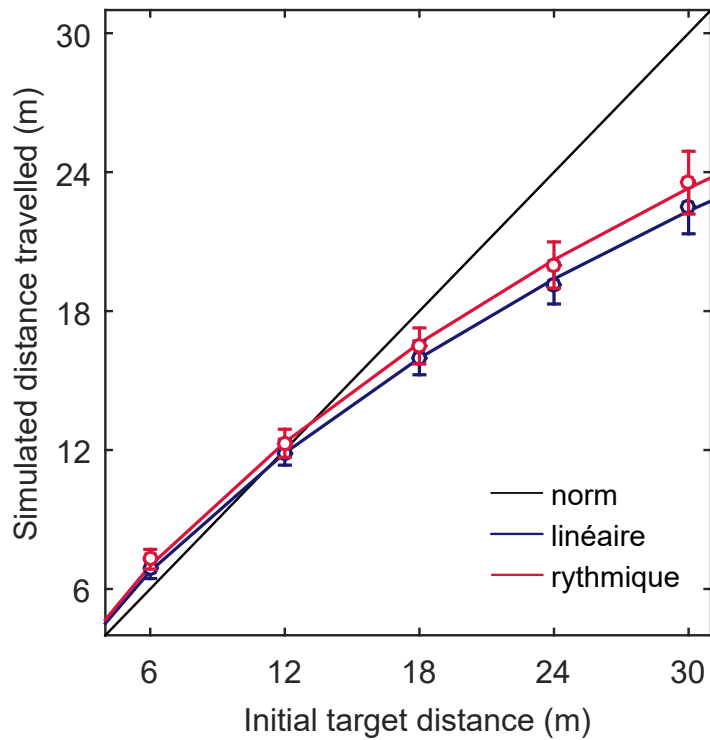


Figure 5.4 – Distance parcourue en fonction de la distance initiale de la cible et de la condition visuelle de simulation de mouvement propre. Les points représentent les moyennes de 16 répétitions réalisées par l'ensemble des 16 sujets, et les bars d'erreurs représentent les erreurs types des moyennes. La ligne noire représente ce qu'auraient donné des estimations justes. La courbe bleue ($k = 0.75$; $\alpha = 0.048$), et la courbe rouge ($k = 0.72$; $\alpha = 0.045$) représentent les ajustements réalisés sur les données moyennes avec le *leaky path integrator model* (Lappe & al., 2007). Voir la partie méthode pour plus de détails.

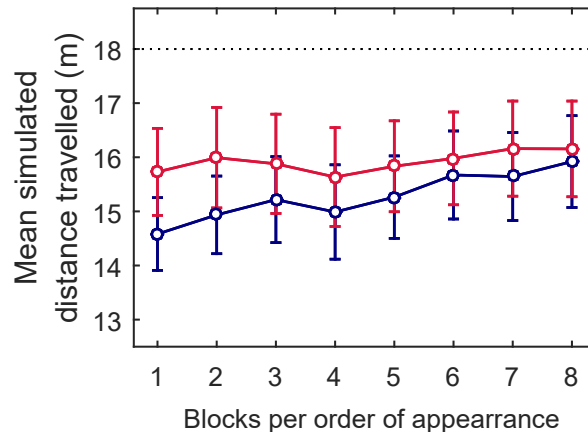


Figure 5.5 – Moyennes des distances parcourues en fonction des blocs d’essais dans les conditions de simulations visuelles de déplacements. Linéaire (bleue) et oscillatoire (rouge). Les points représentent les moyennes de 16 répétitions réalisées par l’ensemble des 16 sujets, et les bars d’erreurs représentent les erreurs types des moyennes. Un effet d’interaction significatif est observé entre les facteurs bloc et flux optique. La ligne en pointillés donne la moyenne de distances initiales des cibles.

expérimentations, notamment ceux des expériences 2, 3, et 4 (Bossard & al., 2016; Bossard & Mestre, 2018) qui utilisent la même conditions de point de vue oscillant.

Outre les effets simples précédemment décrits deux effets d’interaction sont observés à travers ces résultats. La Figure 5.5 représente les estimations moyennes données par les participants dans chaque bloc d’essais en fonction de la simulation visuelle de déplacement. L’existence d’une interaction entre ces deux facteurs ($F(7, 105) = 2.3, p < 0.05$) signifie que l’effet d’un facteur varie en fonction des modalités de l’autre facteur. En d’autres termes, s’il y a par exemple une différence globale des réponses suivant les deux modes de flux visuel, cela ne veut pas dire que cette différence existe pour tous les blocs. Nous avons donc effectué un test post hoc HSD de Tukey pour voir si cette différence d’estimation de la distance parcourue nécessaire pour rejoindre la position mémorisée de la cible entre les deux conditions de flux optique est présente pour tous les blocs. Ce test nous montre que la condition *rythmique* se différencie de façon significative de la condition *linéaire* pour les deux premiers blocs mais que cela n’est pas valable pour les suivants. En effet, il est possible que les informations sensorielles ou motrices provenant du geste de pointage puissent être stockées en mémoire de travail de manière à faciliter la récupération de ce programme moteur pendant une répétition des mouvements (Campos & al., 2009; Siegle & al., 2009).

La Figure 5.6 représente les estimations moyennes données par les participants en

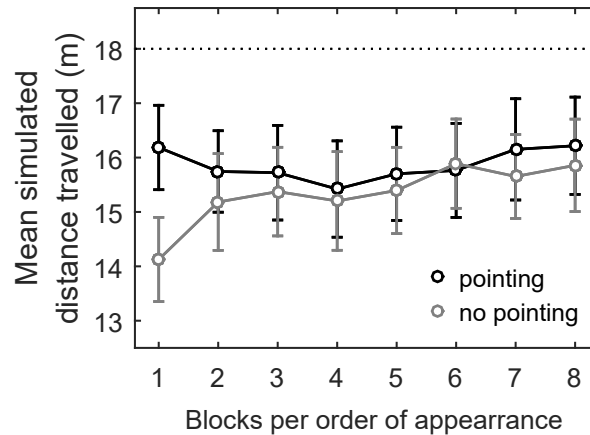


Figure 5.6 – Moyennes des distances parcourues en fonction des blocs d’essais dans la condition avec pointage (noire) et sans pointage (gris). Les points représentent les moyennes de 16 répétitions réalisées par l’ensemble des 16 sujets, et les bars d’erreurs représentent les erreurs types des moyennes. Un effet significatif des facteurs bloc et pointage est observé. La ligne en pointillés donne la moyenne de distances initiales des cibles.

fonction à la fois du facteur bloc et de la condition de pointage (avec ou sans pointage). L’existence d’une interaction entre ces deux facteurs ($F(7, 105) = 5.6, p < 0.001$) signifie que l’effet de l’un varie en fonction de l’autre. Ici, le test post hoc HSD de Tukey révèle que les estimations observées lorsque les sujets devaient pointer la cible préalablement présente se différencient seulement lors du premier bloc et que par la suite les estimations tendaient à se stabiliser. Contrairement aux expérimentations précédentes cette étude ne révèle pas d’effet simple du facteur bloc. Nous pouvons alors penser que ce résultat est possiblement provoqué par le fait que les participants devaient réaliser une tâche de pointage. En effet, si nous nous intéressons d’un peu plus près à la Figure 5.6 nous pouvons nous apercevoir que lorsque les participants n’ont pas recours au pointage la moyenne des estimations observées dans chaque bloc semble augmenter au fil des blocs. L’hypothèse selon laquelle la tâche motrice, que constitue le pointage, entraînerait une stabilisation du comportement au cours des essais n’est pas à exclure. En effet, il est possible que les informations sensorielles ou motrices provenant du geste de pointage puissent être stockées en mémoire de travail de manière à faciliter la récupération de ce programme moteur pendant une répétition des mouvements.

Leaky integrator model

Pour toutes les réponses des sujets enregistrées dans deux conditions de flux optique, deux tâches différentes (avec ou sans pointage), et dans plusieurs conditions de distances initiales de la cible, a été ajusté le modèle de Lappe & al. (*the leaky path integrator model*). Cela

nous a permis les valeurs du gain sensoriel et du taux de fuite en fonctions de ces différents facteurs. La moyenne R^2 de ces ajustements était de 0.94 ± 0.06 . Une ANOVA a été réalisée pour chacun de ces paramètres ($Block_8 * Fluxoptique_2 * Pointing_2$). Concernant le paramètre gain (k), cette analyse a révélé un effet principal du facteur Bloc ($F(7, 105) = 6.82, p < 0.001$) et du facteur Pointage ($F(1, 15) = 5.7, p < 0.05$). Cette ANOVA indique en outre un effet d'interaction entre les facteurs Bloc et Flux optique ($F(7, 105) = 2.15, p < 0.05$). Ces effets sont représentés à travers la Figure 5.7.

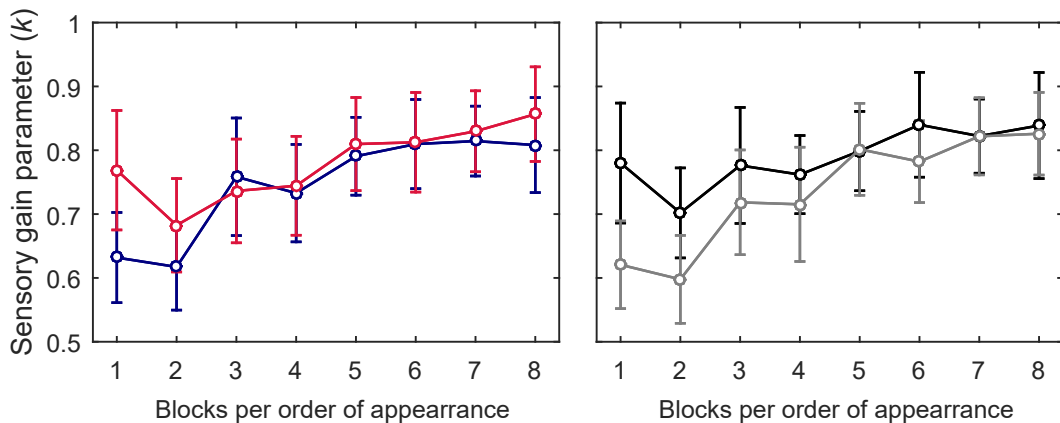


Figure 5.7 – Moyennes du paramètre k du modèle en fonction du block expérimental. **A gauche** en fonction de la condition de flux visuel : linéaire (bleue) et rythmique (rouge). **A droite** en fonction de la tâche : avec pointage (noire) et sans pointage (gris). Les points représentent les moyennes de 8 répétitions réalisées par l'ensemble des 16 sujets, et les bars d'erreurs représentent les erreurs types des moyennes.

La seconde ANOVA réalisée sur les valeurs du taux de fuite (α) présentait comme pour l'analyse précédente un effet simple du facteur Bloc ($F(7, 105) = 6.17, p > 0.001$; Figure 5.8) par contre elle ne montrait pas d'effet simple du facteur Pointage ni d'interaction entre les facteurs Bloc et Flux Optique.

5.4.2 L'estimation continue de la distance parcourue

Lors de cette expérience, en plus de devoir estimer de manière discrète la distance à parcourir pour atteindre une cible préalablement présente les participants devaient, pour la moitié des essais, pointer la position mémorisée de cette même cible au cours de la simulation visuelle de leur déplacement. Pour réaliser cela, ils pointaient à l'aide d'un Flystick (voir la partie méthode) la cible lorsqu'elle était encore présente et lorsqu'ils le souhaitaient ils pouvaient, en cliquant sur la gâchette de ce Flystick, déclencher à la fois la disparition de la cible et la simulation visuelle de leur propre mouvement vers l'avant. Nous présenterons alors dans cette partie le comportement mesuré des participants lors de la réalisation de cette

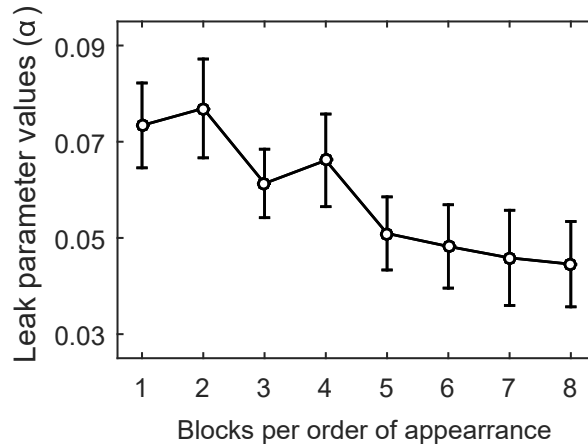


Figure 5.8 – Moyennes des valeurs du taux de fuite (α) du modèle en fonction du block expérimental. Les points représentent les moyennes de 16 répétitions réalisées par l'ensemble des 16 sujets, et les bars d'erreurs représentent les erreurs types des moyennes.

tâche.

Nous venons de voir dans la partie précédente que la tâche en elle-même n'influençait pas les réponses finales (discrètes) données par les participants, toutefois il nous paraît important de mentionner de manière préalable plusieurs points critiques concernant la méthodologie utilisée. En effet avant de lire et d'interpréter les résultats qui seront présentés il est important de noter que la difficulté de la tâche n'était pas constante au cours de sa réalisation. Par exemple, un léger mouvement angulaire du bras vers le haut avait comme conséquence une erreur de pointage (sur-estimation de la position) exagérée par rapport à un mouvement équivalent vers le bas. De plus cette exagération se voyait d'autant plus grande que la cible était distante. Cette tâche engendrait donc beaucoup de bruit, et ce bruit était non-équiréparti autour de la réponse que nous souhaitions mesurer. A cause de la difficulté que pouvait engendrer cette tâche chez certains participants nous avons procédé à une sélection des données afin de supprimer les essais aberrants selon les critères suivants : (1) lorsqu'un essai présentait un pic dont la période était supérieure à 2 mètres, celui-ci n'était pas comptabilisé ; et (2) lorsque qu'un participants ne comptabilisait pas au moins la moitié de ces essais par condition de distance et par condition de flux optique, celui-ci était exclu. Trois d'entre eux présentant de très grandes variations dans leur comportement ont été exclus. Par conséquent nous n'appliquerons pas de tests statistiques aux données sélectionnées, toutefois nous discuterons les résultats par rapport aux représentations graphiques.

