

Université Pierre Mendès France - Grenoble II
Laboratoire de Psychologie & NeuroCognition, CNRS - UMR 5105

THÈSE

Présentée en vue de l'obtention du
Doctorat de Psychologie Cognitive

Soutenue publiquement le 3 Décembre 2003

Par

Carole PEYRIN

RECONNAISSANCE DES SCENES NATURELLES :

APPROCHE NEUROCOGNITIVE DE LA SPECIALISATION HEMISPHERIQUE DU TRAITEMENT DES FREQUENCES SPATIALES

Directeurs de thèse :

Professeur Christian MARENDAZ

et

Docteur Christoph SEGEBARTH

Composition du Jury :

Docteur Muriel BOUCART (rapporteur)

Docteur Jean-François DEMONET

Professeur Michel IMBERT (rapporteur)

Professeur Theodor LANDIS

Professeur Christian MARENDAZ

Docteur Christoph SEGEBARTH

RECONNAISSANCE DES SCENES NATURELLES :

APPROCHE NEUROCOGNITIVE DE LA SPECIALISATION HEMISPHERIQUE DU TRAITEMENT DES FREQUENCES SPATIALES

Résumé

Une explication théorique de la reconnaissance visuelle repose sur l'idée que l'analyse visuelle débute par une extraction en parallèle des différentes caractéristiques visuelles élémentaires du champ visuel à différentes échelles (fréquences) spatiales. Dans cette perspective théorique, la reconnaissance visuelle "ultra-rapide" suivrait une logique de traitement 'Coarse-to-Fine' : l'information "grossière" issue des basses fréquences spatiales (BFs) véhiculée rapidement permettrait une première reconnaissance que validerait ou non l'information "fine" issue des hautes fréquences spatiales (HF) plus tardives. Ce travail est consacré à l'étude, par une approche neurocognitive, de la nature et de la dynamique des processus perceptivo-cognitifs impliqués dans la reconnaissance visuelle de scènes naturelles en se focalisant sur la spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs).

Nous avons montré, dans une expérience en psychologie cognitive, une SHFs classique, i.e. une supériorité de l'hémisphère droit dans le traitement des BF et de l'hémisphère gauche dans le traitement des HF. Nous avons utilisé la technique de l'IRMf afin d'identifier les substrats anatomiques cérébraux impliqués dans le traitement des fréquences spatiales et de localiser les aires corticales qui sous-tendent une SHFs. Nos données IRMf confortent l'hypothèse d'une reconnaissance visuelle rapide basée sur l'analyse des BF. Par ailleurs, au moyen d'une méthode de comparaison statistique inter-hémisphérique, nous avons observé une SHFs classique localisée dans le cortex occipital (au niveau du gyrus occipital moyen). Une étude de cas menée sur une patiente atteinte d'une hémianopsie latérale homonyme gauche complète, à la suite d'une embolisation du cortex visuel primaire droit, a révélé que cette intervention chirurgicale affectait davantage le traitement des BF que celui des HF. Cette observation, cohérente avec nos données comportementales et d'IRMf, suggère le rôle primordial du cortex visuel primaire dans la SHFs. Enfin, les résultats d'une dernière expérience en psychologie cognitive suggèrent que la SHFs est fonction de la contrainte temporelle : lorsque cette contrainte est forte, une SHFs classique est obtenue alors que, pour une contrainte temporelle moindre, un avantage de l'hémisphère droit est obtenu quelles que soient les composantes en fréquences spatiales.

L'ensemble de ce travail indique que lorsque le système visuel dispose de peu de temps, comme c'est le cas dans une tâche de reconnaissance visuelle "ultra-rapide", chaque hémisphère traiterait en parallèle ce qu'il peut de la scène visuelle en fonction de ses compétences d'analyse "fréquentielle" respectives.

Mots clés : reconnaissance visuelle, scènes naturelles, fréquences spatiales, spécialisation hémisphérique, sciences neurocognitives.

SOMMAIRE

Avant Propos	5
Abréviations	6
Introduction.....	8
Chapitre 1 : La reconnaissance visuelle <i>via</i> une analyse "fréquentielle"	11
I. Caractéristiques anatomiques et physiologiques du système visuel	11
1. Anatomie et physiologie sous-corticale.....	12
1.1. Les cellules de la rétine	12
1.2. Projections rétino-géniculo-striées	13
2. Modèle hiérarchique du traitement visuel cortical	14
2.1. Le cortex visuel primaire (V1).....	16
2.2. Les aires visuelles extra-striées	18
2.3. Voie dorsale et voie ventrale.....	19
a. La voie dorsale.....	19
b. La voie ventrale	19
3. Modèle par itérations.....	20
II. Le modèle fréquentiel.....	23
1. Le système visuel : un analyseur de Fourier	24
1.1. Les fréquences spatiales.....	24
1.2. La Fonction de Sensibilité au Contraste (FSC).....	25
1.3. Les canaux fréquentiels.....	28
1.4. L'analyse de Fourier	29
1.5. Décours temporel de l'analyse fréquentielle.....	31
1.6. Le filtrage spatial : un outil méthodologique	31
2. Le modèle fréquentiel dans la perception de la forme.....	33
2.1. Les lois d'organisation perceptive de la Gestalt.....	33
2.2. Les illusions perceptives visuelles	34
3. Le modèle fréquentiel dans la reconnaissance des formes hiérarchiques.....	37
3.1. La précedence globale et l'interférence globale.....	37
a. Organisation hiérarchique et fréquences spatiales	38
b. La précedence temporelle des BF's dans la précedence globale.....	39
c. L'inhibition des canaux fréquentiels dans l'interférence globale	42
3.2. La sélection attentionnelle des informations globales et locales	44
a. Paradigmes expérimentaux et effets attentionnels	44
b. Les fréquences spatiales et la sélection attentionnelle	45
4. Le modèle fréquentiel dans la reconnaissance des scènes visuelles	48
4.1. Arguments en faveur d'une reconnaissance visuelle rapide	48
4.2. Etude psychophysique d'une stratégie 'Coarse-to-Fine' (CtF).....	49
4.3. Les simulations neurocomputationnelles	51
4.4. La flexibilité de la stratégie d'analyse 'Coarse-to-Fine'	52
4.5. Synthèse	57
Chapitre 2 : La Spécialisation Hémisphérique.....	59
I. L'hypothèse fréquentielle, Sergent (1982)	59
1. Aux origines de l'hypothèse fréquentielle, deux hémisphères fonctionnellement différents.....	59

2.	Méthodes d'étude de la spécialisation hémisphérique	61
3.	Vers une nouvelle dissociation fonctionnelle, l'hypothèse fréquentielle	65
3.1.	Rôle des caractéristiques perceptives visuelles dans les asymétries cérébrales fonctionnelles.....	65
3.2.	L'hypothèse fréquentielle de la spécialisation hémisphérique	67
4.	La théorie 'Double Filtering by Frequency' (DFF)	73
II.	Corrélats neuronaux d'une spécialisation hémisphérique	74
1.	Données de neuropsychologie cognitive	75
2.	Données de neuro-imagerie fonctionnelle cérébrale	81
2.1.	Spécialisation hémisphérique de bas niveau	81
2.2.	Contre-arguments à une spécialisation hémisphérique de bas niveau.....	85
2.3.	Spécialisation hémisphérique des processus attentionnels.....	90
2.4.	Manipulation des fréquences spatiales.....	93
3.	Synthèse des données de neuropsychologie et de neuro-imagerie	97

Etude neurocognitive de la Spécialisation Hémisphérique du traitement des Fréquences Spatiales 100