La Figure 5.9 représente les comportements moyens de chacun des 13 sujets restants

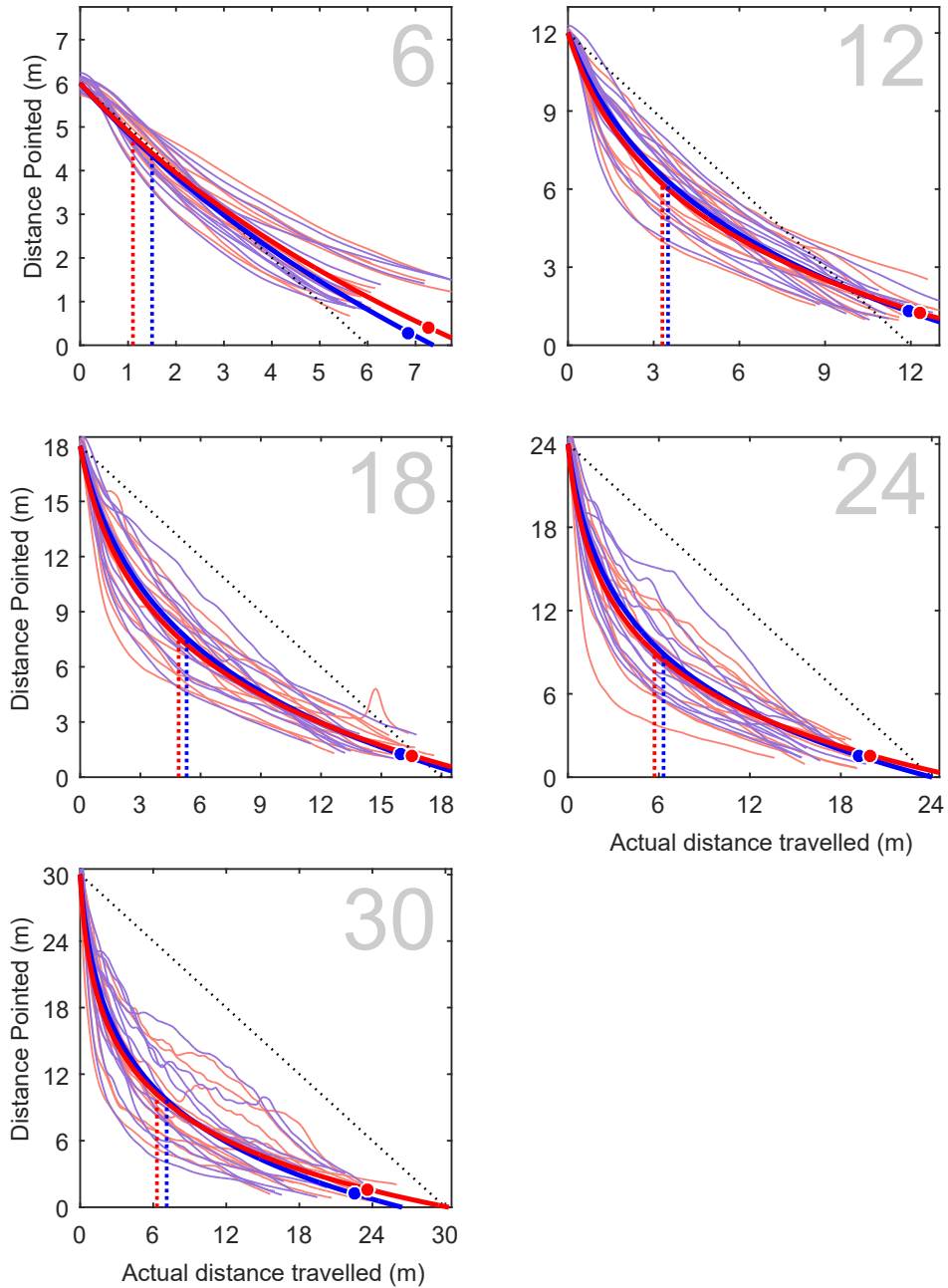


Figure 5.9 – Distance pointée en fonction de la distance parcourue réelle pour chacune des cinq distances testées, en condition *linéaire* (bleue) et *rythmique* (rouge). Les courbes claires représentent les résultats moyens obtenus pour chacun des sujets. Les courbes plus foncée représentent les ajustements réalisés avec le modèle d'intégration fuyant (*leaky path integrator model*) sur la moyenne de ces donnée. Les points représentent les distances moyennes auxquelles les sujets donnaient leurs réponses et les lignes verticales en pointillées indiquent à partir de quelle distance visuelle parcourue les participants passent d'une sur-estimation à une sous-estimation de la vitesse de pointage.

en fonction de la distance initiale à la cible et de la condition de flux visuel à laquelle ils étaient confrontés. Pour chaque participant nous avons réalisé des ajustements avec le modèle d'intégration de trajet fuyant (*leaky path integrator model*; Lappe & al., 2007) afin d'obtenir pour chacun d'entre eux les valeurs des paramètres de ce modèle dont les moyennes et écarts-types sont représentés dans la Figure 5.10 et seront discuter par la suite.

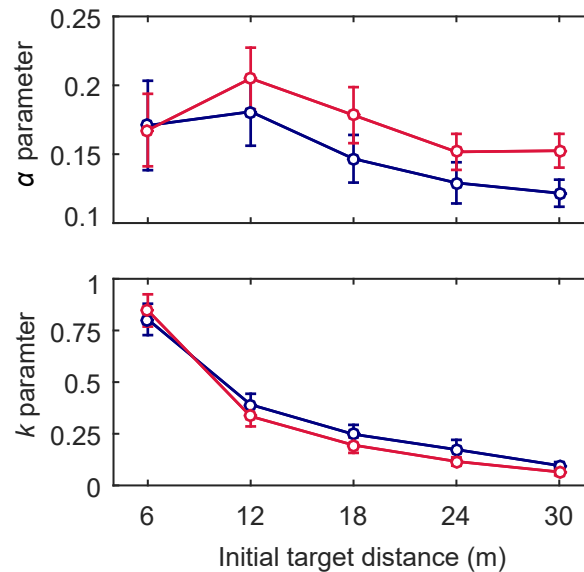


Figure 5.10 – Moyennes des valeurs des paramètres α et k en fonction de la distance initiale de la cible et de la condition de simulation de mouvement. Les points représentent les moyennes de 16 répétitions réalisées par l'ensemble des 16 sujets, et les bars d'erreurs représentent les erreurs types des moyennes.

Tout d'abord, la Figure 5.9 nous montre plusieurs résultats importants. Le premier concerne le fait que globalement, lors des premiers mètres de simulation visuelle de déplacement, les participants ont tendance à effectuer un pointage plus rapide de la position mémorisée de la cible relativement à l'avancée réelle de cette cible. Ce comportement se voit d'autant plus marqué que la distance initiale à la cible est élevée. Par exemple, pour la condition dans laquelle la distance initiale de la cible est de 30 mètre, après avoir été confrontés à une simulation visuelle de déplacement d'environ 7 m les participants pointaient à 10 m devant eux. En d'autres termes si, comme l'affirment Campos & al. (2009) dans leur étude, l'évolution du pointage reflète l'évolution de la perception du mouvement propre, les participants percevaient donc un déplacement de 20 m alors qu'ils étaient confrontés à une simulation de mouvement vers l'avant de seulement 7 m. La Figure 5.11 (à gauche) expose les ajustements réalisés à partir du modèle de Lappe & al. (2007) en considérant les résultats obtenus par le pointage des participant comme reflétant la perception de leur propre mouvement dans

l'environnement. Nous pouvons remarquer que les participants ont tendance à sur-estimer fortement la distance qu'ils parcourent au début des essais pour ensuite la sous-estimer. Ce phénomène était d'autant plus marqué que la distance initiale à la cible était grande. Ces résultats se voient confirmés lorsque nous regardons l'évolution des valeurs des paramètres du modèle après l'avoir ajusté à nos données. D'après la Figure 5.10 il apparaît assez clairement que le gain sensoriel est responsable de ces différentes réponses en fonction de la distance initiale de la cible. En effet, nous pouvons observer une diminution de la valeur du paramètre k plus la distance initiale de la cible augmente. A l'inverse les valeurs du paramètre α ne semblent subir d'effets concernant la distance initiale de la cible. Par contre la condition de simulation visuelle de déplacement semble avoir un effet sur les valeurs de α . En effet, mis à part pour la distance initiale de 6 mètres, en condition *rythmique* les ajustements réalisés avec le modèle semblent nous montrer que le paramètre fuyant est plus impliqué.

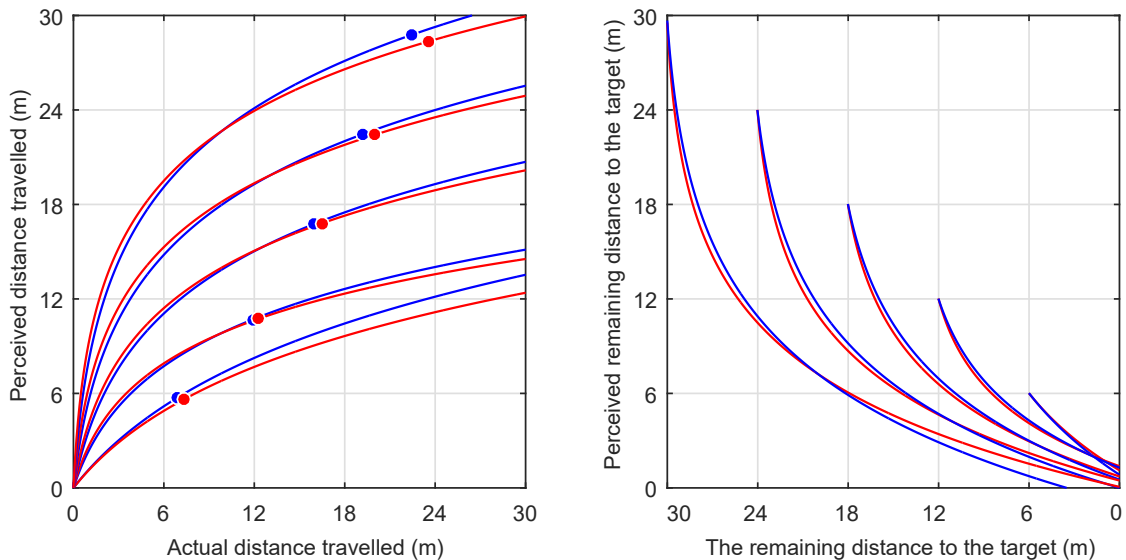


Figure 5.11 – Pour ces deux représentations graphiques les courbes représentent les ajustements obtenus avec le *leaky path integrator model* pour la condition *linéaire* (bleu) et les pour la condition *rythmique* (rouge) et en fonction des distances initiales à la cible. **A gauche.** Distance parcourue perçue en fonction de la distance réellement parcourue et de la distance initiale à la cible. Les points représentent les distances moyennes auxquelles les sujets donnaient leurs réponses. **A droite.** Distance restante perçue en fonction de la distance restante réelle

La Figure 5.11 (à droite) nous permet de comparer le comportement dynamique des sujets lorsqu'ils pointent la même zone dans l'environnement. Ce graphique nous informe sur le fait que les participants, même lorsqu'ils pointent une même zone dans l'environnement, c'est à dire lorsque l'élévation de leur bras est semblable à travers les conditions de distance, la dynamique de leurs comportements de pointage n'est pas la même. Cela semble indiquer que la dynamique de la tâche et la position initiale de la cible sont potentiellement deux

paramètres qui influent sur la perception de mouvement propre.

Un deuxième résultat important nous montre que la vitesse de pointage diminue jusqu'à être sous-estimée au cours de la réalisation de la tâche. La Figure 5.12 expose l'évolution de la vitesse de pointage en fonction de la distance restante entre la cible et l'observateur que nous pouvons assimiler au temps étant donné que la vitesse est constante à travers les différentes conditions de distances initiales. Ces résultats peuvent être attribués à un phénomène déjà observé auparavant dans la littérature qui montre que lorsque des observateurs sont confrontés à une simulation visuelle de mouvement linéaire vers l'avant à vitesse constante, leur perception de la vitesse diminue avec le temps d'exposition du fait de l'adaptation à la composante radiale du mouvement (Denton, 1980; Schmidt & Tiffin, 1969). Dans le même sens, ces résultats semblent indiquer des profils de vitesse similaires en fonction du temps d'exposition indépendamment de la position initiale de la cible.

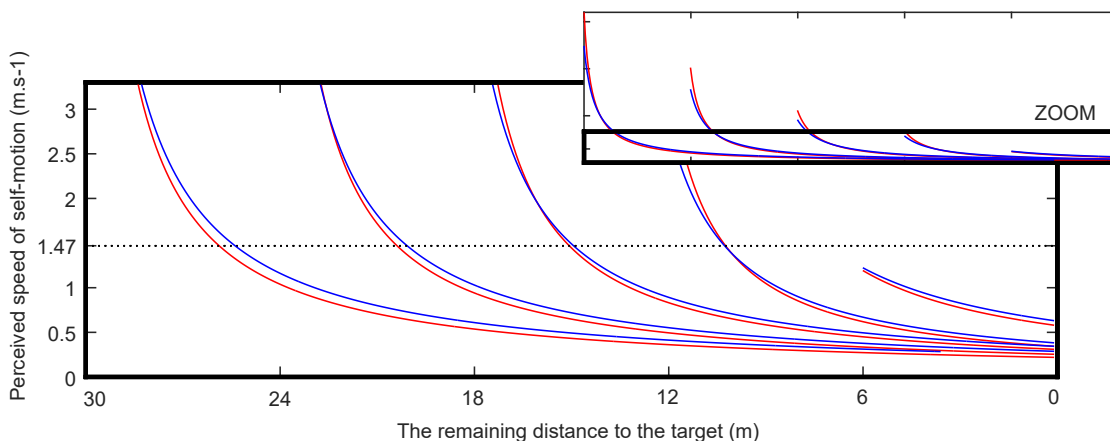


Figure 5.12 – Vitesse perçue en fonction de la distance restante réelle à la cible. Les profils de vitesses représentés ont été calculés à partir des ajustements du modèle aux données pour les conditions linéaire (bleue) et rythmique (rouge).

5.5 Conclusion

En accord avec nos précédentes études, cette expérience montre qu'un point de vue oscillant, en comparaison à un point de vue en pure translation, améliore la perception de la distance parcourue chez le sujet stationnaire lorsqu'il est confronté à une simulation visuelle de mouvement vers l'avant. Cette étude montre également que la réalisation d'une tâche de pointage continu durant cette simulation visuelle de mouvement n'affecte pas les réponses finales des participants. De plus, les résultats issus du pointage semblent nous donner des informations supplémentaires quant à la perception visuelle du mouvement propre. Appuyés

par de nombreux travaux (Denton, 1980; Schmidt & Tiffin, 1969), nos résultats semblent indiquer que les participants sur-estiment la vitesse de leur propre mouvement lors des premiers mètres de la simulation et ensuite sous-estiment cette vitesse. Toutefois ces résultats sont à interpréter avec précaution étant donnée la non-linéarité de la difficulté de la tâche. En effet, la difficulté étant davantage élevée plus la cible à pointer se trouvait éloignée, il est possible que des facteurs cognitifs (comme des stratégies), soient intervenus lors de la réalisation de cette tâche.