Chapitre 3 : Problématique et méthode..... 101

I.	les scènes naturelles	102
II.	Quelques aspects méthodologiques dans l'étude des Asymétries Cérébrales Fonctionnelles (ACF)	103
1.	Le choix de la population d'étude.....	103
1.1.	Différences sexuelles et aptitudes verbales et spatiales.....	103
1.2.	Différences sexuelles et ACF	104
1.3.	Différences sexuelles et anatomie cérébrale.....	106
1.4.	Fluctuations du taux d'hormones sexuelles féminines et ACF	107
1.5.	Différences sexuelles, répétition de la tâche et ACF.....	109
1.6.	Différences culturelles et ACF	110
2.	Le choix de la modalité de réponse	111
2.1.	Une réponse manuelle ?	111
2.2.	Une réponse 'go/no-go' ?	111
a.	L'effet Simon	112
➤	Méthode	113
➤	Hypothèses et prédictions	114
➤	Résultats.....	115
➤	Interprétation des résultats et discussion.....	118
b.	Une réponse 'go/no-go' pour limiter l'effet Simon.....	120
III.	Les contraintes liées à l'étude comportementale de la SHFs	121

Chapitre 4 : Etude en psychologie cognitive expérimentale 128

I.	Méthode.....	128
1.	La population	128
2.	Les stimuli	128
3.	La procédure expérimentale	129
4.	Le plan expérimental.....	131
5.	Objectifs théoriques	131
II.	Résultats	132
-	<i>Traitement hémisphérique des scènes non-filtrées (phase 1)</i>	<i>133</i>
-	<i>Vitesse de traitement relative des fréquences spatiales en vision centrale (phase 2)</i>	<i>134</i>
-	<i>Asymétrie cérébrale et précedence fréquentielle (phase 3)</i>	<i>135</i>
-	<i>Traitement hémisphérique des fréquences spatiales</i>	<i>136</i>
-	<i>Précedence fréquentielle en fonction du champ visuel de présentation</i>	<i>137</i>

III.	Discussion	138
Chapitre 5 :	Etude en IRM fonctionnelle	140
I.	L'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle	141
1.	Principe physique de l'IRMf : la Résonance Magnétique Nucléaire (RMN)	142
1.1.	Equilibre thermique d'un système de spins	142
1.2.	Perturbation de l'état d'équilibre thermique	143
1.3.	Retour à l'état d'équilibre thermique : les relaxations longitudinale et transversale	144
2.	Principe neurophysiologique de l'IRMf : l'effet BOLD	145
3.	Principes méthodologiques de l'IRMf	148
3.1.	Les séquences d'acquisition en IRMf	148
3.2.	Les protocoles expérimentaux en IRMf	148
3.3.	L'IRMf événementielle (IRMf-Ev)	149
II.	Etude en IRMf	151
1.	Méthode expérimentale	151
1.1.	Participants	151
1.2.	Stimuli et procédure	151
2.	Recueil et traitement des données	152
2.1.	Acquisition des données d'IRMf	152
2.2.	Traitement spatial et statistique des données IRMf	153
2.3.	Comparaison statistique inter-hémisphérique	154
3.	Résultats	155
3.1.	Résultats comportementaux	155
3.2.	Activations IRMf	155
a.	Traitement des fréquences spatiales	155
b.	Spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales	157
4.	Discussion	159
4.1.	Traitement des fréquences spatiales	159
4.2.	Structures fonctionnelles cérébrales impliquées dans la perception des scènes	160
4.3.	Spécialisation hémisphérique	162
4.4.	Conclusion	163
Chapitre 6 :	Etude de cas en neuropsychologie cognitive	164
I.	Méthode	166
1.	La patiente J.M.	166
2.	La procédure expérimentale	167
II.	Résultats	168
-	<i>Reconnaissance des scènes non-filtrées</i>	169
-	<i>Reconnaissance des scènes filtrées</i>	170
III.	Discussion	171

Dynamique de la spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales 175

Chapitre 7 :	Etude en psychologie cognitive expérimentale d'une dynamique de la SHFs	176
I.	Influence du temps de présentation sur la SHFs	176
1.	Disponibilité temporelle des fréquences spatiales	176
2.	Spécialisation hémisphérique contrainte par le temps	177
3.	Données comportementales	179
II.	Problématique	181
III.	Méthode	183

1.	La population	183
2.	Les stimuli	183
3.	La procédure expérimentale	184
4.	Le plan expérimental	186
5.	Hypothèses et prédictions expérimentales relatives à l'appariement des scènes 'test' filtrées	187
IV.	Résultats	190
	– Appariement des scènes 'test' non filtrées latéralisées (phase 1).....	191
	– Appariement des scènes 'test' filtrées présentées en vision centrale (phase 2)	192
	– Appariement des scènes 'test' filtrées latéralisées (phase 3)	193
	– Précédence fréquentielle en fonction du temps de présentation	194
	– Asymétrie cérébrale en fonction du temps de présentation.....	195
	– Population masculine	198
	– Population féminine.....	201
V.	Discussion	203
	1. Appariement des scènes 'test' non-filtrées latéralisées (phase 1).....	203
	2. Appariement des scènes 'test' filtrées présentées en vision centrale (phase 2)	203
	3. Appariement des scènes 'test' filtrées latéralisées (phase 3)	204
Chapitre 8 : Discussion Générale et conclusion		206
I.	Rappel du cadre et objectifs théoriques	206
II.	Synthèse des recherches réalisées, implications théoriques et recherches en projet	207
	1. Nature des processus corticaux de la SHFs	207
	2. Dynamique temporelle de la SHFs.....	213
Bibliographie		216

AVANT PROPOS

Cette thèse s'inscrit dans un programme de recherche pluridisciplinaire mené depuis plusieurs années par des laboratoires grenoblois (Laboratoire de Psychologie & NeuroCognition - LPNC, Laboratoire des images et des Signaux - LIS, Communication Langagière et Interaction Personne Système - CLIPS), appartenant aux départements scientifiques Science De la Vie (SDV) et Sciences et Technologies de l'information et de la communication (STIC) du CNRS, avec lesquels collaborent l'Unité mixte 594 de l'INSERM et le Département de Neurosciences de la Fondation Ophtalmologique Rothschild à Paris.

Cette thèse a été soutenue par différents contrats :

- [1] Contrat Emergence de la région Rhône-Alpes ASCII (Architecture Sémantico-Cognitive d'Indexation d'Images) : "Perception des scènes et des objets".
- [2] Contrat ScoPIE (Système Cognitif et Perceptif d'Indexation d'images)
- [3] Contrat de recherche CNRS-STIC "Cognition et traitement de l'information" (CTI) : "Perception des scènes naturelles : Modélisation et Expérimentation Neuropsychologique".
- [4] Contrat Emergence 2003 : "Perception des scènes naturelles : processus spatio-temporels et latéralisation hémisphérique (Étude par Stimulation Magnétique Transcrânienne, IRMf, Modélisation et Expérimentation Neuropsychologique).

De manière générale, cette thèse est intégrée à un projet de recherche qui vise à spécifier et modéliser l'analyse visuelle. L'objectif de cette modélisation est de voir comment les attributs visuels élémentaires extraits au niveau cortical par des bancs de filtres passe-bande orientés peuvent être utilisés en vue de la reconnaissance et de l'exploration de scènes naturelles. Cette thèse a pour but de commencer à spécifier les processus neurophysiologiques corticaux liés au traitement des fréquences spatiales et ce, en focalisant l'étude sur la spécialisation hémisphérique. La liste des publications et des communications réalisées pendant la thèse est rapportée dans l'Annexe 3.