Discussion Générale

Quotidiennement, nous sommes confrontés à un champ de flux visuel que nous générons par nos propres déplacements dans l'environnement. Ce champ d'informations optiques devient une information de plus en plus importante à mesure que les humains intensifient leur utilisation de moyens de transport passif pour se déplacer. En effet, dans ces situations nous manquons d'informations précises à propos de nos mouvements provenant des systèmes proprioceptif et vestibulaire. Nous devons alors principalement compter sur les informations fournies par le système visuel. Ce travail doctoral s'est dans ce sens intéressé à comprendre si les indices présents dans le flux optique sont suffisants pour compenser ce manque informationnel pourtant nécessaire pour naviguer avec succès dans un environnement. Comme nous l'avons déjà détaillé dans ce manuscrit, de nombreuses recherches ont montré que les humains étaient capables, en se basant seulement sur flux optique, de détecter plusieurs types d'informations comme la direction de leurs propres mouvements (Warren & Hannon, 1988, 1990) et le temps avant le contact avec les objets de l'environnement (Lee & Kalmus, 1980). L'importante quantité de résultats à ce sujet montre clairement que le flux optique constitue une information importante chez l'Homme. Jusqu'à la fin des années 90 une des informations que pouvait fournir le flux optique n'avait encore fait l'objet d'études : il s'agit de la distance parcourue durant le mouvement propre. Bremmer & Lappe (1999) ont en effet été les premiers à montrer que l'humain pouvait reproduire et discriminer une distance parcourue lors de simulations de mouvement propre sur la seule base informationnelle du flux optique.

C'est donc dans ce cadre que les expériences menées durant ce travail doctoral s'insèrent. La discussion générale se divise en deux sections incluant (i) une synthèse des principaux résultats de recherches obtenus grâce aux différentes expérimentations menées et (ii) une exposition des limites de l'expérimentation dont il est important que nous soyons conscients. Les perspectives relatives à ces travaux seront présentes tout au long de la discussion.

Synthèse des principaux résultats

Perception visuelle du mouvement propre

Les premières expérimentations présentées dans ce document (Chapitre 2, et 3) se sont attachées à identifier quel pouvait être le ou les rôles de mouvements oscillatoires, surimposés à une simulation visuelle de mouvement vers l'avant, dans la perception de nos propres déplacements. A l'inverse des recherches relatives aux théories du conflit sensorielle (Zacharias & Young (1981); voir Section 1.1.5), l'orientation choisie s'est appuyée sur plusieurs études montrant que ce type d'oscillation améliore non seulement le sentiment devection (Palmisano & al., 2000; Kim & al., 2012) mais également la sensation de marcher ou de courir (Lécuyer & al., 2006; Bubka & Bonato, 2010).

La première expérimentation menée a permis de montrer que cet avantage, que peut constituer un point de vue oscillant, concernant le sentiment devection se manifeste également en ce qui concerne l'intégration de trajet lors d'une tâche d'estimation de distances visuellement parcourues. En effet, lorsque des observateurs se trouvaient face à une simulation visuelle strictement linéaire de leur propre mouvement vers l'avant, ils montraient moins de justesse dans la réalisation de la tâche que lorsqu'ils étaient confrontés à cette même simulation mais à laquelle étaient ajoutées des oscillations tirées d'un modèle qui représentait les oscillations de la tête que pouvait produire un individu lors de la marche (Lécuyer & al., 2006).

De manière subséquente, l'expérimentation n°2 s'est intéressée à déterminer quelle pouvait être la propriété - de ce mouvement oscillatoire - à l'origine des différences observées dans les réponses des participants. Le modèle utilisé présentait à la fois des propriétés rythmique et biologique. Le développement de deux conditions de simulation démêlant ces deux caractéristiques semblait alors logique. La première condition, en présentait des modulations triangulaires (en dents de requin), oscillait verticalement à 2 Hz, tandis que la seconde relevait de véritables enregistrements de mouvements de tête d'un individu lors de la marche. Cette seconde condition oscillait alors autour des trois axes et sa fréquence verticale était en moyenne de 2 Hz. Les résultats ont d'abord confirmé l'avantage que présente un point de vue oscillant, quel qu'il soit, par rapport à une pure translation vers l'avant. Ils ont également montré qu'aucune différence entre nos deux conditions oscillatoires n'était observée. Comme il a été montré dans de précédentes expériences menées sur lavection (Palmisano & al., 2008; Kim & Palmisano, 2008), l'augmentation de la stimulation rétinienne créée par un point de vue oscillant semblerait être à l'origine de ces résultats et permettrait un maintien de la sensibilité de la rétine au flux optique et par conséquent augmenterait la sensation de mouvement

propre. L'avantage "écologique" qui pouvait être attribué au point de vue oscillant a alors dans un premier temps été écarté. Toutefois il est à noter que la fréquence verticale de du point de vue oscillant, pouvant correspondre aux conséquences de la fréquence de pas pendant la marche, était quasiment identique dans les deux conditions (≈ 2 Hz).

Les trois expérimentations suivantes, présentées dans le Chapitre 3 (Bossard & Mestre, 2018), proposent justement de tester les effets de points de vue oscillants à différentes fréquences sur la perception de la distance parcourue. Quatre hypothèses ont alors été testées. Différentes fréquences d'oscillation : (1) moduleraient le processus d'intégration de trajet (Lappe & al., 2007) ; (2) augmenteraient le mouvement rétinien et par conséquent amélioreraient la sensation de mouvement propre (Kim & Palmisano, 2010b) ; (3) généreraient des mouvements de poursuites des yeux, ce qui stimulerait indirectement le cortex vestibulaire (Kim & Palmisano, 2008) et améliorerait la sensation de mouvement propre ; ou encore (4) augmenterait la sensation de mouvement propre de par sa nature biologique (Bubka & Bonato, 2010).

Dans un premier temps, en mesurant le mouvement de leurs yeux, les participants étaient confrontés à une tâche identique aux précédentes. Cette fois, quatre conditions de point de vue étaient testées. Une linéaire, et les trois autres présentaient des modulations triangulaires et oscillaient verticalement à 1, 2, ou 4 Hz. Les résultats concernant les mouvements des yeux n'ont révélé aucune différence concernant les quatre conditions de points de vue. En d'autres termes, les participants n'adoptaient pas de comportement de poursuite associés à l'oscillation du flux. Par conséquent l'augmentation de la fréquence d'oscillation du point de vue entraîne une augmentation du flux rétinien. Cette expérience permet dans un premier temps d'exclure l'hypothèse (3) selon laquelle un point de vue oscillant générerait de la part des individus un comportement de poursuite des yeux qui stimulerait indirectement le cortex vestibulaire et par conséquent améliorerait la sensation de mouvement propre. Les résultats concernant l'estimation de la distance parcourue montrent tout d'abord qu'un point de vue oscillant, selon sa fréquence d'oscillation, ne permet pas toujours aux sujets une plus juste estimation de la distance parcourue comparativement à une simulation strictement linéaire. De plus, nous pouvons remarquer que plus la fréquence de l'oscillation est grande plus les participants sur-estiment la distance qu'ils parcourent. Il est donc à noter que l'augmentation du flux rétinien semble augmenter la vitesse perçue du mouvement propre. Toutefois, il est également possible que le bénéfice de ce type de point de vue soit dû au fait que cela évoque chez les participants les effets visuels des mouvements de la tête qu'ils perçoivent lorsqu'ils marchent (hypothèse 4).

Dans une dernière expérience nous nous sommes intéressés à tester cette hypothèse. Les participants étaient cette fois confrontés à deux points de vue différents mais qui génèrent la même quantité de flux rétinien. Ces deux points de vue oscillaient verticalement (pouvant représenter les conséquences visuelles des pas) et transversalement (pouvant représenter les conséquences visuelles d'une foulée). La première condition était biologiquement cohérente, c'est à dire la fréquence de son oscillation verticale (2 Hz) était deux fois plus élevée que la fréquence transversale (1 Hz) tandis que la deuxième condition les valeurs des fréquences étaient inversées. Les résultats concernant les estimations de la distance parcourue n'ont pas révélés de différence entre ces deux conditions ce qui nous a entraîné à rejeter l'hypothèse 4 selon laquelle un point de vue oscillant augmenterait la sensation de mouvement propre de par sa nature biologique.

Globalement, les résultats de ces expériences montrent qu'un point de vue oscillant modifie la perception du mouvement propre et par conséquent l'estimation de la distance parcourue. Ces résultats sont probablement dus à l'augmentation des mouvements rétiniens engendrée par, entre autre, la fréquence d'oscillation du point de vue. Pour conclure, la simulation de points de vue oscillants semble améliorer la sensation de mouvement propre chez les sujets stationnaires lorsque la fréquence se situe dans une certaine gamme de fréquences, ce qui favorise la meilleure perception de la distance parcourue. Toutefois, au-delà d'une fréquence de 2 Hz les participants semblent sur-estimer la vitesse de leur propre mouvement ce qui pourrait expliquer pourquoi ils donnent leurs réponses plus tôt lors de la condition qui présentait la fréquence la plus élevée (4 Hz) par rapport à aux deux autres conditions (1 et 2 Hz) à travers lesquelles l'estimation de la distance parcourue est plus juste.

Perspectives. D'autres expériences restent à mener afin d'affiner les connaissances que nous avons à propos de ce phénomène. En effet, nous pouvons imaginer reproduire cette même tâche en contrôlant le regard des participants. Par exemple, en faisant apparaître dans l'environnement une cible distante et stationnaire par rapport à leur tête et en leur demandant de fixer cette cible afin que les flux rétinien et optique soient identiques. Cette situation expérimentale assurerait dans un premier temps que les sujets sont confrontés à la même quantité de flux rétinien au cours d'un essai et permettrait de mesurer plus facilement la quantité de flux rétinien à laquelle est soumis un participant à travers une condition de point de vue donnée. Toutefois il est possible d'imaginer que cette fixation détériore les estimations de la distance parcourue étant donné que cela empêcherait l'observateur de traquer visuellement la position mémorisée de la cible.

Perception multi-sensorielle du mouvement propre

Dans le quatrième chapitre de ce document la question s'est posée de savoir si l'avantage que pouvait constituer un point de vue oscillant pour la perception de la distance parcourue chez un observateur stationnaire perdurerait lorsque celui-ci était confronté à une tâche similaire mais cette fois-ci avec la présence d'informations proprioceptives et vestibulaires relatives à son déplacement locomoteur. Dans une première expérience (Expérimentation n°6 : Section 4.6) des sujets stationnaires étaient confrontés à deux conditions de simulations visuelles de mouvement vers l'avant : la première représentait une "pure" translation dans l'environnement visuel tandis que la seconde présentait des oscillations additionnelles propre à chacun des sujets (idiosyncratiques). Cette première expérience avait pour objectifs de tester si les effets d'un point de vue oscillant observés dans un dispositif immersif de grande échelle (CAVE) étaient conservés d'une part *via* l'utilisation d'un casque de réalité virtuelle (Oculus Rift) et d'autre part, lorsque la vitesse augmentait au cours de l'essai pour atteindre un palier (ce qui n'était pas le cas lors des expérimentations précédentes). Dans la seconde expérience de cette étude (Expérimentation n°7 : Section 4.7) les participants étaient confrontés aux mêmes conditions visuelles mais devaient, à la différence de la première, réaliser la tâche en marchant sur un tapis roulant dont la vitesse était asservie au défilement de l'environnement visuel.

Les principaux résultats de cette étude confirment d'une part l'avantage fourni par un point de vue oscillant dans la perception de la distance parcourue chez les sujets stationnaires et d'autre part, ils révèlent que lors de la marche sur tapis roulant l'absence des conséquences visuelles produites par les oscillations de la tête n'affectent pas l'estimation de la distance parcourue. Curieusement, ces résultats vont à l'encontre de recherches précédentes (Edwards & al., 2010). En effet des situations dans lesquelles seraient disponibles, de manière cohérente, des informations provenant de diverses entrées sensorielles à propos du mouvement propre devraient entraîner une plus importante sensibilité à une simulation de mouvement en profondeur (par opposition à des situations dans lesquelles ces informations seraient en conflit), or ce n'est pas ce qui a été observé à travers les résultats de cette étude.

Redondance des informations pendant la marche sur tapis. D'autres études ont toutefois montré que la présence d'informations biomécaniques à propos du mouvement propre réduirait la sensation de déplacement vers l'avant (Ash & Palmisano, 2012; Ash & al., 2013). En effet, un certain nombre d'études ayant confronté à un flux optique en expansion des participants assis (Li & al., 2009; Yeung & Li, 2013) ou marchant sur un tapis roulant (Durgin & al., 2005, 2007) ont relevé que la perception visuelle du mouvement des objets de l'environnement lors de situations multi-sensorielles redondantes se voit réduite. Ces résul-

tats sembleraient être en accord avec la théorie de l'inhibition proposée par Barlow (1990) qui affirme que : (i) il y a une atténuation de la saillance¹ du mouvement rétinien lors des événements durant lesquels les entrées multi-sensorielles constituent des informations redondantes ; (ii) les signaux redondants provenant de mouvements rétiniens sont atténués par les signaux non-visuels afin de minimiser leur saillance. Plus récemment, Durgin & al. (2009) (et également Souman & al., 2010) ont proposé que la réduction de la perception de la vitesse avait un rôle fonctionnel préservant la capacité des observateurs à discriminer les changements de vitesse lorsqu'ils sont entrain de marcher et voient un flux optique en expansion. De plus, de précédentes études sur la vection montrent que la vitesse d'une simulation visuelle (Brandt & al., 1973; Dichgans & Brandt, 1978) ainsi que la perception de la vitesse du mouvement propre (Palmisano, 2002; Apthorp & Palmisano, 2014) sont positivement corrélées à la vection. Ainsi, il est possible d'émettre l'hypothèse que les réductions rapportées de la perception visuelle de la simulation durant la marche sur tapis roulant puisse également affecter la perception du mouvement propre et par conséquent la perception de la distance parcourue.

Perspectives. Dans la lignée des études menées par Rieser & al. (1995) (ou encore par Prokop & al. (1997)), dans lesquelles il était question de mesurer les effets de diverses altérations des relations sensorielles sur les paramètres locomoteurs, il serait intéressant de confronter des participants à des simulations visuelles de leurs propre mouvement présentant des propriétés cohérentes ou non à une vitesse de marche qui leur serait imposée. Les oscillations visuelles étant des conséquences de l'acte locomoteur, la question se pose de savoir si en situation sensorielle conflictuelle les paramètres de l'oscillation visuelle ont une importance suffisante pour provoquer des changements concernant le patron locomoteur.

L'importance des informations dynamiques internes. Les résultats de cette étude montrent que lorsque des participants sont confrontés à une scène visuelle asservie au défilement du tapis roulant sur lequel ils marchent, l'absence de retours visuels quant aux oscillations de leur tête n'influence pas la perception des distances qu'ils parcourent dans un environnement virtuel. Dans cette expérience, l'avantage que peut représenter un point de vue oscillant chez un observateur stationnaire semble s'effacer en raison de la présence d'informations dynamiques internes. Ces résultats sont soutenus par des précédentes études (Campos & al., 2012, 2014) montrant le rôle dominant des indices internes dynamiques sur la flux visuel dans la perception de la distance parcourue. Les résultats actuels soutiennent que les informations proprioceptives contribuent de manière significative au processus d'intégration de trajet en

1. La mesure dans laquelle quelque chose se démarque par rapport aux autres choses présentes dans l'environnement.

l'absence de retours complet concernant les informations visuelles à propos du déplacement. Les résultats montrent également que cette absence d'oscillations dans le retour visuel ne détériore pas la perception de la distance parcourue comparativement à un retour visuel "complet". Toutefois, la disponibilité des informations internes semblerait augmenter la stabilité des réponses des participants tout au long de l'expérience. Afin d'investiguer le rôle des différents systèmes sensoriels impliqués dans la perception de la distance parcourue, les chercheurs ont fait preuve de beaucoup d'imagination dans la conception de tâches très variées questionnant la perception de la distance, de la vitesse, et de la direction de mouvements linéaires. Ils se sont, pour la plupart d'entre eux, intéressés à comparer des conditions dans lesquelles la quantité d'information est réduite à des conditions dans lesquelles la plupart des informations sensorielles sont disponibles. Ce qui est clair c'est qu'aucun système sensoriel seul semble être suffisant pour une perception juste du mouvement propre, mais plutôt, l'importance relative d'une modalité semble être dépendent à la tâche.

Perception continue du mouvement propre

Le principal objectif de cette 8^{ème} expérimentation (Chapitre 5, Section 5.3) a été d'accéder, grâce une méthode de pointage continu, à l'estimation courante de la distance parcourue lorsque des participants stationnaires étaient confrontés à une simulation visuelle de leur propre mouvement vers l'avant. Les participants devaient effectuer une tâche semblable à celles utilisées lors des expérimentations précédentes, et dans le même temps ils avaient pour consigne de pointer la position de la cible préalablement présente.

Cette étude montre dans un premier temps que la réalisation d'une tâche de pointage continu durant une simulation visuelle de mouvement n'affecte pas les réponses finales des participants. De plus, les résultats issus du pointage semblent fournir des informations supplémentaires quant à la perception visuelle du mouvement propre. Appuyés par de nombreux travaux (Denton, 1980; Schmidt & Tiffin, 1969), ces résultats semblent indiquer que les participants sur-estiment la vitesse de leur propre mouvement lors des premiers mètres de la simulation et ensuite sous-estiment cette vitesse. Toutefois cela reste à interpréter avec précaution étant donnée la non-linéarité de la difficulté de la tâche. En effet, il est possible que le comportement de pointage soit affecté par l'évolution de la difficulté du pointage : la difficulté étant plus élevée lorsque la cible à pointer se trouvait éloignée.

Perspectives. Il apparait clair que la tâche utilisée dans cette expérimentation ne permet pas de tirer de fortes conclusions quant à la perception continue de la distance parcourue par les participants. Toutefois le pointage semble être une des seules manières d'accéder à

ce percept. L'une des solutions qui permettrait que cette tâche soit moins difficile serait de positionner la cible non pas face à l'observateur mais sur un axe parallèle à son déplacement. Même si cette situation entraînerait d'autres contraintes elle permettrait de rendre la difficulté plus constante au cours de l'évaluation de la distance parcourue. Cette constance se verrait d'autant plus importante plus cet axe sera éloigné de l'axe de déplacement du participant.

Limites de l'expérimentation

La tâche : estimation de la distance parcourue

La tâche à laquelle étaient confrontés les participants au cours de ces 8 expérimentations était divisée en deux sous-tâches. La première consistait à estimer la distance initiale qui les séparait de la cible. La seconde, celle à laquelle nous nous sommes intéressés, demandait aux participants d'estimer, sur la seule base d'informations générées par leur propre mouvement (principalement le flux optique), la distance qu'ils parcouraient pour atteindre la position mémorisée d'une cible préalablement présente. Ces deux sous-tâches peuvent entraîner différents types d'erreur de la part des participants et par conséquent peuvent nous mener vers des interprétations différentes des résultats.

En effet ces expériences ne nous donnaient pas accès à la perception qu'avaient les participants de la distance qui les séparait de la cible, par conséquent nous ne savons pas si ils sur-estimaient, sous-estimaient, ou estimaient de manière juste la distance qui les éloignait de la cible. Toutefois, plusieurs études ont montré qu'en environnement réel les humains sous-estiment les distances égocentriques et que cette sous-estimation est d'autant plus importante en environnements virtuels (Loomis & Knapp (2003); Witmer & Kline (1998); Figure 6.13).

En partant donc de l'hypothèse selon laquelle la distance égocentrique serait sous-estimée (hypothèse la plus courante dans la littérature) et des résultats que nous avons obtenu dans nos expérimentations montrant une sur-estimation globale de la distance parcourue (la perception de la distance égocentrique n'étant pas discutée), trois hypothèses se révèlent concernant la perception de la distance parcourue (Figure 6.14) : (1) l'estimation de la distance parcourue est réalisée avec justesse ; (2) les participants sous-estiment la distance qu'ils parcourent ; (3) la distance parcourue est sur-estimée. En considérant ces trois hypothèses l'avantage du point de vue oscillant pour la perception de la distance parcourue est maintenu si l'on regarde la réponse non pas par rapport à la distance initiale perçue mais par rapport à la distance absolue de la cible. Par contre, si on s'intéresse à regarder les réponses données par rapport à la distance initiale perçue alors l'avantage d'un point de vue oscillant

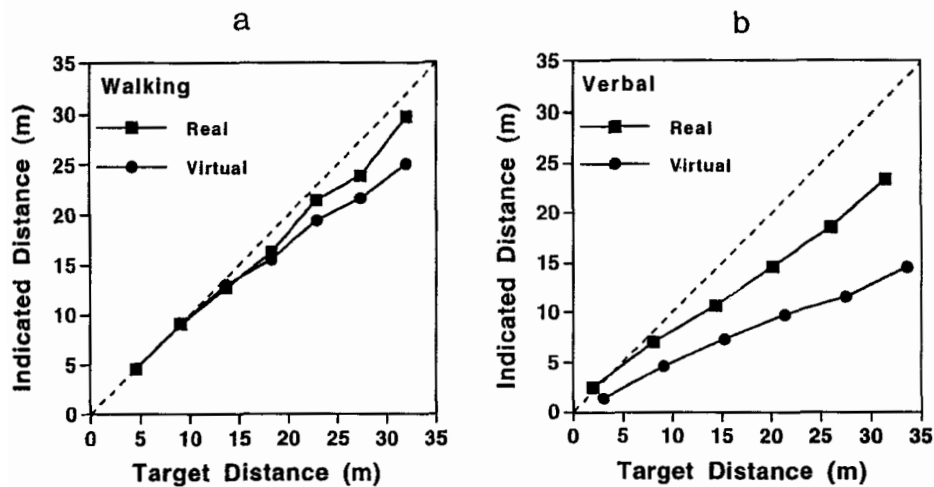


Figure 6.13 – a. Distance indiquée (putativement distance égocentrique perçue) mesurée *via* une tâche de marche visuellement dirigée en environnements réel et virtuel. La marche en environnement virtuel se déroulait sur tapis roulant. b. Distance indiquée (putativement distance égocentrique perçue) mesurée *via* une tâche de rapport verbal en environnements réel et virtuel. Adapté de Loomis & Knapp, 2003; Witmer & Kline, 1998

peut être remis en cause. En effet, si l'on considère l'hypothèse n°2 (Figure 6.14) un point de vue oscillant permettrait aux participants de donner des réponses plus juste par rapport aux distances initiales à la cible, par contre ces réponses s'éloigneraient de la distance initiale qu'ils perçoivent de la cible.

Bien qu'il soit intéressant de comprendre les mécanismes impliqués dans la perception de la distance égocentrique et de la distance parcourue, les expériences menées dans le cadre de cette thèse ne nous permettent pas de tirer de conclusions définitives quant à ces sujets d'études. Toutefois, à travers les diverses conditions que nous avons testées, les distances initiales étaient perçues de la même manière (même si nous y avons pas accès à travers ce paradigme expérimental) indépendamment du type de flux auquel les participants allaient être confrontés pour estimer la distance parcourue. Ceci nous permet de conclure sur le fait que le type de flux, avec ou sans oscillations, joue un rôle majeur dans la perception du mouvement propre.

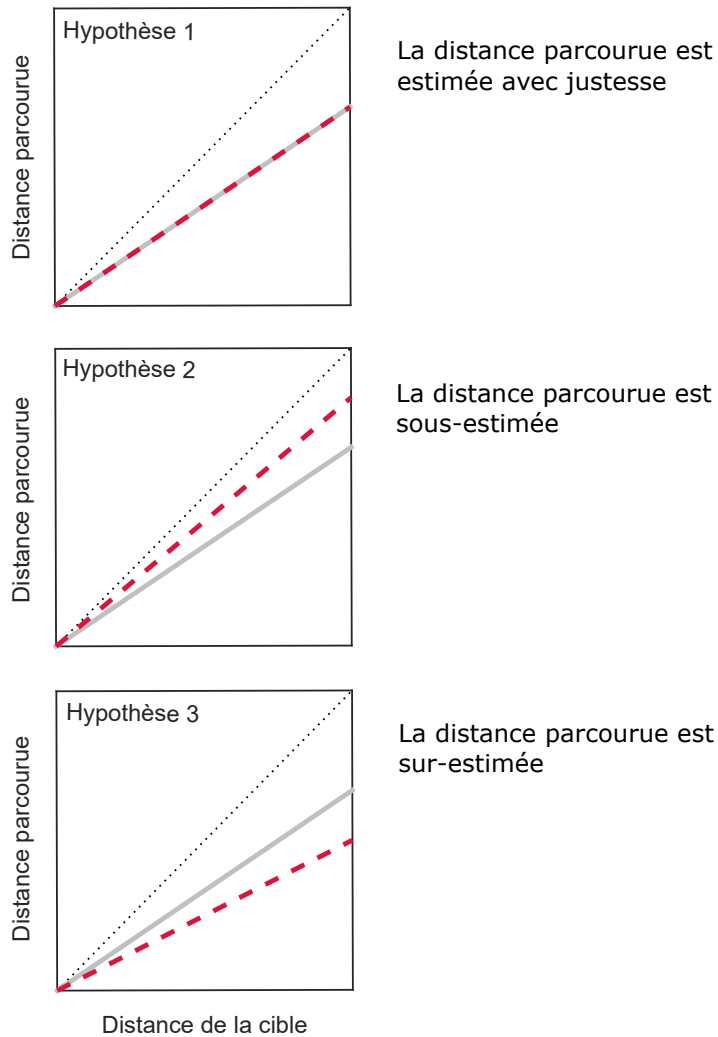


Figure 6.14 – Les trois hypothèses concernant la perception de la distance parcourue en considérant la sous-estimation de la distance initiale de la cible. Les lignes grises représentent l'estimation de la distance initiale (sous-estimées) et les lignes rouges en traits-tillés représentent les réponses hypothétiques pouvant mener les participants à donner leurs réponses avant d'avoir atteint la position mémorisée de la cible.

Simulation visuelle du mouvement : les informations proprioceptive et vestibulaire

Lorsque le mouvement propre est simulé visuellement en l'absence d'informations proprioceptives et vestibulaires cela peut perturber le processus d'intégration des informations visuelles. D'une part, lors de nos propres déplacements locomoteurs les relations entre ces informations sont la plupart du temps inter-dépendantes (causales). Il est alors possible que leur dissociation perturbe le processus d'intégration uni-modal. D'autre part, les systèmes proprioceptif et vestibulaire ne peuvent pas être "coupés", par conséquent ils nous informent continuellement sur notre propre mouvement indépendamment du fait que cette information indique un déplacement dans l'espace ou une position stationnaire. Par conséquent, lorsqu'est fourni au système visuel une information convaincante de mouvement, à la fois les muscles, les articulations, et l'oreille interne n'ont pas obligatoirement accès à cette évaluation.

Simulation multi-sensorielle du mouvement : l'information vestibulaire

Lors de l'expérience présentée dans le Chapitre 4, les sujets confrontés à une tâche d'estimation de la distance parcourue sur tapis roulant avaient accès aux informations visuelles correspondant à la vitesse à laquelle ils marchaient. Ces informations visuelles étaient corrélées aux informations proprioceptives outre les différences de patrons locomoteurs observées entre la marche sur tapis roulant et la marche réelle. Toutefois, seule une partie des informations vestibulaires était disponible. En effet, la simulation de leurs déplacements fournissait des informations vestibulaires relatives aux mouvements de leur tête (bob, sway, et lunge), par contre aucune information vestibulaire concernant leur propre mouvement vers l'avant n'était disponible étant donné leur stationnarité par rapport au référentiel terrestre. Les participants étaient donc confrontés à une simulation de leur propre déplacement locomoteur vers l'avant mais leur système vestibulaire leur indiquait une stationnarité. Or, comme l'ont montré [Butler & al. \(2010\)](#) ou encore [Harris & al. \(2000\)](#), ce manque d'information vestibulaire quant à leur propre déplacement semblerait avoir un impact sur la perception du mouvement propre. En effet, ces auteurs ont démontré une pondération plus élevée de l'information vestibulaire par rapport au flux optique lors de tâches d'estimation de direction de mouvement ([Butler & al., 2010](#)) et de la distance parcourue ([Harris & al., 2000](#)).

Même si de nombreux résultats actuels soutiennent l'affirmation selon laquelle le flux optique, les informations proprioceptives et les copies efférentes contribuent de manière significative au traitement spatial en l'absence d'entrées vestibulaires pour le mouvement propre vers l'avant, il est important de considérer le fait que la simulation de déplacement

n'est pas "complète" du point de vue sensoriel et donc pourrait avoir des conséquences concernant l'estimation de nombreux paramètres (e.g., la distance parcourue, la vitesse, la direction, ...).