ABREVIATIONS

σ	écart-type
ACF	Asymétrie cérébrale fonctionnelle
ANOVA	<i>ANalysis Of VAriance</i> (analyse de variance)
BA	<i>Bordmann Area</i> (aire de Brodmann)
BFs	Basses fréquences spatiales
BOLD	<i>Blood Oxygenation Level Dependent</i>
CA	Commissure antérieure
cf.	confer
CGL	Corps genouillé latéral
chpVC	champ visuel central
chpVD	champ visuel droit
chpVG	champ visuel gauche
CMe	Carré Moyen de l'erreur
CP	Commissure postérieure
cpd	cycle par degré
CtF	<i>Coarse-to-Fine</i>
DFF	<i>Double Filtering by Frequency</i>
EEG	Electroencéphalographie
e.g.	exempli gratia (par exemple)
er	erreur
EPI	<i>Echo Planar Imaging</i>
F	test F de Fischer
FA	Fausses alarmes
FcT	<i>Fine-to-Coarse</i>
FEF	<i>Frontal Eye Field</i>
FSC	Fonction de Sensibilité au Contraste
GLM	<i>General Linear Model</i> (modèle linéaire général)
GTs	Gyrus temporal supérieur
HD	Hémisphère droit
HFs	Hautes fréquences spatiales
HG	Hémisphère gauche
HLH	Hémainopsie latérale homonyme
i.e.	id est (c'est à dire)
IIS	Intervalle inter-stimuli
IRM	Imagerie par Résonance Magnétique nucléaire
IRMf	Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle
IRMf-Ev	IRMf événementielle
LPI	Lobule pariétal inférieur
M	Magnocellulaire
MAV	Malformation artério-veineuse
MEG	Magnétoencéphalographie
MNI	<i>Montreal Neurological Insitute</i>
mm	millimètre
ms	milliseconde
NF	Non-filtré
Om	Omissions
P	Parvocellulaire
p	probabilité statistique
QLH	Quadranopsie latérale homonyme
RMN	Résonance Magnétique Nucléaire
RNH	Résolution Non Homogène
ROI	Région Of Interest
RTP	Région temporo-pariétale
SHFs	Spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales

SPM	<i>Statistical Parametric Mapping</i>
<i>t</i>	test <i>t</i> de Student
T1	Temps de relaxation longitudinale
T2(*)	Temps de relaxation transversale
TE	Cortex inférotemporal
Te	Temps d'écho
TR	Temps de réponse
Tr	Temps de répétition
TRm	Temps de réponses correctes moyens
TEP	Tomographie par Emission de positions
V1	Cortex visuel primaire
vs.	versus

INTRODUCTION

Lorsqu'on s'intéresse à la reconnaissance visuelle, on ne peut ignorer la rapidité de ce phénomène. Notre environnement visuel est pourtant complexe. Les objets ne sont quasiment jamais perçus sous le même angle de vue et dans un même contexte. Leur position, leur taille et leur orientation (dans le plan fronto-parallèle ou dans l'espace 3D) varient constamment et certaines parties sont souvent masquées par d'autres objets. Face à un tel désordre perceptif, comment expliquer que la reconnaissance visuelle soit si automatique ?

La psychologie cognitive et les neurosciences cherchent, de manière active ces 30 dernières années, à comprendre, à décrire et à modéliser les traitements mis en jeu dans le processus de reconnaissance visuelle et les explications théoriques, même si elles sont non-indépendantes, sont nombreuses. Celle que nous défendons a été précisément formulée pour rendre compte de la rapidité de la reconnaissance visuelle. Elle repose sur l'idée que l'analyse visuelle débute par une extraction en parallèle des différentes caractéristiques élémentaires du champ visuel à différentes échelles (fréquences) spatiales. Dans cette perspective théorique, la reconnaissance visuelle "ultra-rapide" suivrait la logique de traitement 'Coarse-to-Fine' : l'information contenue à une échelle spatiale "grossière" (i.e. les basses fréquences spatiales) véhiculée rapidement fournirait un aperçu global de la structure du stimulus visuel et permettrait une reconnaissance visuelle première. L'information plus tardive contenue à une échelle spatiale "fine" (i.e. les hautes fréquences spatiales) fournirait les détails du stimulus visuel et validerait ou non cette reconnaissance première.

Dans le Chapitre 1, nous présentons les données d'études neurophysiologiques, psychophysiques et les données de la simulation neurocomputationnelle en accord avec cette perspective théorique. Cependant, certains résultats psychophysiques suggèrent que la logique 'Coarse-to-Fine' doit être entendue comme une logique par défaut. En fonction des contraintes liées à la tâche, l'analyse rapide de l'information en hautes fréquences spatiales peut être privilégiée pour la reconnaissance visuelle (logique 'Fine-to-Coarse'). La flexibilité du déroulement temporel de l'analyse "fréquentielle" nous a amené à penser que cette

analyse se fait sous le contrôle de structures corticales de haut niveau hiérarchique. Cette idée repose sur une spécialisation des hémisphères dans le traitement fréquences spatiales qui composent les stimuli visuels. En effet, des travaux de neuropsychologie et d'imagerie fonctionnelle cérébrale apportent des résultats en faveur d'une supériorité de l'hémisphère droit dans l'analyse des caractéristiques visuelles en basses fréquences spatiales et d'une supériorité de l'hémisphère gauche pour les hautes fréquences spatiales. Le Chapitre 2 est consacré à la spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs).

Nos recherches, présentées dans les Chapitres 4 à 7, ont pour but d'étudier la nature et la dynamique des processus cognitifs impliqués dans la reconnaissance visuelle des scènes naturelles en focalisant l'étude sur la spécialisation hémisphérique. Auparavant, nous précisons, dans le Chapitre 3, les raisons qui nous ont amené à travailler sur des images de scènes naturelles et nous présentons les caractéristiques et contraintes méthodologiques de l'étude de la spécialisation hémisphérique.

Deux axes de recherches caractérisent notre travail. Le premier porte principalement sur la nature des processus corticaux de la SHFs (Chapitres 4 à 6). Nous avons, de ce fait, mené nos recherches suivant une approche neurocognitive. La neurocognition se situe au croisement des neurosciences et de la psychologie cognitive. Les sciences neurocognitives visent à identifier les corrélats neurophysiologiques des processus cognitifs avec l'hypothèse que des régions corticales spécifiques sous-tendraient certains aspects du fonctionnement cognitif. Nous avons débuté notre étude neurocognitive par une expérience en psychologie cognitive rapportée dans le Chapitre 4. Nous avons obtenu des données comportementales en faveur d'une SHFs. Afin de localiser les substrats corticaux sous-jacents à une SHFs, nous avons mené une étude de neuro-imagerie par le biais de l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf). Cette étude, présentée dans le Chapitre 5, a révélé une spécialisation hémisphérique de l'analyse fréquentielle impliquant des aires corticales de bas niveau (i.e. dès le cortex occipital) sous le contrôle d'aires corticales supérieures (i.e. au niveau du cortex temporo-pariétal), comme rapporté dans la littérature. Ces données d'imagerie nous ont conduit à examiner les performances pré- et post-opératoire d'une patiente ayant subi une embolisation du cortex visuel primaire droit. Nous présentons cette étude de cas dans le Chapitre 6. Les résultats, en accord avec nos données IRMf, suggèrent une SHFs dès le cortex visuel primaire.

Le Chapitre 7 concerne notre second axe de recherche : l'étude des processus dynamiques inhérents à une SHFs. Nous avons donc conduit une expérience en

psychologie cognitive où nous manipulions le temps de présentation des scènes naturelles. Nous avons observé une SHFs classique lorsque les contraintes temporelles étaient fortes (i.e. temps de présentation court), mais une supériorité de l'hémisphère droit quelles que soient les composantes fréquentielles de la scène lorsque les contraintes temporelles étaient réduites (i.e. temps de présentation plus long).

Dans le Chapitre 8, nous proposons une synthèse de nos recherches et nous discutons de nos résultats en fonction de notre cadre théorique.

Chapitre 1 : LA RECONNAISSANCE VISUELLE *via* UNE ANALYSE "FREQUENTIELLE"

L'étude des processus inhérents à la reconnaissance visuelle implique un examen préalable du fonctionnement du système visuel. Dans la première partie de ce chapitre, nous décrirons succinctement les caractéristiques anatomiques et physiologiques du système visuel. Dans une seconde partie, nous verrons de quelle manière un modèle d'analyse fréquentielle des signaux visuels (i.e. le modèle "fréquentiel") intègre ces données neurophysiologiques afin d'expliquer les processus perceptifs impliqués dans la reconnaissance visuelle.