Les autres paramètres limitants

Vergence et accommodation : la distance à l'écran

Dans des conditions d'observations normales, l'accommodation et les mouvements oculaires de vergence varient de façon synchrone et dépendent de la distance de l'objet fixé. En revanche, dans les systèmes de réalité virtuelle les yeux doivent maintenir l'accommodation sur un écran fixe malgré la présence d'images disparates nécessitant des mouvements de vergence des yeux dans la scène virtuelle (Wann & al., 1995). Les images projetées générées par un ordinateur ne présentent pas d'indices concernant le flou présent lors de la vision naturelle. Les caractéristiques focales de l'affichage semblent donc plus proches de celles d'une représentation picturale. Même si la distance peut également être perçue grâce à disparité binoculaire, Foley (1980) a montré que ces deux informations sont utilisées dans la perception de la distance. Ces résultats ont récemment été confirmés par Bruder & al. (2016) via une tâche de pointage triangulée dans laquelle il était demandé aux participants, après avoir observé une cible, d'effectuer deux pas sur le côté pour ensuite pointer la position mémorisée de la cible. La distance de la cible variait de 1 à 9 m comme la distance des observateurs à l'écran frontal. Les résultats montrent que la perception de la distance varie à la fois en fonction de la distance de cible mais surtout en fonction de l'éloignement de l'observateur par rapport à l'écran. Les auteurs de cette étude font l'hypothèse que les erreurs observées sont dues à la discordance des informations relatives à la vergence et à l'accommodation. L'éloignement de l'écran permettrait d'atténuer cette non-cohérence.

Ces résultats ne remettent pas en cause les différences que nous avons observées entre nos conditions de points de vue oscillant. Par contre ils pourraient en partie expliquer les erreurs concernant la perception de la distance égocentrique et par conséquent modifier la perception de la distance parcourue.

Limites de la modélisation

Un modèle mathématique représente un outil permettant de simuler et de comparer directement des hypothèses avec des résultats expérimentaux. En plus de cela, il peut permettre à partir de prédictions de réfléchir et de développer des protocoles adaptés aux hypothèses défendues. Malgré tout, le lien qui peut être fait entre un modèle qui génère des comportements cohérents avec l'expérimentation et la mise en évidence de l'existence d'un processus présent chez l'Homme est un raccourci dangereux. En plus de cela, la convergence entre

modèle et données expérimentales ne signifie pas qu'il n'existe aucun autre modèle, sans doute complètement différent, qui ne partage lui aussi certaines caractéristiques/propriétés observées au niveau des comportements exprimés par les individus pendant l'expérimentation dans un contexte ou un paradigme donné (Goulard, 2017).

Le modèle utilisé tout du long de cette thèse (*the leaky integrator model*; Lappe & al., 2007) est construit en se basant sur les patrons cycliques fondamentaux des déplacements locomoteurs chez l'animal. Il considère que la mise à jour spatiale est un processus itératif (Etienne & Jeffery, 2004; Philbeck & Loomis, 2012) issu du patron locomoteur de l'animal. Toutefois, la nature exacte de la mise à jour spatiale itérative reste encore discutée car les corrélations ne sont pas toujours établies entre les caractéristiques spatio-temporelles de l'acte moteur et l'intégration des informations sensorielles. Ce modèle permet donc, non pas de tirer de fortes conclusions quant aux comportements des participants, mais se positionne plutôt comme un support fournissant des explications complémentaires aux mesures expérimentales permettant de discuter des résultats de manière plus approfondie. Ce modèle fournit deux indicateurs supplémentaires à nos résultats : (1) une erreur d'estimation de la distance restante entre l'observateur à la cible, dénommé le gain (représentant un total cumulé soustractif) ; (2) une erreur de l'intégrateur résultant en une décroissance continue de la distance restante à la cible, dénommé le taux de fuite.

Actuellement, toutes les études y faisant référence utilisent des tâches qui ne permettent pas d'examiner clairement les erreurs perceptuelles relatives à la mise à jour itérative. En effet, les valeurs du modèle sont dans toutes ces expériences calculées par rapport à l'état initial et à la réponse finale du chemin parcourue. Or jamais il n'est question de mesurer ce qu'il se passe pendant l'estimation de la distance parcourue. L'introduction d'une tâche de pointage continu lors de l'estimation de la distance parcourue semble être un paradigme expérimental permettant un examen plus précis du modèle de Lappe & al. (2007). En accord avec ce modèle, les sujets ayant participé à nos études montrent une sur-estimation de la distance parcourue lors de la simulation visuelle (et proprioceptive pour l'expérimentation n°7) de leur propre mouvement en direction d'une cible préalablement présente. Lappe & al. (2007) attribuent ces résultats à une sous-estimation de la distance de la cible ainsi qu'à sa décroissance continue au cours de la tâche. Ces résultats ont été déterminés en ajustant le modèle aux patterns d'estimations finales collectés à travers diverses conditions de distances initiales de la cible. Cependant, l'utilisation de ce type de procédé limite la capacité du modèle à être très informatif sur la façon dont l'estimation de la distance est dégradée au cours de la distance parcourue. En utilisant des réponses fournies par une tâche de pointage continues, le modèle peut être plus informatif sur la façon dont les erreurs perceptives s'accumulent au

cours du déplacement. Un des objectifs de de cette thèse était donc de tenter de comprendre si et/ou comment le processus itératif de la mise à jour spatiale basé sur le flux optique est liée au patron locomoteur (voir Chapitre 5).

Outre les résultats présentés dans l'expérimentation n°8, le cycle de pas semblerait être un candidat idéal représentant ces itérations pendant la marche, puisque la longueur et la fréquence de pas représentent les caractéristiques de marche les moins variables (Durgin & al., 2009), pouvant être efficacement régulées en phase d'approche lors de tâches de marche vers une cible (Laurent & Thomson, 1988; Lee & al., 1982), et recevant une pondération sensorielle relativement élevée dans les tâches d'estimation de la distance (Campos & al., 2012, 2014).

Les différentes études présentées dans ce document se sont intéressées en la compréhension des processus impliqués dans la perception visuelle du mouvement propre. Plus particulièrement, ces travaux se sont concentrés sur l'avantage que peut présenter un point de vue oscillant, pouvant représenter les conséquences visuelles d'un patron locomoteur, dans la perception de la distance parcourue. De ce point de vue, nous avons ici travaillé avec des sujets stationnaires, maximisant le rôle potentiel du flux optique et montrant que le mouvement rétinien joue sur l'estimation de la distance parcourue. Les liens entre les mouvements rétiens et le patron locomoteur restent encore largement à préciser. Les technologies actuelles de réalité virtuelle permettent d'étudier le rôle l'environnement visuel lors de la locomotion réelle. Ceci serait une évolution logique à apporter à nos travaux, permettant en particulier d'étudier les effets de décorrélations entre les informations visuelles et autres informations dynamiques internes.

Bibliographie

Andersen, G.J. (1986). Perception of self-motion : Psychophysical and computational approaches. *Psychological Bulletin* **99** : 52–65. doi :10.1037/0033-2909.99.1.52.

Andersen, G.J. and Braunstein, M.L. (1985). Induced self-motion in central vision. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **11** : 122–132. doi :10.1037/0096-1523.11.2.122.

Angelaki, D.E. and Cullen, K.E. (2008). Vestibular System : The Many Facets of a Multimodal Sense. *Annual Review of Neuroscience* **31** : 125–150. doi :10.1146/annurev.neuro.31.060407.125555.

Angelaki, D.E. and Hess, B.J. (2001). Direction of heading and vestibular control of binocular eye movements. *Vision Research* **41** : 3215–3228. doi :10.1016/S0042-6989(00)00304-7.

Apthorp, D. and Palmisano, S. (2014). The role of perceived speed in vection : Does perceived speed modulate the jitter and oscillation advantages? *PLoS ONE* **9** : 24–26. doi : 10.1371/journal.pone.0092260.

Ash, A.E. and Palmisano, S. (2012). Vection during conflicting multisensory information about the axis, magnitude, and direction of self-motion. *Perception* **41** : 253–267. doi : 10.1068/p7129.

Ash, A.E., Palmisano, S., Apthorp, D. and Allison, R.S. (2013). Vection in depth during treadmill walking. *Perception* **42** : 562–576. doi :10.1068/p7449.

Authié, C.N. (2011). *Contrôle visuel du déplacement en trajectoire courbe : approche sensorimotrice du rôle structurant du flux optique*. Ph.D. thesis, Université de la Méditerranée - Aix-Marseille II.

-
- Banks, M.S., Ehrlich, S.M., Backus, B.T. and Crowell, J.A.** (1996). Estimating heading during real and simulated eye movements. *Vision Research* **36** : 431–443. doi :10.1016/0042-6989(95)00122-0.
- Banton, T., Stefanucci, J., Durgin, F.H., Fass, A. and Proffitt, D.** (2005). The Perception of Walking Speed in a Virtual Environment. *Presence* **14** : 394–406. doi : 10.1162/105474605774785262.
- Barlow, H.** (1990). A theory about the functional role and synaptic mechanism of visual after-effects. *Vision : Coding and efficiency* pp. 363–375.
- Benson, A.** (1982). The vestibular sensory system. *The senses* pp. 333–368.
- Benson, A.** (1990). Sensory functions and limitations of the vestibular system. In : *Perception and control of self-motion* (R. Warren & A. Wertheim, eds), chap. 8, pp. 145–168. Hillsdale, NJ : Erlbaum.
- Benson, A., Hutt, E. and Brown, S.** (1989). Thresholds for the perception of whole body angular movement about a vertical axis. *Aviation, space, and environmental medicine* .
- Berthoz, A., Israël, I., Georges-François, P., Grasso, R. and Tsuzuku, T.** (1995). Spatial memory of body linear displacement : what is being stored? *Science* **269** : 95.
- Bertin, R.J.V. and Berthoz, A.** (2004). Visuo-vestibular interaction in the reconstruction of travelled trajectories. *Experimental Brain Research* **154** : 11–21. doi :10.1007/s00221-003-1524-3.
- Blauert, J.** (1997). *Spatial hearing : the psychophysics of human sound localization*. MIT Press.
- Bonato, F., Bubka, A., Palmisano, S., Phillip, D. and Moreno, G.** (2008). Vection Change Exacerbates Simulator Sickness in Virtual Environments. *Presence : Teleoperators and Virtual Environments* **17** : 283–292. doi :10.1162/pres.17.3.283.
- Bossard, M., Goulon, C. and Mestre, D.R.** (2016). Viewpoint oscillation improves the perception of distance travelled based on optic flow. *Journal of Vision* **16** : 4. doi : 10.1167/16.15.4.
- Bossard, M. and Mestre, D.R.** (2018). The relative contributions of various viewpoint oscillation frequencies to the perception of distance traveled. *Journal of Vision* **18** : 1–18.
- Brandt, T., Bartenstein, P., Janek, A. and Dieterich, M.** (1998). Reciprocal inhibitory visual-vestibular interaction. Visual motion stimulation deactivates the parieto-insular vestibular cortex. *Brain* **121** : 1749–1758. doi :10.1093/brain/121.9.1749.

- Brandt, T., Dichgans, J. and Koenig, E.** (1973). Differential effects of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception. *Experimental Brain Research* **16** : 476–491. doi :10.1007/BF00234474.
- Bremmer, F. and Lappe, M.** (1999). The use of optical velocities for distance discrimination and reproduction during visually simulated self motion. *Experimental Brain Research* **127** : 33–42. doi :10.1007/s002210050771.
- Bridgeman, B. and Stark, L.** (1991). Ocular proprioception and efference copy in registering visual direction. *Vision Research* **31** : 1903–1913. doi :10.1016/0042-6989(91)90185-8.
- Bruder, G., Argelaguet Sanz, F., Olivier, A.h. and Lécuyer, A.** (2016). Distance Estimation in Large Immersive Projection Systems , Revisited. *Virtual Reality* pp. 27–32.
- Bubka, A. and Bonato, F.** (2010). Natural visual-field features enhancevection. *Perception* **39** : 627–635. doi :10.1068/p6315.
- Butler, J.S., Smith, S.T., Campos, J.L. and Bühlhoff, H.H.** (2010). Bayesian integration of visual and vestibular signals for heading. *Journal of vision* **10** : 23. doi :10.1167/10.11.23.
- Campos, J.L., Butler, J.S. and Bühlhoff, H.H.** (2012). Multisensory integration in the estimation of walked distances. *Experimental Brain Research* **218** : 551–565. doi : 10.1007/s00221-012-3048-1.
- Campos, J.L., Butler, J.S. and Bühlhoff, H.H.** (2014). Contributions of visual and proprioceptive information to travelled distance estimation during changing sensory congruencies. *Experimental Brain Research* **232** : 3277–3289. doi :10.1007/s00221-014-4011-0.
- Campos, J.L., Butler, J.S., Mohler, B.J. and Bühlhoff, H.H.** (2007). The contributions of visual flow and locomotor cues to walked distance estimation in a virtual environment. *Proceedings of the 4th symposium on Applied perception in graphics and visualization - APGV '07* **1** : 146. doi :10.1145/1272582.1272623.
- Campos, J.L., Byrne, P. and Sun, H.J.** (2010). The brain weights body-based cues higher than vision when estimating walked distances. *European Journal of Neuroscience* **31** : 1889–1898. doi :10.1111/j.1460-9568.2010.07212.x.
- Campos, J.L., Siegle, J.H., Mohler, B.J., Bühlhoff, H.H. and Loomis, J.M.** (2009). Imagined self-motion differs from perceived self-motion : Evidence from a novel continuous pointing method. *PLoS ONE* **4**. doi :10.1371/journal.pone.0007793.
- Cappozzo, A.** (1981). Analysis of the linear displacements of the head and trunk during walking at different speeds. *Journal of Biomechanics* **14** : 411–425.