I. CARACTERISTIQUES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DU SYSTEME VISUEL

Même si le dernier ancêtre commun entre le singe macaque et l'homme remonte à environ 30 millions d'années et que, depuis, le cerveau des anthropoïdes et des humains a évolué indépendamment de celui des macaques, "le système visuel du macaque constitue un excellent modèle de celui de l'homme" (Imbert, 1999, page 1). Les travaux neurophysiologiques menés sur le macaque ont ainsi permis d'étayer de façon spectaculaire une description du système visuel du primate humain et non-humain. Nous savons, actuellement, que le système visuel du primate comprend plusieurs structures sous-corticales ainsi que de nombreuses aires visuelles corticales distinctes, chacune supposée être spécialisée dans l'analyse fonctionnelle des différents aspects de l'environnement visuel. Leur organisation se caractérise par une hiérarchie (10 niveaux de traitements corticaux et 2 niveaux sous-corticaux) et par une division fonctionnelle en deux voies principales de traitement cortical (Felleman & Van Essen, 1991). La première voie, appelée "dorsale", est spécialisée dans l'analyse des relations spatiales alors que la seconde

voie, appelée "ventrale", est spécialisée dans la reconnaissance des objets. Les différences fonctionnelles entre ces voies émergent, en partie, à cause d'une spécialisation fonctionnelle prenant son origine dès la rétine.

1. Anatomie et physiologie sous-corticale

1.1. Les cellules de la rétine

Les objets de notre environnement réfléchissent une lumière qui traverse l'œil jusqu'à atteindre la rétine. Celle-ci possède trois couches de corps cellulaires, séparées par deux couches de fibres nerveuses reliant une couche cellulaire à la suivante (Hubel, 1994). De l'extérieur à l'intérieur de la rétine, on distingue les cellules photoréceptrices, transformant l'énergie lumineuse en messages nerveux, les cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires. On différencie deux types de cellules photoréceptrices : les cônes et les bâtonnets. Les cônes sont à l'origine de la vision diurne et des couleurs alors que les bâtonnets, insensibles à la couleur, sont responsables de la vision périphérique et crépusculaire. Ces cellules réceptrices sont reliées aux cellules bipolaires, elles-mêmes connectées aux cellules ganglionnaires. Des cellules d'associations, cellules horizontales et amacrines, assurent, respectivement, les relations horizontales entre les cellules photoréceptrices et bipolaires et entre les cellules bipolaires et ganglionnaires.

Deux systèmes de classification indépendants permettent de distinguer différents types de cellules ganglionnaires. Le premier repose sur les caractéristiques fonctionnelles des champs récepteurs des cellules ganglionnaires et met en avant la sensibilité de ces cellules aux informations de contraste. On différencie les cellules à centre-On et les cellules à centre-Off qui se distinguent par des champs récepteurs au centre et à la périphérie antagoniste et par une réponse opposée aux stimulations lumineuses (Kuffler, 1953). Le second type de classement est fonction de la taille des champs récepteurs des cellules ganglionnaires, de leur réponse impulsionnelle et de leur sélectivité à la couleur, au contraste et au mouvement (Bullier, 1998) : les cellules "bêta" ou parvocellulaire (P) et les cellules "alpha" ou magnocellulaire (M).¹

¹ On distingue également les cellules "gamma", qui seront laissées de côté du fait, d'une part, de leurs propriétés complexes et mal connues et, d'autre part, de leur intérêt moindre pour la suite de ce travail.

La taille des champs récepteurs des cellules M est deux à trois fois supérieure à celle des cellules P. Par ailleurs, les cellules M ont des latences de réponse plus courtes que les cellules P. Les petites cellules P répondent de façon continue à une stimulation visuelle (réponse tonique) alors que les cellules M, plus grosses, répondent à des stimulations rapides et transitoires (réponse phasique). De ce fait, ces deux types de cellules se caractérisent par des réponses inverses du point de vue fréquentiel (ce concept sera abordé plus en détail dans la seconde partie de ce chapitre) : les réponses des cellules P concernent les hautes fréquences spatiales (information spatiale fine) de l'image rétinienne et présentent une réponse temporelle de type passe-bas alors que les réponses des cellules M sont de type passe-bas en fréquences spatiales (information spatiale grossière) et de type passe-haut en fréquences temporelles (Bullier, 1998; Van Essen & DeYoe, 1995). Enfin, les cellules P sont caractérisées par leur sensibilité aux variations de couleurs alors que les cellules M sont caractérisées par leur sensibilité aux contrastes de luminance achromatique et aux mouvements.

1.2. Projections rétino-géniculo-striées

Les axones des cellules rétinienne ganglionnaires convergent pour former le nerf optique le long duquel l'influx nerveux est envoyé jusqu'à plusieurs structures anatomiques. La plus grande partie des fibres du nerf optique (90%) est projetée sur les différentes couches d'une structure du thalamus, le corps genouillé latéral (CGL). Le colliculus supérieur, structure impliquée dans le contrôle et le guidage des mouvements oculaires, bénéficie de la majorité des projections restantes qui proviennent principalement des cellules M (Bullier, 1998).

Les propriétés fonctionnelles du CGL sont mal connues. De ce fait, on ne lui attribue qu'un rôle de relais de l'information visuelle. Cependant, sa structure en 6 couches laminaires lui permet de respecter une séparation stricte de l'information en provenance des cellules ganglionnaires M et P et, ainsi, de conserver séparément les caractéristiques fonctionnelles spécifiques à ces cellules. Les 4 couches supérieures contiennent les projections des petites cellules P alors que les deux couches inférieures contiennent les projections des grosses cellules M. Ces projections tracent deux voies visuelles sous-corticales de traitement : la voie magnocellulaire, issue des cellules M, principalement engagée dans le traitement du mouvement et de la position spatiale des stimuli visuels et la

voie parvocellulaire, issue des cellules P, intervenant plus particulièrement dans la reconnaissance des stimuli. Remarquons, cependant, que cette distinction fonctionnelle n'est pas aussi stricte qu'elle apparaît puisqu'une étude neurophysiologique de Ferrera, Nealey, & Maunsell (1994) révèle que l'information issue de la voie magnocellulaire intervient également dans la reconnaissance des objets. Les caractéristiques fonctionnelles à retenir principalement pour la compréhension de notre contexte théorique sont les suivantes : la voie magnocellulaire véhicule l'information en basses fréquences spatiales (i.e. rapidement extraite par les cellules M) et la voie parvocellulaire l'information en hautes fréquences spatiales (i.e. extraite plus tardivement par les cellules P).

L'influx nerveux en provenance de la rétine est ainsi envoyé le long du nerf optique jusqu'au CGL dont les axones se projettent principalement dans la partie la plus postérieure du cortex cérébral, le cortex visuel primaire. Les voies magno- et parvocellulaire se projetant dans des couches distinctes du cortex visuel primaire, la séparation de l'information neuronale en provenance de ces deux voies est conservée.

Il existe un mode de projection rétinienne particulier tel que chaque héli-champ visuel se projette sur l'hémisphère cérébral controlatéral. Avant d'atteindre le CGL, les deux nerfs optiques se réunissent au niveau du chiasma optique, lieu d'entrecroisement situé sur la face inférieure de l'hypothalamus, près de la glande pituitaire où ils subissent une décussation partielle. La conséquence directe est que le cortex visuel primaire de l'hémisphère gauche reçoit l'information visuelle issue principalement de l'héli-champ visuel droit et que le cortex visuel primaire de l'hémisphère droit reçoit l'information issue de l'héli-champ visuel gauche².

2. Modèle hiérarchique du traitement visuel cortical

Les neurones du CGL projettent leurs axones sur le cortex visuel primaire (l'aire V1, également appelée aire striée ou aire 17 de Brodmann). V1 est envisagé comme le "socle" sur lequel repose une hiérarchie du traitement visuel cortical. En effet, Felleman & Van Essen (1991) ont recensé 32 aires corticales visuelles dans le système visuel du primate pour lesquelles ils ont décrit des centaines de connexions ascendantes (ou 'feedforward'), descendantes (ou 'feedback'), réciproques et horizontales. Sur la base des

² Ce mode de projection rétinienne sera reformulé et détaillé dans le Chapitre 2 du fait de son exploitation dans l'étude des asymétries cérébrales fonctionnelles de la perception visuelle.

interconnexions massives entre ces aires, ils ont proposé une hiérarchie grossière des aires visuelles comprenant 10 niveaux de traitements corticaux précédés de 2 niveaux de traitements sous-corticaux, les premiers rétiniens et les suivants localisés dans le CGL (cf. Figure 1).

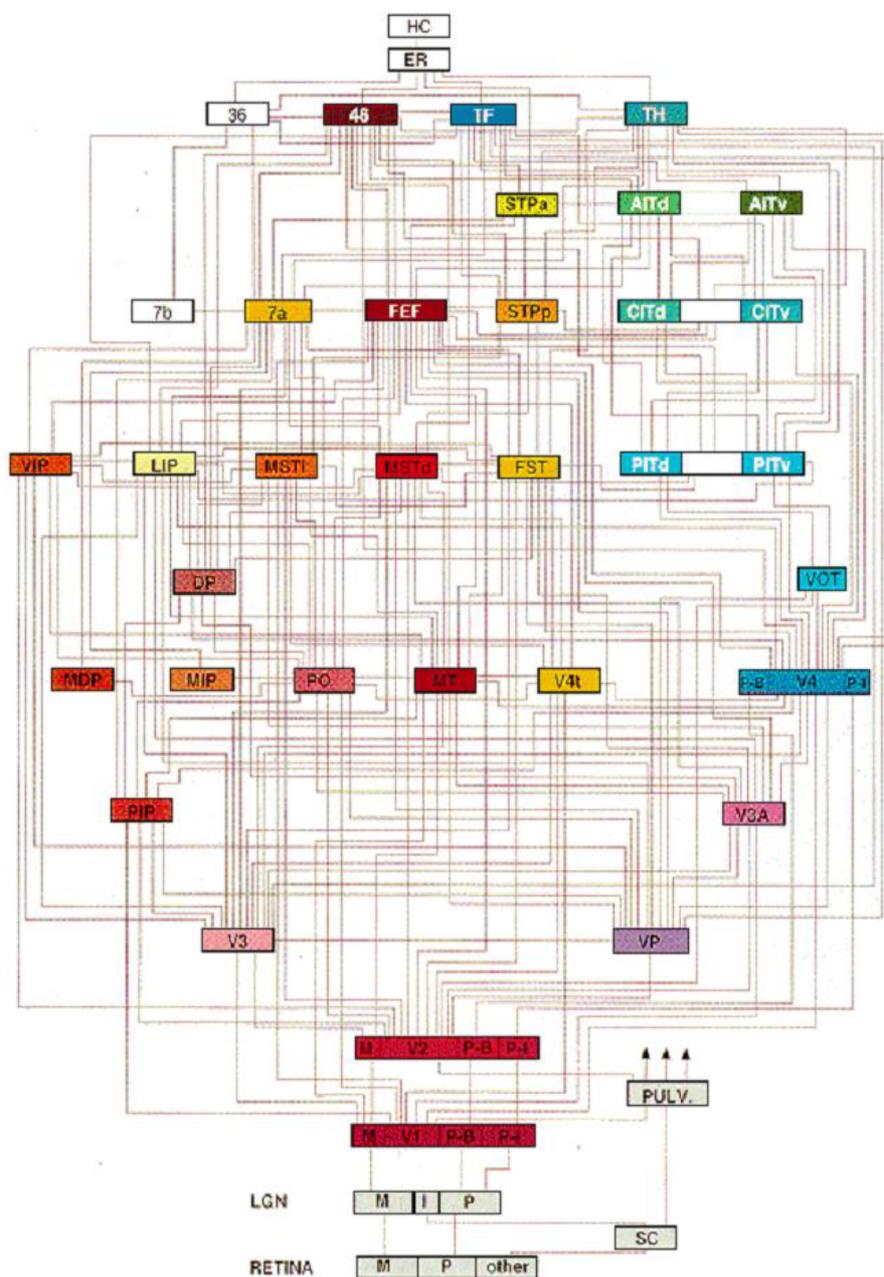


Figure 1: Schématisation de la hiérarchie des aires visuelles chez le macaque. Les rectangles représentent les différentes aires corticales et les lignes, les interconnexions entre ces aires (Figure tirée de Van Essen & DeYoe, 1995).

Chaque aire corticale est supposée être spécialisée dans l'analyse fonctionnelle des différentes caractéristiques de l'environnement visuel. Elle envoie des connexions ascendantes aux aires de niveau supérieur et reçoit, en retour, des connexions descendantes. A l'intérieur d'un même niveau de traitement cortical, les connexions sont horizontales. Dans le modèle hiérarchique, l'accent est mis sur les processus ascendants. Le traitement visuel réalisé à un niveau de la hiérarchie repose essentiellement sur le traitement à un niveau hiérarchique inférieur.

Cette hiérarchie de traitement peut être scindée en deux voies visuelles corticales aux propriétés fonctionnelles distinctes. La voie dorsale, se projetant sur le cortex pariétal postérieur, est spécialisée dans l'analyse des relations spatiales. La voie ventrale, se projetant sur le cortex inférotemporal, est spécialisée dans la reconnaissance des objets. Les différences fonctionnelles entre ces deux voies sont en étroite relation avec les caractéristiques fonctionnelles des voies sous-corticales magnocellulaire et parvocellulaire, du fait, notamment, de la terminaison de ces dernières dans des couches distinctes de V1.

2.1. Le cortex visuel primaire (V1)

L'architecture fonctionnelle de V1 se caractérise tout d'abord par une rétinotopie. En d'autres termes, le champ visuel se projette point par point sur le cortex visuel primaire. Cette représentation, dite rétinotopique, permet à V1 de conserver une topographie du champ visuel et de la rétine. A la projection d'un hémichamp visuel sur l'hémisphère opposé s'ajoute la projection de la partie supérieure du champ visuel sur la partie inférieure du cortex cérébral et inversement. Le champ visuel fovéal est représenté dans la partie postérieure de V1. La Figure 2 montre que la fovéa correspond à une surface de projection corticale beaucoup plus grande que la portion du champ visuel à laquelle elle correspond (25% de la surface de V1 sont consacrés au traitement de seulement 2,5° d'angle visuel centraux, DeValois & DeValois, 1988). A mesure qu'on s'éloigne du champ visuel fovéal, le champ visuel se projette sur une surface corticale de plus en plus petite. Cette disproportion correspond au facteur de magnification corticale (Imbert & De Schonen, 1994).

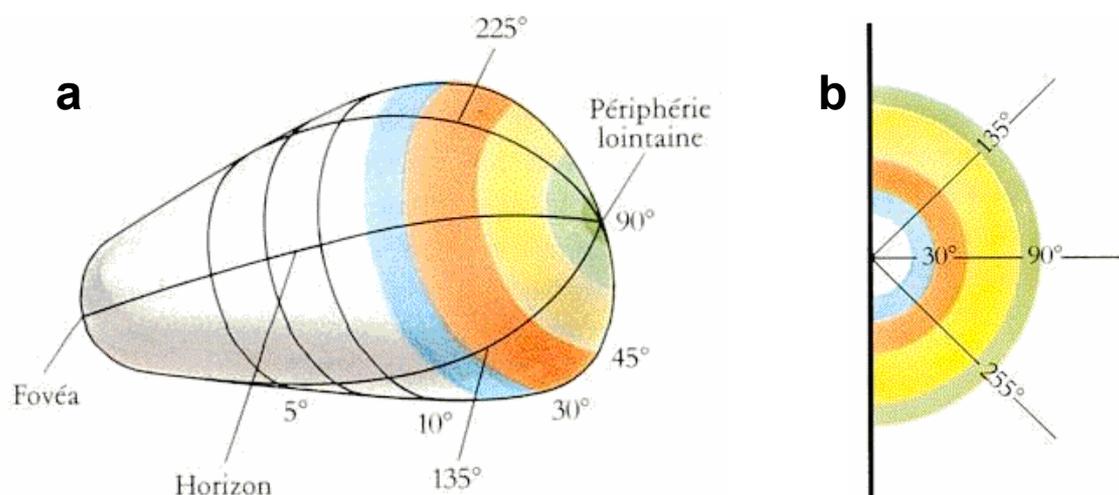


Figure 2 : Facteur de magnification corticale. La figure (a) schématise le dépliage du cortex visuel primaire et rapporte la surface de projection corticale du champ visuel (b). Le champ visuel fovéal (environ 5° d'angle visuel) est bien plus représenté que le champ visuel périphérique. La périphérie lointaine (à 90° de la fovéa) est si peu représentée que sa surface de projection corticale est réduite à un point (Figures tirées de Hubel, 1994).