-
- Cheung, A., Zhang, S., Stricker, C. and Srinivasan, M.V.** (2007). Animal navigation : the difficulty of moving in a straight line. *Biological Cybernetics* **97** : 47–61. doi :10.1007/s00422-007-0158-0.
- Chrastil, E.R. and Warren, W.H.** (2012). Active and passive contributions to spatial learning. *Psychonomic bulletin & review* **19** : 1–23. doi :10.3758/s13423-011-0182-x.
- Chrastil, E.R. and Warren, W.H.** (2014). Does the human odometer use an extrinsic or intrinsic metric? *Attention, Perception & Psychophysics* **76** : 230–46. doi :10.3758/s13414-013-0549-3.
- Crowell, J.A. and Banks, M.S.** (1993). Perceiving heading with different retinal regions and types of optic flow. *Perception & Psychophysics* **53** : 325–337.
- Crowell, J.A., Royden, C.S., Banks, M.S., Swenson, K.H. and Sekuler, A.B.** (1990). Optic flow and heading judgements. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **31** : 522.
- Cruz-Neira, C., Sandin, D. and DeFanti, T.** (1993). Surround-screen projection-based virtual reality : the design and implementation of the CAVE. . . . *of the 20Th Annual Conference on* . . . pp. 135–142. doi :10.1145/166117.166134.
- Cutting, J.E. and Millard, R.T.** (1984). Three Gradients and the Perception of Flat and Curved Surfaces. *Journal of Experimental Psychology : General Copyright* **113** : 198–216.
- Cutting, J.E., Springer, K. and . . . , P.B.** (1992). Wayfinding on foot from information in retinal, not optical, flow. *Journal of Experimental* .
- Cutting, J.E. and Vishton, P.M.** (1995). Perceiving layout and knowing distances : The integration , relative potency , and contextual use of different information about depth **5** : 1–37.
- Denton, G.G.** (1980). The Influence of Visual Pattern on Perceived Speed. *Perception* **9** : 393–402. doi :10.1068/p090393.
- Dichgans, J. and Brandt, T.** (1978). Visual-Vestibular Interaction : Effects on Self-Motion Perception and Postural Control. *Perception* pp. 755–804. doi :10.1007/978-3-642-46354-9_25.
- Diener, H., Dichgans, J., Bruzek, W. and Selinka, H.** (1982). Stabilization of human posture during induced oscillations of the body. *Experimental Brain Research* **45-45** : 126–132. doi : 10.1007/BF00235771.

- DiZio, P.A. and Lackner, J.R.** (2002). Proprioceptive adaptation and aftereffects. In : *Handbook of Virtual Environments : Design, Implementation, and Applications* (K. Stanney, ed), mahwah, nj edn, pp. 751–771.
- Dodge, R.** (1923). Thresholds of Rotation. *Journal of Experimental Psychology* **6** : 107–137. doi :10.1037/h0076105.
- Durgin, F.H.** (2009). When Walking Makes Perception Better. *Current Directions in Psychological Science* **18** : 43–47. doi :10.1111/j.1467-8721.2009.01603.x.
- Durgin, F.H., Akagi, M., Gallistel, C.R. and Haiken, W.** (2009). The precision of locomotor odometry in humans. *Experimental Brain Research* **193** : 429–436. doi : 10.1007/s00221-008-1640-1.
- Durgin, F.H., Gigone, K. and Scott, R.** (2005). Perception of Visual Speed While Moving. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **31** : 339–353. doi : 10.1037/0096-1523.31.2.339.
- Durgin, F.H., Reed, C. and Tigue, C.** (2007). Step frequency and perceived self-motion. *ACM Transactions on Applied Perception* **4** : 5–es. doi :10.1145/1227134.1227139.
- Edwards, M., O'mahony, S., Ibbotson, M.R. and Kohlhagen, S.** (2010). Vestibular stimulation affects optic-flow sensitivity. *Perception* **39** : 1303–1310. doi :10.1068/p6653.
- Ellard, C.G. and Shaughnessy, S.C.** (2003). A Comparison of Visual and Nonvisual Sensory Inputs to Walked Distance in a Blind-Walking Task. *Perception* **32** : 567–578. doi :10.1068/p5041.
- Elliott, D.** (1986). Continuous visual information may be important after all : A failure to replicate Thomson (1983). *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **12** : 388–391.
- Esch, H.E. and Burns, J.** (1996). Distance estimation by foraging honeybees. *Journal of Experimental Biology* **199**.
- Esch, H.E. and Burns, J.E.** (1995). Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften* **82** : 38–40. doi :10.1007/s001140050138.
- Esch, H.E., Zhang, S., Srinivasan, M.V. and Tautz, J.** (2001). Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature* **411** : 581–583. doi :10.1038/35079072.
- Etienne, A.S. and Jeffery, K.J.** (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus* **14** : 180–192. doi :10.1002/hipo.10173.

-
- Foley, J.M.** (1980). Binocular distance perception. *Psychological Review* **87** : 411–434. doi : 10.1037/0033-295X.87.5.411.
- Forssberg, H. and Hirschfeld, H.** (1994). Postural adjustments in sitting humans following external perturbations : muscle activity and kinematics. *Experimental Brain Research* **97** : 515–527. doi :10.1007/BF00241545.
- Frenz, H., Bremmer, F. and Lappe, M.** (2003). Discrimination of travel distances from 'situated' optic flow. *Vision Research* **43** : 2173–2183. doi :10.1016/S0042-6989(03)00337-7.
- Frenz, H. and Lappe, M.** (2005). Absolute travel distance from optic flow. *Vision Research* **45** : 1679–1692. doi :10.1016/j.visres.2004.12.019.
- Frenz, H., Lappe, M., Kolesnik, M. and Bührmann, T.** (2007). Estimation of travel distance from visual motion in virtual environments. *ACM Transactions on Applied Perception* **4** : 3. doi :10.1145/1227134.1227137.
- Frissen, I., Campos, J.L., Souman, J.L. and Ernst, M.O.** (2011). Integration of vestibular and proprioceptive signals for spatial updating. *Experimental Brain Research* **212** : 163–176. doi :10.1007/s00221-011-2717-9.
- Fukushima, S.S., Loomis, J.M. and da Silva, J.A.** (1997). Visual perception of egocentric distance as assessed by triangulation. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance* **23** : 86–100.
- Gauthier, G.M., Nommay, D. and Vercher, J.L.** (1990). The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science* **249** : 58–62.
- Giannopulu, I. and Lepecq, J.C.** (1998). Linear-Vection Chronometry along Spinal and Sagittal Axes in Erect Man. *Perception* **27** : 363–372. doi :10.1068/p270363.
- Gibson, J.J.** (1950). *The perception of the visual world*. Boston, Houghton Mifflin.
- Gibson, J.J.** (1966). *The senses considered as perceptual systems*. Oxford, England : Houghton Mifflin.
- Gibson, J.J.** (1979). *The ecological approach to visual perception*. Boston, Houghton Mifflin.
- Gibson, J.J., Olum, P. and Rosenblatt, F.** (1955). Parallax and Perspective during Aircraft Landings. *The American Journal of Psychology* **68** : 372. doi :10.2307/1418521.
- Goldstein, E.B.** (2007). *Sensation and Perception*. Brooks Cole Publishing, New York.
- Goulard, R.** (2017). *Stabilisation visuo-inertielle chez la mouche : à la recherche de la verticalité*. Ph.D. thesis, Aix-Marseille Université.

- Grossman, G., Leigh, R., Abel, L., Lanska, D. and Thurston, S.** (1988). Frequency and velocity of rotational head perturbations during locomotion. *Experimental Brain Research* **70** : 470–476. doi :10.1007/BF00247595.
- Grossman, G., Leigh, R., Bruce, E.N., Huebner, W.P. and Lanska, D.** (1989). Performance of the human vestibuloocular reflex during locomotion. *Journal of neurophysiology* **62** : 264–72. doi :10.1152/jn.1989.62.1.264.
- Grüsser, O.J., Pause, M. and Schreier, U.** (1990). Localization and responses of neurones in the parieto-insular vestibular cortex of awake monkeys (*Macaca fascicularis*). *The Journal of Physiology* **430** : 537–557. doi :10.1113/jphysiol.1990.sp018306.
- Guedry, F.E.** (1974). Psychophysics of Vestibular Sensation. pp. 3–154. Springer, Berlin, Heidelberg. doi :10.1007/978-3-642-65920-1_1.
- Harris, L.R.** (2009). Visual–vestibular interactions. *The International Encyclopedia of Neuroscience* **10** : 381–387.
- Harris, L.R., Herpers, R., Jenkin, M.R., Allison, R.S., Jenkin, H.L., Kapralos, B., Scherfgen, D. and Felsner, S.** (2012). The relative contributions of radial and laminar optic flow to the perception of linear self-motion. *Journal of Vision* **12** : 7–7. doi :10.1167/12.10.7.
- Harris, L.R., Jenkin, M.R., Zikovitz, D., Redlick, F.P., Jaekl, P., Jasiobedzka, U.T., Jenkin, H.L. and Allison, R.S.** (2002). Simulating Self-Motion I : Cues for the Perception of Motion. *Virtual Reality* **6** : 75–85. doi :10.1007/s100550200008.
- Harris, L.R., Jenkin, M.R. and Zikovitz, D.C.** (2000). Visual and non-visual cues in the perception of linear self motion. *Experimental Brain Research* **135** : 12–21. doi :10.1007/s002210000504.
- Hennebert, P.E.** (1960). Nystagmus Audiocinétiq. *Acta Oto-Laryngologica* **51** : 412–415. doi :10.3109/00016486009124512.
- Hirasaki, E., Moore, S.T., Raphan, T. and Cohen, B.** (1999). Effects of walking velocity on vertical head and body movements during locomotion. *Experimental Brain Research* **127** : 117–130. doi :10.1007/s002210050781.
- Hoc, J.** (1983). *L'analyse planifiée des données en psychologie*. Presse universitaire de France.
- Hooge, I.T.C., Beintema, J.A. and van den Berg, A.** (1999). Visual search of heading direction. *Experimental Brain Research* **129** : 0615–0628. doi :10.1007/s002210050931.
- Howard, I.** (1986). The perception of posture, self motion, and the visual vertical. *Handbook of Perception and Human Performance* pp. 18.1–18.61.

-
- Howard, I.P. and Howard, A.** (1994). Vection : The Contributions of Absolute and Relative Visual Motion. *Perception* **23** : 745–751. doi :10.1068/p230745.
- Imai, T., Moore, S.T., Raphan, T. and Cohen, B.** (2001). Interaction of the body, head, and eyes during walking and turning. *Experimental Brain Research* **136** : 1–18. doi : 10.1007/s002210000533.
- Interrante, V., Ries, B., Lindquist, J. and Anderson, L.** (2008). Elucidating factors that can facilitate veridical spatial perception in immersive virtual environments. *Proceedings - IEEE Virtual Reality* **17** : 11–18. doi :10.1109/VR.2007.352458.
- Israël, I. and Berthoz, A.** (1989). Contribution of the otoliths to the calculation of linear displacement. *Journal of Neurophysiology* **62** : 247–263. doi :10.1152/jn.1989.62.1.247.
- Ittelson, W.** (1960). Visual space perception. .
- Johansson, G.** (1964). Perception of motion and changing form : A study of visual perception from continuous transformations of a solid angle of light at the eye. *Scandinavian Journal of Psychology* **5** : 181–208. doi :10.1111/j.1467-9450.1964.tb01425.x.
- Johnston, I.R., White, G.R. and Cumming, R.W.** (1973). The Role of Optical Expansion Patterns in Locomotor Control. *The American Journal of Psychology* **86** : 311. doi :10.2307/1421439.
- Jones, G.M. and Young, L.R.** (1978). Subjective Detection Of Vertical Acceleration : A Velocity-Dependent Response? *Acta Oto-Laryngologica* **85** : 45–53. doi :10.3109/00016487809121422.
- Julesz, B.** (1960). Binocular Depth Perception of Computer-Generated Patterns. *Bell System Technical Journal* **39** : 1125–1162. doi :10.1002/j.1538-7305.1960.tb03954.x.
- Kapralos, B., Zikovitz, D., Jenkin, M.R. and Harris, L.R.** (2004). Auditory Cues in the Perception of Self Motion.
- Kearns, M.J., Warren, W.H., Duchon, A.P. and Tarr, M.J.** (2002). Path integration from optic flow and body senses in a homing task. *Perception* **31** : 349–374. doi :10.1068/p3311.
- Kim, J., Chung, C.Y.L., Nakamura, S., Palmisano, S. and Khuu, S.K.** (2015). The Oculus Rift : A cost-effective tool for studying visual-vestibular interactions in self-motion perception. *Frontiers in Psychology* **6** : 1–7. doi :10.3389/fpsyg.2015.00248.
- Kim, J. and Khuu, S.K.** (2014). A new spin on vection in depth. *Journal of vision* **14** : 1–10. doi :10.1167/14.5.5.doi.

- Kim, J. and Palmisano, S.** (2008). Effects of active and passive viewpoint jitter on vection in depth. *Brain Research Bulletin* **77** : 335–342. doi :10.1016/j.brainresbull.2008.09.011.
- Kim, J. and Palmisano, S.** (2010a). Eccentric gaze dynamics enhance vection in depth. *Journal of vision* **10** : 7. doi :10.1167/10.12.7.
- Kim, J. and Palmisano, S.** (2010b). Visually mediated eye movements regulate the capture of optic flow in self-motion perception pp. 355–361. doi :10.1007/s00221-009-2137-2.
- Kim, J., Palmisano, S. and Bonato, F.** (2012). Simulated angular head oscillation enhances vection in depth. *Perception* **41** : 402–414. doi :10.1068/p6919.
- Kitazaki, M. and Hashimoto, T.** (2006). Effects of perspective jitter on vection and visual control of posture are dissociated. *Journal of Vision* **6** : 149–149. doi :10.1167/6.6.149.
- Kitazaki, M. and Sato, T.** (2003). Attentional Modulation of Self-Motion Perception. *Perception* **32** : 475–484. doi :10.1068/p5037.
- Klatzky, R.L., Loomis, J.M., Beall, A.C., Chance, S.S. and Golledge, R.G.** (1998). Spatial Updating of Self-Position and Orientation During Real, Imagined, and Virtual Locomotion. *Psychological Science* **9** : 293–298. doi :10.1111/1467-9280.00058.
- Knapp, J.M. and Loomis, J.M.** (2004). Limited Field of View of Head-Mounted Displays Is Not the Cause of Distance Underestimation in Virtual Environments. *Presence : Teleoperators and Virtual Environments* **13** : 572–577. doi :10.1162/1054746042545238.
- Kokkinara, E., Kilteni, K., Blom, K.J. and Slater, M.** (2016). First Person Perspective of Seated Participants Over a Walking Virtual Body Leads to Illusory Agency Over the Walking. *Scientific Reports* **6** : 28879. doi :10.1038/srep28879.
- Lackner, J.R.** (1977). Induction of illusory self-rotation and nystagmus by a rotating sound-field. *Aviation, Space, and Environmental Medicine* **48** : 128–131.
- Lackner, J.R.** (1981). Some Aspects of Sensory-Motor Control and Adaptation in Man. In : *Intersensory Perception and Sensory Integration*, pp. 143–173. Springer US, Boston, MA. doi :10.1007/978-1-4615-9197-9_5.
- Lackner, J.R. and DiZio, P.A.** (2000). Aspects of body self-calibration. *Trends in Cognitive Sciences* **4** : 279–288. doi :10.1016/S1364-6613(00)01493-5.
- Lackner, J.R. and DiZio, P.A.** (2005). Vestibular, Proprioceptive, and Haptic Contributions to Spatial Orientation. *Annual Review of Psychology* **56** : 115–147. doi :10.1146/annurev.psych.55.090902.142023.