Cette aire visuelle se divise en plusieurs couches, les couches 1, 2/3, 4, 5 et 6. La couche 4, la plus importante, se divise en 3 sous couches, 4B, 4C alpha et 4C bêta. La couche 4C reçoit les informations en provenance des neurones du CGL, la couche 4C alpha recevant les projections magnocellulaires et la couche 4C bêta celles de la voie parvocellulaire. Le regroupement des neurones aux propriétés fonctionnelles similaires, observé dès le CGL, est ainsi conservé. L'information est ensuite envoyée aux couches 2/3 (couche constituée de blobs, de forme ovoïdale, à haute activité métabolique) et 4B qui la transmettent aux aires visuelles corticales supérieures.

V1 se caractérise également par sa structure en colonne où l'on distingue des colonnes de dominance oculaire et des colonnes d'orientation. Les colonnes de dominance oculaire représentent des bandes larges de tissu cérébral où se projettent alternativement l'œil gauche et l'œil droit. Les colonnes d'orientation représentent des bandes fines de tissu cérébral à l'intérieur desquelles les neurones sont sélectifs à la même orientation (Hubel & Wiesel, 1968). Les colonnes d'orientation sont orthogonales, donc indépendantes des colonnes de dominance oculaires. L'organisation des cellules de V1 est donc modulaire (Bullier, 1998). Chaque région du champ visuel est représentée dans une hypercolonne (Hubel & Wiesel, 1977) précisément localisée en V1 (rétinotopie) et qui regroupe des colonnes d'orientation pour chaque colonne de dominance oculaire. Au centre de ces hypercolonnes sont positionnés les blobs, sélectifs à la couleur.

Hubel & Wiesel (1962, 1968) distinguent dans V1 deux types de cellules, les cellules simples et complexes, sélectives à l'orientation. Une caractéristique fondamentale pour l'énoncé de notre cadre théorique est que ces cellules sont également sélectives aux fréquences spatiales (DeValois & DeValois, 1988). Les cellules simples et complexes agiraient tels des filtres spatiaux bidimensionnels orientés chargés d'extraire l'information rétinienne à différentes fréquences spatiales.

2.2. Les aires visuelles extra-striées

La représentation du stimulus visuel en sortie de V1 est déterminante pour le traitement plus complexe d'aires corticales de plus haut niveau hiérarchique : les aires visuelles extra-striées V2, V3, V4 et V5 (ou MT)³. A partir de V1, l'information visuelle est projetée dans l'aire corticale V2 qui possède des champs récepteurs plus larges. Tout comme V1, cette aire rétinotopique est principalement sélective à l'orientation et aux fréquences spatiales, mais elle code également les contours illusoirs. Dans ce dernier cas, les neurones de V2 déchargent, par exemple, en présence de deux grilles de même fréquence spatiale mises cote à cote en déphasage et qui donnent l'illusion d'une frontière linéaire.

V2 présente une architecture fonctionnelle sous forme de bandes : les bandes fines, les bandes épaisses et les inter-bandes (Bullier, 1998). Les bandes épaisses reçoivent des afférences des couches 4C alpha et 4B de V1, donc principalement des informations visuelles en provenance de la voie magnocellulaire, et se projettent dans l'aire MT qui traite l'information de mouvement. Les bandes fines reçoivent les informations de couleur des blobs de V1. Enfin, les inter-bandes reçoivent des projections à la fois des couches 4C alpha et 4C bêta et, par conséquent, la convergence des informations transportées par les voies magno- et parvocellulaire. Les bandes fines et les inter-bandes de V2 se projettent sur l'aire V4 qui traite principalement l'information de couleur.

Tout comme V1, les aires visuelles extra-striées sont rétinotopiques et peuvent être considérées comme des extracteurs de caractéristiques visuelles spécifiques. Cependant, plus on s'élève dans la hiérarchie corticale, plus la taille des champs récepteurs des cellules augmente. La rétinotopie devient donc grossière et les caractéristiques visuelles extraites

³ V2 et V3 correspondent à l'aire 18 de Brodmann et V4 et V5, à l'aire 19 de Brodmann.

sont de plus en plus complexes. Les caractéristiques fonctionnelles des bandes de V2 et leur projection dans les aires corticales supérieures déterminent la séparation effective du système visuel cortical en deux voies spécifiques de traitement, la voie dorsale et la voie ventrale.

2.3. Voie dorsale et voie ventrale

a. La voie dorsale

La voie dorsale, également appelée "pariétale" du fait de sa projection dans le cortex pariétal postérieur, est principalement impliquée dans la perception du mouvement et dans la perception pour l'action. Au sein de cette voie, l'information visuelle chemine successivement à travers les aires V1, V2, V3, V3A et MT, et atteint les aires du cortex pariétal postérieur. Cette voie est quasi-exclusivement constituée des projections des cellules M. De ce fait, elle est sensible aux basses fréquences spatiales de l'image rétinienne. Par ailleurs, ces cellules répondant rapidement à une stimulation visuelle, le traitement de l'information dans la voie dorsale est extrêmement rapide.

b. La voie ventrale

La voie ventrale, également appelé "temporale" du fait de sa projection dans le cortex inférotemporal, est principalement impliquée dans la perception de la forme et des couleurs. Au sein de cette voie, l'information visuelle chemine successivement à travers les aires V1, V2, V4, et atteint le cortex inférotemporal (aire TE⁴). Les cellules hypercomplexes de TE, appelées "grand-mère", ont des champs récepteurs larges sélectifs à des formes complexes (Tanaka, 1993, 1996). Cependant, la complexité de ces formes ne suffit pas à ce qu'un objet "naturel" active une seule cellule de TE. La voie ventrale est constituée des projections des cellules P et M à des proportions différentes, celles des cellules P étant plus nombreuses. Cette voie est donc sensible aux hautes et basses fréquences spatiales.

⁴ Les régions ventrale et dorsale du cortex inférotemporal correspondent, respectivement, aux aires 20 et 21 de Brodmann.

3. Modèle par itérations

Selon Bullier (1998), un certain nombre de propriétés neurophysiologiques du système visuel s'oppose à la conception d'un traitement principalement ascendant. Tout d'abord, le nombre de connexions descendantes est plus important que celui de connexions ascendantes. En outre, si nous tenons compte de la lenteur de conduction ascendante de l'information à travers les axones du cortex (environ 10 ms entre deux niveaux successifs de la hiérarchie, Bullier, 1998), le temps de traitement cortical nécessaire à la reconnaissance d'objets et de scènes visuelles serait bien plus lent que le temps réellement nécessaire, estimé chez des sujets humains. Les travaux de Thorpe, Fize, & Marlot (1996) montrent, en effet, que des objets ou des scènes visuelles peuvent être reconnus en seulement 150 ms (pour plus de détails, voir le Chapitre 1 – II.2.1. Arguments en faveur d'une reconnaissance visuelle rapide). Enfin, si le traitement cortical est ascendant, on est en droit de s'attendre à ce que la latence de la réponse visuelle augmente avec le nombre de niveaux hiérarchiques. Cependant, Bullier (1998, 2001b) a recensé plusieurs études qui révèlent que des aires situées à des niveaux extrêmes de la hiérarchie ont des latences de réponses relativement similaires (cf. Figure 3). L'aire FEF ('Frontal Eye Field', aire du cortex frontal impliquée dans l'oculo-motricité) répond, par exemple, aussi rapidement que l'aire V1.