-
- Lappe, M., Bremmer, F. and Van Den Berg, A.V.** (1999). Perception of self-motion from visual flow. *Trends in Cognitive Sciences* **3** : 329–336. doi :10.1016/S1364-6613(99)01364-9.
- Lappe, M. and Frenz, H.** (2009). Visual estimation of travel distance during walking. *Experimental Brain Research* **199** : 369–375. doi :10.1007/s00221-009-1890-6.
- Lappe, M. and Hoffmann, K.P.** (2000). Optic flow and eye movements. *International review of neurobiology* **44** : 29–47.
- Lappe, M., Jenkin, M.R. and Harris, L.R.** (2007). Travel distance estimation from visual motion by leaky path integration. *Experimental Brain Research* **180** : 35–48. doi :10.1007/s00221-006-0835-6.
- Lappe, M., Stiels, M., Frenz, H. and Loomis, J.M.** (2011). Keeping track of the distance from home by leaky integration along veering paths. *Experimental Brain Research* **212** : 81–89. doi :10.1007/s00221-011-2696-x.
- Larish, J.F. and Flach, J.M.** (1990). Sources of optical information useful for perception of speed of rectilinear self-motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **16** : 295–302. doi : 10.1037/0096-1523.16.2.295.
- Larsson, P., Västfjäll, D. and Kleiner, M.** (2004). Perception of Self-motion and Presence in Auditory Virtual Environments. In : *Proceedings of seventh annual workshop presence*, pp. 252–258.
- Laurent, M. and Thomson, J.A.** (1988). The Role of Visual Information in Control of a Constrained Locomotor Task. *Journal of Motor Behavior* **20** : 17–37. doi :10.1080/00222895.1988.10735430.
- Lécuyer, A., Burkhardt, J.M., Henaff, J.M. and Donikian, S.** (2006). Camera motions improve the sensation of walking in virtual environments. *Proceedings - IEEE Virtual Reality* **2006** : 2. doi :10.1109/VR.2006.31.
- Lee, D.N.** (1976). A theory of visual control of braking based on information about time-to-collision. doi :10.1068/p050437.
- Lee, D.N.** (1978). *Modes of perceiving and processing*, h. pick & edn.
- Lee, D.N. and Kalmus, H.** (1980). The optic flow field : the foundation of vision. *Transactions of the Royal Society of London* .
- Lee, D.N. and Lishman, J.** (1975). Visual proprioceptive control of stance. *Journal of human movement studies* .

- Lee, D.N., Lishman, J.R. and Thomson, J.A.** (1982). Regulation of gait in long jumping. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **8** : 448–459. doi : 10.1037/0096-1523.8.3.448.
- Li, L., Adelstein, B.D. and Ellis, S.R.** (2009). Perception of image motion during head movement. *ACM Transactions on Applied Perception* **6** : 1–15. doi :10.1145/1462055.1462060.
- Li, L. and Warren, W.H.** (2000). Perception of heading during rotation : sufficiency of dense motion parallax and reference objects. *Vision Research* **40** : 3873–3894. doi :10.1016/S0042-6989(00)00196-6.
- Lishman, J. and Lee, D.N.** (1973). The Autonomy of Visual Kinaesthesia. *Perception* **2** : 287–294. doi :10.1068/p020287.
- Llewellyn, K.R.** (1971). Visual guidance of locomotion. *Journal of Experimental Psychology* **91** : 245–261. doi :10.1037/h0031788.
- Longuet-Higgins, H.C. and Prazdny, K.** (1980). The Interpretation of a Moving Retinal Image. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **208** : 385–397. doi :10.1098/rspb.1980.0057.
- Loomis, J.M., da Silva, J.A., Fujita, N. and Fukusima, S.S.** (1992). Visual space perception and visually directed action. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **18** : 906–921. doi :10.1037/0096-1523.18.4.906.
- Loomis, J.M., Klatzky, R.L., Golledge, R.G. and Philbeck, J.** (1999). Human navigation by path integration. *Wayfinding Behavior : Cognitive Mapping and Other Spatial Processes* pp. 125–151.
- Loomis, J.M. and Knapp, J.M.** (2003). Visual perception of egocentric distance in real and virtual environments. *Virtual and Adaptive Environments* pp. 21–46. doi :10.1201/9781410608888.
- Loomis, J.M. and Philbeck, J.** (2008). Measuring spatial perception with spatial updating and action. doi :10.4324/9780203809891.
- MacNeilage, P.R., Zhang, Z., DeAngelis, G.C. and Angelaki, D.E.** (2012). Vestibular Facilitation of Optic Flow Parsing. *PLoS ONE* **7** : e40264. doi :10.1371/journal.pone.0040264.
- Matin, E.** (1974). Saccadic suppression : A review and an analysis. *Psychological Bulletin* **81** : 899–917. doi :10.1037/h0037368.
- Maurer, R.** (1993). L'intégration du chemin ou navigation à l'estime chez l'animal. Formalisation de modèles neuromimétiques .

-
- Maurer, R. and Séguinot, V.** (1995). What is modelling for ? a critical review of the models of path integration. *Journal of Theoretical Biology* **175** : 457–475. doi :10.1006/jtbi.1995.0154.
- Mittelstaedt, H.** (1996). Somatic graviception. *Biological Psychology* **42** : 53–74. doi : 10.1016/0301-0511(95)05146-5.
- Mittelstaedt, H. and Mittelstaedt, M.L.** (1973). Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize pp. 46–58.
- Mittelstaedt, H. and Mittelstaedt, M.L.** (1982). Homing by Path Integration. pp. 290–297. Springer, Berlin, Heidelberg. doi :10.1007/978-3-642-68616-0_29.
- Mittelstaedt, M.L. and Mittelstaedt, H.** (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften* **67** : 566–567. doi :10.1007/BF00450672.
- Mittelstaedt, M.L. and Mittelstaedt, H.** (2001). Idiothetic navigation in humans : estimation of path length. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Experimentation cerebrale* **139** : 318–332. doi :10.1007/s002210100735.
- Mohler, B.J., Thompson, W.B. and Creem-Regehr, S.H.** (2006). Absolute egocentric distance judgments are improved after motor and cognitive adaptation within HMD. *Journal of vision* **6** : 725–725.
- Moore, S.T., Hirasaki, E., Cohen, B. and Raphan, T.** (1999). Effect of viewing distance on the generation of vertical eye movements during locomotion. *Experimental Brain Research* **129** : 347–361. doi :10.1007/s002210050903.
- Morvan, C.** (2007). *Perception visuelle du mouvement pendant la poursuite oculaire*. Ph.D. thesis, Université Paris 6 - Pierre et Marie Curie.
- Mossio, M., Vidal, M. and Berthoz, A.** (2008). Traveled distances : New insights into the role of optic flow. *Vision Research* **48** : 289–303. doi :10.1016/j.visres.2007.11.015.
- Multon, F. and Olivier, A.h.** (2013). *Human Walking in Virtual Environments*. doi :10.1007/978-1-4419-8432-6.
- Nakamura, S.** (2010). Additional oscillation can facilitate visually induced self-motion perception : The effects of its coherence and amplitude gradient. *Perception* **39** : 320–329. doi :10.1068/p6534.
- Nakamura, S.** (2013). Effects of additional visual oscillation on vection under voluntary eye movement conditions-retinal image motion is critical in vection facilitation. *Perception* **42** : 529–536. doi :10.1068/p7486.

- Nishiike, S., Nakagawa, S., Nakagawa, A., Uno, A., Tonoike, M., Takeda, N. and Kubo, T.** (2002). Magnetic cortical responses evoked by visual linear forward acceleration. *Neuro-Report* **13** : 1805–1808. doi :10.1097/00001756-200210070-00023.
- Ohmi, M.** (1996). Egocentric perception through interaction among many sensory systems. *Cognitive Brain Research* **5** : 87–96.
- Oman, C.M.** (1982). A Heuristic Mathematical Model for the Dynamics of Sensory Conflict and Motion Sickness Hearing in Classical Musicians. *Acta Oto-Laryngologica* **94** : 4–44. doi :10.3109/00016488209108197.
- Palmer, S.E.** (1999). *Vision Science : Photons to Phenomenology*, mit press edn. Cambridge, Mass.
- Palmisano, S.** (2002). Consistent Stereoscopic Information Increases the Perceived Speed of Vection in Depth. *Perception* **31** : 463–480. doi :10.1068/p3321.
- Palmisano, S., Allison, R.S., Ash, A.E., Nakamura, S. and Apthorp, D.** (2014). Evidence against an ecological explanation of the jitter advantage for vection. *Frontiers in Psychology* **5** : 1–9. doi :10.3389/fpsyg.2014.01297.
- Palmisano, S., Allison, R.S., Kim, J. and Bonato, F.** (2011). Simulated Viewpoint Jitter Shakes Sensory Conflict Accounts of Vection. *Seeing and Perceiving* **24** : 173–200. doi : 10.1163/187847511X570817.
- Palmisano, S., Allison, R.S. and Pekin, F.** (2008). Accelerating self-motion displays produce more compelling vection in depth. *Perception* **37** : 22–33. doi :10.1068/p5806.
- Palmisano, S., Allison, R.S., Schira, M.M. and Barry, R.J.** (2015). Future challenges for vection research : Definitions, functional significance, measures, and neural bases. *Frontiers in Psychology* **6** : 1–15. doi :10.3389/fpsyg.2015.00193.
- Palmisano, S., Bonato, F., Bubka, A. and Folder, J.** (2007). Vertical display oscillation effects on forward vection and simulator sickness. *Aviation Space and Environmental Medicine* **78** : 951–956. doi :10.3357/ASEM.2079.2007.
- Palmisano, S., Burke, D. and Allison, R.S.** (2003). Coherent Perspective Jitter Induces Visual Illusions of Self-Motion. *Perception* **32** : 97–110. doi :10.1068/p3468.
- Palmisano, S. and Chan, A.Y.C.** (2004). Jitter and size effects on vection are immune to experimental instructions and demands. *Perception* **33** : 987–1000. doi :10.1068/p5242.
- Palmisano, S., Gillam, B.J. and Blackburn, S.G.** (2000). Global-perspective jitter improves vection in central vision. *Perception* **29** : 57–67. doi :10.1068/p2990.

-
- Palmisano, S. and Kim, J.** (2009). Effects of gaze on vection from jittering, oscillating, and purely radial optic flow. *Attention, perception & psychophysics* **71** : 1842–53. doi : 10.3758/APP.71.8.1842.
- Palmisano, S., Kim, J. and Freeman, T.C.A.** (2012a). Horizontal fixation point oscillation and simulated viewpoint oscillation both increase vection in depth. *Journal of vision* **12** : 15. doi :10.1167/12.12.15.
- Palmisano, S., Kim, J. and Freeman, T.C.A.** (2012b). Horizontal fixation point oscillation and simulated viewpoint oscillation both increase vection in depth. *Journal of vision* **12** : 15. doi :10.1167/12.12.15.
- Philbeck, J. and Loomis, J.** (2012). *Measuring Spatial Perception with Spatial Updating and Action*. Psychology Press.
- Piryankova, I.V., De La Rosa, S., Kloos, U., Bühlhoff, H.H. and Mohler, B.J.** (2013). Ego-centric distance perception in large screen immersive displays. *Displays* **34** : 153–164. doi :10.1016/j.displa.2013.01.001.
- Plumert, J.M., Kearney, J.K., Cremer, J.F. and Recker, K.** (2005). Distance perception in real and virtual environments. *ACM Transactions on Applied Perception* **2** : 216–233. doi : 10.1145/1077399.1077402.
- Prazdny, K.** (1980). Egomotion and relative depth map from optical flow. *Biological Cybernetics* **36** : 87–102. doi :10.1007/BF00361077.
- Prokop, T., Schubert, M. and Berger, W.** (1997). Visual influence on human locomotion. Modulation to changes in optic flow. *Experimental Brain Research* **114** : 63–70. doi : 10.1007/PL00005624.
- Reason, J.T.** (1978). Motion sickness adaptation : a neural mismatch model. *Journal of the Royal Society of Medicine* **71** : 819–29.
- Reason, J.T. and Brand, J.J.** (1975). *Motion sickness*, academic p edn. Oxford, England.
- Redlick, F.P., Jenkin, M.R. and Harris, L.R.** (2001). Humans can use optic flow to estimate distance of travel. *Vision Research* **41** : 213–219. doi :10.1016/S0042-6989(00)00243-1.
- Regan, D. and Beverley, K.** (1982). How do we avoid confounding the direction we are looking and the direction we are moving? *Science* **215** : 194–196.
- Riccio, G.E. and Stoffregen, T.A.** (1988). Affordances as constraints on the control of stance. *Human Movement Science* **7** : 265–300. doi :10.1016/0167-9457(88)90014-0.

- Riecke, B.E., Schulte-Pelkum, J., Caniard, F. and Bühlhoff, H.H.** (2005). Influence of Auditory Cues on the visually-induced Self-Motion Illusion (Circular Vection) in Virtual Reality. In : *Proceedings of Eighth Annual Workshop Presence*.
- Riecke, B.E., Väljamäe, A. and Schulte-Pelkum, J.** (2009). Moving sounds enhance the visually-induced self-motion illusion (circular vection) in virtual reality. *ACM Transactions on Applied Perception* **6** : 1–27. doi :10.1145/1498700.1498701.
- Riecke, B.E., van Veen, H.A.H.C. and Bühlhoff, H.H.** (2002). Visual Homing Is Possible Without Landmarks : A Path Integration Study in Virtual Reality. *Presence : Teleoperators and Virtual Environments* **11** : 443–473. doi :10.1162/105474602320935810.
- Rieser, J.J., Ashmead, D.H., Talor, C.R. and Youngquist, G.A.** (1990). Visual Perception and the Guidance of Locomotion without Vision to Previously Seen Targets. *Perception* **19** : 675–689. doi :10.1068/p190675.
- Rieser, J.J., Pick, H.L., Ashmead, D.H. and Garing, A.E.** (1995). Calibration of human locomotion and models of perceptual-motor organization. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **21** : 480–497. doi :10.1037/0096-1523.21.3.480.
- Robinson, D.A.** (1981). The Use of Control Systems Analysis in the Neurophysiology of Eye Movements. *Annual Review of Neuroscience* **4** : 463–503. doi :10.1146/annurev.ne.04.030181.002335.
- Ronacher, B. and Wehner, R.** (1995). Desert ants *Cataglyphis fortis* use self-induced optic flow to measure distances travelled. *Journal of Comparative Physiology A* **177** : 21–27. doi :10.1007/BF00243395.
- Royden, C.S., Crowell, J.A. and Banks, M.S.** (1994). Estimating heading during eye movements. *Vision Research* **34** : 3197–3214. doi :10.1016/0042-6989(94)90084-1.
- Sauvan, X.M. and Bonnet, C.** (1995). Spatiotemporal boundaries of linear vection. *Perception & Psychophysics* **57** : 898–904. doi :10.3758/BF03206804.
- Schmidt, F. and Tiffin, J.** (1969). Distortion of drivers' estimates of automobile speed as a function of speed adaptation. *Journal of Applied Psychology* **53** : 536–539. doi :10.1037/h0028674.
- Schöne, H.** (1996). Optokinetic speed control and estimation of travel distance in walking honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* **179** : 587–592. doi :10.1007/BF00192324.
- Séguinot, V.** (2000). *L'intégration du trajet : approches théorique et expérimentale chez le hamster et le chien*. Ph.D. thesis, Université de Genève.