Par ailleurs, cet auteur a remarqué que la latence de la réponse visuelle d'une aire corticale ne dépendait pas de sa hiérarchie corticale, mais plutôt de son appartenance à l'une des deux voies corticales de traitement. Ainsi, les aires corticales de la voie dorsale ont des latences de réponses relativement plus courtes que les aires de la voie ventrale. Ces latences diffèrent également selon que les afférences proviennent de la voie magnocellulaire ou de la voie parvocellulaire. Rappelons que les cellules M qui constituent la voie magnocellulaire ont des latences plus courtes que les cellules P de la voie parvocellulaire. Cette propriété est transmise à V1 et V2 où les neurones de projections de la voie magnocellulaire (situés dans la couche 4C alpha et 4B de V1 et dans les bandes épaisses de V2) sont activés en moyenne 20 ms avant les neurones de la voie parvocellulaire (situés dans la couche 4C bêta et blobs de V1 et dans les bandes fines de V2).

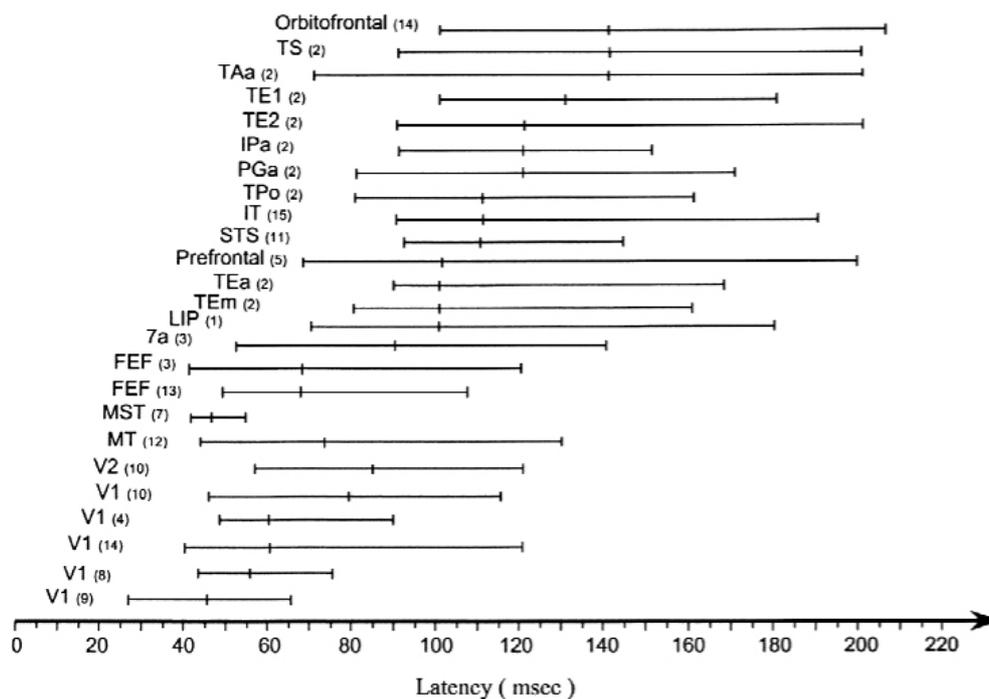


Figure 3 : Latence de la réponse visuelle dans différentes aires corticales. L'étendue de chaque barre horizontale correspond à la partie de la distribution des latences entre les centiles 10 et 90% et la barre verticale correspond à la médiane. Notons que les plus courtes latences ne correspondent pas toujours aux aires corticales les plus basses de la hiérarchie (V1 et V2). Les aires MT, MST et FEF (aires de la voie dorsale) ont, par exemple, de très courtes latences malgré leur place plus haute dans la hiérarchie. Dans le cortex inférotemporal (IT, TE, STS, Ipa, TA, Tpo), les latences sont plus longues. Les chiffres qui figurent à côté des aires corticales correspondent aux références bibliographiques, listées par Bullier (2001a), des études qui ont rapporté ces latences (Figure tirée de Bullier, 2001b).

Le modèle par itération a été proposé afin de rendre compte de la reconnaissance rapide des objets et des scènes (Bullier, 1998, 2001b, cf. Figure 4). Ce modèle repose sur trois vagues d'activation désynchronisées dans le temps. Au cours de la première vague, la voie magnocellulaire transporterait un signal visuel, de type passe-bas, jusqu'au cortex pariétal et temporal. Cette information grossière permettrait une première reconnaissance de l'information visuelle par le cortex inférotemporal. Un signal de retour, qui caractérise la seconde vague d'activation, serait envoyé à travers les connexions descendantes provenant du cortex pariétal et temporal aux aires corticales inférieures (e.g., V1 et V2). Au même moment, une troisième vague d'activation, correspondant au signal parvocellulaire, activerait les aires visuelles de bas niveau. Ce signal apporterait au cortex inférotemporal une information en hautes fréquences spatiales. Cette information plus fine permettrait d'affiner, confirmer ou rejeter la reconnaissance grossière de l'information visuelle (basée sur les informations en basses fréquences spatiales). Du fait de la rapidité

des connexions descendantes, la deuxième vague d'activation rencontrerait et influencerait les réponses de V1 et V2 au signal parvocellulaire.

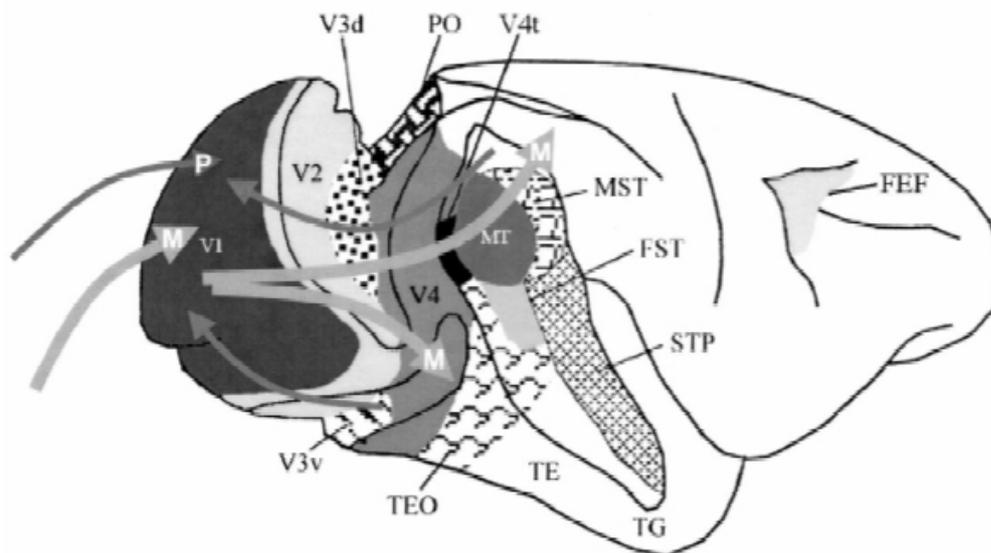


Figure 4 : Schématisation du modèle par itérations. Les larges flèches représentent le signal transporté par la voie magnocellulaire et les fines flèches représentent le signal transporté par la voie parvocellulaire. Le signal magnocellulaire ascendant active les aires visuelles en premier. Ce signal est ensuite renvoyé sur les aires visuelles de plus bas niveau par les connexions feedbacks provenant des cortex pariétal et temporal, en même temps que le signal parvocellulaire ascendant active les aires visuelles (Figure tirée de Bullier, 2001b).

L'ensemble des données neurophysiologiques sur le système visuel indique que ce système extrait en parallèle les différentes fréquences spatiales du stimulus par des voies différentes. Elles fournissent, ainsi, une base biologique pour un modèle de la reconnaissance visuelle basé pour l'essentiel sur une reconnaissance à différentes échelles (fréquences) spatiales : le modèle fréquentiel (Marendaz, Rousset, & Charnallet, 2003).