-
- Sekiya, N. and Nagasaki, H.** (1998). Reproducibility of the walking patterns of normal young adults : test-retest reliability of the walk ratio(step-length/step-rate). *Gait & Posture* **7** : 225–227. doi :10.1016/S0966-6362(98)00009-5.
- Seno, T., Palmisano, S. and Ito, H.** (2011). Independent modulation of motion and vection aftereffects revealed by using coherent oscillation and random jitter in optic flow. *Vision Research* **51** : 2499–2508. doi :10.1016/j.visres.2011.10.007.
- Serres, J.R., Masson, G.P., Ruffier, F. and Franceschini, N.** (2008). A bee in the corridor : centering and wall-following. *Naturwissenschaften* **95** : 1181–1187. doi :10.1007/s00114-008-0440-6.
- Serres, J.R. and Ruffier, F.** (2017). Optic flow-based collision-free strategies : From insects to robots. *Arthropod Structure & Development* **46** : 703–717. doi :10.1016/J.ASD.2017.06.003.
- Sherrington, C.S.** (1918). OBSERVATIONS ON THE SENSUAL RÔLE OF THE PROPRIOCEPTIVE NERVE-SUPPLY OF THE EXTRINSIC OCULAR MUSCLES. *Brain* **41** : 332–343. doi :10.1093/brain/41.3-4.332.
- Siegle, J.H., Campos, J.L., Mohler, B.J., Loomis, J.M. and Bühlhoff, H.H.** (2009). Measurement of instantaneous perceived self-motion using continuous pointing. *Experimental Brain Research* **195** : 429–444. doi :10.1007/s00221-009-1805-6.
- Souman, J.L., Freeman, T.C.A. and Ernst, M.O.** (2010). Humans do not have direct access to retinal flow during walking **10** : 1–12. doi :10.1167/10.11.14.Introduction.
- Sperry, R.W.** (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **43** : 482–489. doi : 10.1037/h0055479.
- Srinivasan, M.V.** (2000). Honeybee Navigation : Nature and Calibration of the "Odometer". *Science* **287** : 851–853. doi :10.1126/science.287.5454.851.
- Srinivasan, M.V., Zhang, S., Lehrer, M. and Collett, T.** (1996). Honeybee navigation en route to the goal : visual flight control and odometry. *The Journal of experimental biology* **199** : 237–44. doi :10.1006/anbe.1998.0897.
- Sun, H.J., Campos, J.L. and Chan, G.S.** (2004a). Multisensory integration in the estimation of relative path length. *Experimental Brain Research* **154** : 246–254. doi : 10.1007/s00221-003-1652-9.
- Sun, H.J., Campos, J.L., Young, M., Chan, G.S.W. and Ellard, C.G.** (2004b). The Contributions of Static Visual Cues, Nonvisual Cues, and Optic Flow in Distance Estimation. *Perception* **33** : 49–65. doi :10.1068/p5145.

- Sun, H.J., Carey, D.P. and Goodale, M.A.** (1992). A mammalian model of optic-flow utilization in the control of locomotion. *Exp Brain Res* **91** : 171–175. doi :10.1007/BF00230026.
- Sun, H.J., Lee, A.J., Campos, J.L., Chan, G.S. and Zhang, D.H.** (2003). Multisensory Integration in Speed Estimation During Self-Motion. *CyberPsychology & Behavior* **6** : 509–518. doi :10.1089/109493103769710532.
- Terziman, L., Lécuyer, A., Hillaire, S. and Wiener, J.M.** (2009). Can camera motions improve the perception of traveled distance in virtual environments? *Proceedings - IEEE Virtual Reality* pp. 131–134. doi :10.1109/VR.2009.4811012.
- Terziman, L., Marchal, M., Multon, F., Arnaldi, B. and Lécuyer, A.** (2013). Personified and multistate camera motions for first-person navigation in desktop virtual reality. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics* **19** : 652–661. doi :10.1109/TVCG.2013.38.
- Thompson, W.B., Gooch, A.A., Willemsen, P., Creem-Regehr, S.H., Loomis, J.M. and Beall, A.C.** (2003). Compression of distance judgments when viewing virtual environments using a head mounted display. *Journal of Vision* **3** : 18–18. doi :10.1167/3.9.18.
- Thomson, J.A.** (1983). Is Continuous Visual Monitoring Necessary in Visually Guided Locomotion? *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **9** : 427–443.
- Todd, J., of Vision, L.T.J. and 2010, U.** (2010). The perception of 3D shape from texture based on directional width gradients. *jo.v.arvojournals.org* .
- Turano, K., Rubin, G.S., Herdman, S.J., Chee, E. and Fried, L.P.** (1994). Visual discrimination between a curved and straight path of self motion : effects of forward speed. *Optometry & Vision Science* **71** : 761–769.
- Väljamäe, A.** (2009). Auditorily-induced illusory self-motion : A review. *Brain Research Reviews* **61** : 240–255. doi :10.1016/J.BRAINRESREV.2009.07.001.
- Väljamäe, A., Larsson, P., Västfjäll, D. and Kleiner, M.** (2008). Sound Representing Self-Motion in Virtual Environments Enhances Linear Vection. *Presence : Teleoperators and Virtual Environments* **17** : 43–56. doi :10.1162/pres.17.1.43.
- van Asten, W.N.J.C., Gielen, C.C.A.M. and van der Gon, J.J.D.** (1988). Postural adjustments induced by simulated motion of differently structured environments. *Experimental Brain Research* **73** : 371–383. doi :10.1007/BF00248230.

-
- van den Berg, A.V.** (1993). Perception of heading. *Nature* **365** : 497–498. doi :10.1038/365497a0.
- von Grünau, M.W., Pilgrim, K. and Zhou, R.** (2007). Velocity discrimination thresholds for flowfield motions with moving observers. *Vision Research* **47** : 2453–2464. doi :10.1016/J.VISRES.2007.06.008.
- von Helmholtz, H.** (1925). *Treatise on Physiological Optics*, optical so edn. New York.
- von Holst, E. and Mittelstaedt, H.** (1950). Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* **37** : 464–476. doi :10.1007/BF00622503.
- Wallach, H. and Flaherty, E.W.** (1975). A compensation for field expansion caused by moving forward. *Perception & Psychophysics* **17** : 445–449. doi :10.3758/BF03203291.
- Wann, J.P., Rushton, S. and Mon-Williams, M.** (1995). Natural problems for stereoscopic depth perception in virtual environments. *Vision Research* **35** : 2731–2736. doi :10.1016/0042-6989(95)00018-U.
- Warren, W.H.** (1995). *Self-Motion : Visual Perception and Visual Control*. doi :10.1016/B978-012240530-3/50010-9.
- Warren, W.H.** (1998). Perception of heading is a brain in the neck. *nature neuroscience* **1** : 647–649.
- Warren, W.H., Blackwell, A.W., Kurtz, K.J., Hatsopoulos, N.G. and Kalish, M.L.** (1991a). On the sufficiency of the velocity field for perception of heading. *Biological Cybernetics* **65** : 311–320. doi :10.1007/BF00216964.
- Warren, W.H., Blackwell, A.W. and Morris, M.W.** (1989). Age Differences in Perceiving the Direction of Self-Motion From Optical Flow. *Journal of Gerontology* **44** : P147–P153. doi :10.1093/geronj/44.5.P147.
- Warren, W.H. and Hannon, D.J.** (1988). Direction of self-motion is perceived from optical flow. *Nature* **336** : 162–163. doi :10.1038/336162a0.
- Warren, W.H. and Hannon, D.J.** (1990). Eye movements and optical flow. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and image science* **7** : 160–169. doi :10.1364/JOSAA.7.000160.
- Warren, W.H., Kay, B., Zosh, W., Duchon, A.P. and Sahuc, S.** (2001). Optic flow is used to control human walking. *Nature neuroscience* **4** : 213–216. doi :10.1038/84054.

- Warren, W.H., Mestre, D.R., Blackwell, A.W. and Morris, M.W.** (1991b). Perception of circular heading from optical flow. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance* **17** : 28–43. doi :10.1037/0096-1523.17.1.28.
- Wehner, R. and Srinivasan, M.V.** (1981). Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology ? A* **142** : 315–338. doi :10.1007/BF00605445.
- Wehner, R. and Wehner, S.** (1990). Insect navigation : use of maps or Ariadne's thread? *Ethology Ecology & Evolution* **2** : 27–48. doi :10.1080/08927014.1990.9525492.
- Willemsen, P., Colton, M.B., Creem-Regehr, S.H. and Thompson, W.B.** (2009). The effects of head-mounted display mechanical properties and field of view on distance judgments in virtual environments. *ACM Transactions on Applied Perception* **6** : 1–14. doi :10.1145/1498700.1498702.
- Witmer, B.G. and Kline, P.B.** (1998). Judging Perceived and Traversed Distance in Virtual Environments. *Presence : Teleoperators and Virtual Environments* **7** : 144–167. doi :10.1162/105474698565640.
- Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H.** (2006). The ant odometer : stepping on stilts and stumps. *Science (New York, N.Y.)* **312** : 1965–7. doi :10.1126/science.1126912.
- Yeung, K.L. and Li, L.** (2013). Effect of the field of view on perceiving world-referenced image motion during concurrent head movements. *Displays* **34** : 165–170. doi :10.1016/J.DISPLA.2012.08.003.
- Zacharias, G.L. and Young, L.R.** (1981). Influence of combined visual and vestibular cues on human perception and control of horizontal rotation. *Experimental Brain Research* **41** : 159–171. doi :10.1007/BF00236605.

Résumé

Lorsqu'ils explorent leur environnement, les humains comme les autres animaux ont la capacité d'utiliser de nombreuses sources d'information afin d'estimer la distance qu'ils parcourent. De nombreuses études ont montré que le flux optique est un indice important dans la perception de la distance parcourue. De plus, il a été montré que l'ajout d'un point de vue oscillant à une simulation visuelle de mouvement propre vers l'avant modulait cette perception par rapport à une simulation visuelle de mouvement purement linéaire. A travers ce travail doctoral, nous nous sommes intéressés à tester si la perception de la distance parcourue était également affectée par un point de vue oscillant, mimant de manière plus ou moins fidèle les mouvements de la tête lors de la marche. Dans une première série d'expériences, il était demandé aux participants, confrontés à un flux optique immersif simulant leur propre mouvement vers l'avant, d'indiquer quand ils pensaient avoir atteint la position d'une cible distante initialement perçue. La conclusion principale de ces expérimentations est qu'un point de vue oscillant améliore la perception de la distance parcourue. De plus, cet effet semble être lié à une augmentation du mouvement rétinien provoqué par l'oscillation du point de vue. Toutefois la contribution « écologique » ne peut pas être exclue. En effet, la manipulation de la fréquence de cette oscillation montre que les performances optimales sont observées pour une gamme de fréquences proche de celle observée pour le mouvement de la tête résultant de la fréquence de pas pendant la marche naturelle. Deux expériences subséquentes se sont intéressées à déterminer si le caractère idiosyncratique du point de vue oscillant affectait la perception de la distance parcourue d'observateurs stationnaires et si l'absence de ces oscillations jouait un rôle important dans l'estimation de la distance parcourue lorsqu'ils marchaient sur un tapis roulant. Enfin, dans une dernière expérience nous avons essayé de développer une mesure dynamique de la distance parcourue à travers l'utilisation d'une tâche demandant aux participants de pointer continuellement la position d'une cible distante initialement perçue. Dans l'ensemble, nos résultats montrent qu'un point de vue oscillant joue un rôle important dans la perception visuelle du mouvement propre et que de nombreux paramètres semblent être impliqués dans ce processus, incluant les informations visuelles et proprioceptives mais également l'aspect écologique de la marche naturelle.

Mots clés : flux optique ; perception du mouvement propre ; perception de la distance parcourue ; intégration de trajet

Abstract

When exploring their environment, humans and other animals have the ability to use many sources of information to estimate the distance they travel. Several studies have shown that optic flow is a significant cue to perceive distance travelled. Furthermore, it was found that adding various viewpoint oscillations to a purely translational optic flow, simulating forward self-motion, modulated this perception. In a series of experiments, we tested whether the perception of distance travelled was also affected by viewpoint oscillation, similar to head motion during natural walking. A first series of experiments, participants were exposed to an immersive optic flow simulating forward self-motion and they were asked to indicate when they thought they had reached the remembered position of a previously seen target. The main conclusion from these experiments is that viewpoint oscillations improve the perception of distance travelled. Moreover, this effect appears to be linked to an increase in global retinal motion. However, the "ecological" contribution cannot be ruled out. Manipulating different viewpoint oscillation frequencies showed that the optimal performance was observed for a range of frequencies close to that observed for the head motion during natural walking. Two further experiments aimed to test whether the idiosyncrasy of viewpoint oscillations affects the perception of distance travelled in stationary observers and whether the absence of their own viewpoint oscillation played an important role in subjects' estimates, while they were walking on a treadmill. And finally, in a last experiment we tried to develop a dynamic measure of distance travelled to a previously seen target, with a continuous pointing task method. Overall, our results show that viewpoint oscillations play an important role in visual self-motion perception and that several parameters (including visual information, proprioceptive information and ecological aspects of natural walking) seem to be involved in this process.

Keywords : optic flow ; self-motion perception ; travelled distance perception ; path integration