II. LE MODELE FREQUENTIEL

Au niveau rétinien, un stimulus visuel correspond à une distribution spatio-temporelle de luminance (intensité lumineuse par unité de surface) et de chrominance (longueur d'ondes). En se focalisant essentiellement sur la distribution spatiale de luminance, le modèle fréquentiel postule que le système visuel fonctionnerait comme une sorte d'analyseur de Fourier au niveau local, i.e. qu'il extrairait en parallèle les variations de luminance présentes à différentes fréquences spatiales et ce, avec une préférence temporelle de l'analyse de l'information en basses fréquences spatiales (Marendaz et al., 2003). Cette hypothèse fonctionnelle est corroborée par les données neurophysiologiques suivantes : (i) il existe des cellules du cortex visuel sélectives aux fréquences spatiales, (ii) les fréquences spatiales sont véhiculées à travers deux voies distinctes (les voies magno- et parvocellulaire) et (iii) les caractéristiques fonctionnelles de ces deux voies sont telles que l'information en basses fréquences spatiales (BFs) est disponible plus rapidement que l'information en hautes fréquences spatiales (HFs). Ces dernières données fonctionnelles amènent à l'idée fondamentale que l'information grossière (BFs) véhiculée plus rapidement fournirait un aperçu global de la structure du stimulus visuel et permettrait une reconnaissance initiale qu'affineraient, valideraient ou infirmeraient l'information fine (HFs) plus tardive (cf. Figure 5).

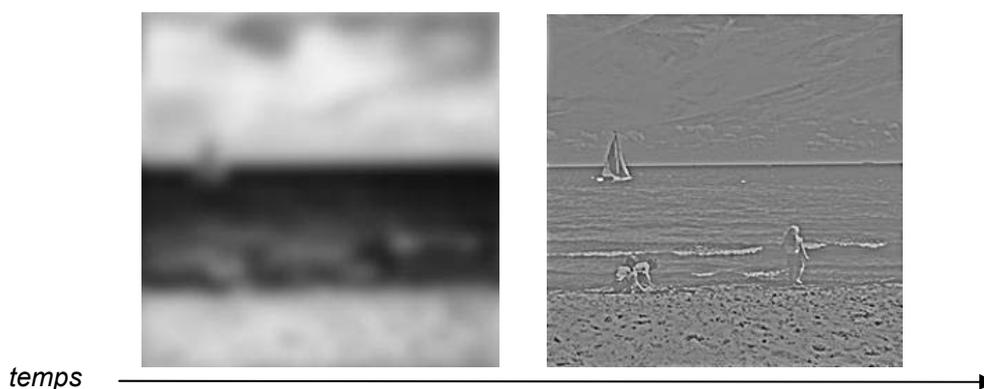


Figure 5 : Schématisation du déroulement temporel de l'analyse visuelle selon le modèle fréquentiel. L'analyse rapide de l'information en basses fréquences spatiales (image de gauche) fournirait un aperçu global de la structure visuelle d'une scène de plage et permettrait une première reconnaissance de cette scène. L'analyse, plus tardive, de l'information en hautes fréquences spatiales (image de droite) validerait ou non cette reconnaissance première.

Dans cette partie, nous décrirons dans quelle mesure le système visuel analyse le signal visuel comme une sorte d'analogie de Fourier. Nous verrons, ensuite, de quelle manière le modèle fréquentiel explique (i) les processus sous-jacents à l'organisation perceptive du monde visuel, (ii) les phénomènes inhérents à la reconnaissance des formes hiérarchiques (e.g., précedence et interférence globale) et (iii) la reconnaissance rapide des scènes visuelles.

1. Le système visuel : un analyseur de Fourier

1.1. Les fréquences spatiales

La fréquence spatiale correspond au nombre de cycles d'ondulation périodique de luminance dans 1 degré d'angle visuel. Un stimulus visuel simple illustrant particulièrement cette notion de fréquence spatiale est le réseau sinusoïdal (cf. Figure 6). Il est caractérisé par une alternance périodique de bandes sombres et claires (i.e. des cycles). La transition entre la luminance minimum et la luminance maximum est progressive et sinusoïdale. Les contours sont alors perçus comme flous⁵. Le réseau sinusoïdal est défini par sa fréquence spatiale⁶, son contraste, son orientation et sa phase. Pour ce stimulus particulier, la fréquence spatiale F_s se mesure par le nombre de cycles par degré (cpd) d'angle visuel. Plus il y a de cycles, plus la fréquence spatiale est élevée. Les cpd exprimant la taille de l'image rétinienne, les fréquences spatiales sont nécessairement dépendantes de la distance d'observation. Elles se calculent donc comme suit :

$$F_s = \frac{1}{2 \arctan\left(\frac{L}{2d}\right)}$$

où L exprime la largeur d'un cycle en cm, d la distance de l'observateur au stimulus en cm et $[2 \arctan L/2d]$ la taille angulaire du cycle (pour plus de détails sur la mesure de la

⁵ A l'inverse d'un réseau sinusoïdal, un réseau carré se caractérise par une modulation brusque de la luminance entre les barres sombres et les barres claires. Le réseau carré est alors perçu avec des contours nets.

⁶ Un réseau sinusoïdal se compose d'une seule fréquence spatiale qui est sa fondamentale (F_s). Un réseau carré peut être approximé par une somme de réseaux sinusoïdaux. Il se décompose alors en la série de toutes les harmoniques impaires de la fondamentale (F_s), chaque composante ayant une amplitude inverse de son rang.

taille angulaire, voir l'Annexe 1). Plus l'observateur s'éloigne du stimulus, plus la taille angulaire d'un cycle diminue et plus la fréquence spatiale augmente. La limite entre les basses et les hautes fréquences spatiales dépend des auteurs (e.g., 3 cpd pour DeValois & DeValois, 1988), mais fréquemment, on parle de basses fréquences spatiales pour des cpd inférieurs à 2 et de hautes fréquences spatiales pour des cpd supérieurs à 6.

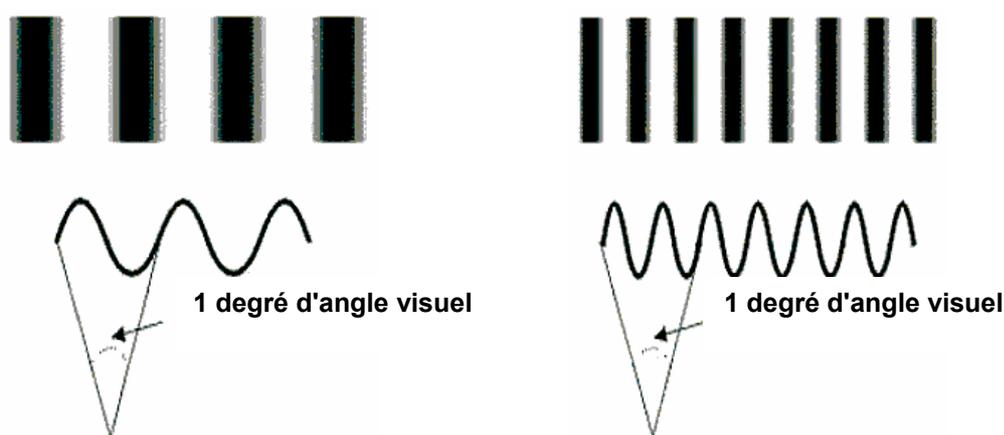


Figure 6 : Exemple de réseaux sinusoidaux. On compte 1 cycle par degré d'angle visuel (cpd) pour le réseau de gauche et 2 cycles pour le réseau de droite. La fréquence spatiale du réseau de gauche (1 cpd) est plus basse que celle du réseau de droite (2 cpd).

1.2. La Fonction de Sensibilité au Contraste (FSC)

Le réseau sinusoidal se caractérise également par une différence d'intensité lumineuse entre les barres sombres et claires, appelée contraste. Le contraste c (ou contraste de Michelson) d'un réseau sinusoidal se définit par la différence entre l'intensité lumineuse maximum L_{\max} et minimum L_{\min} divisée par la somme de ces deux intensités :

$$c[\text{Michelson}] = \frac{L_{\max} - L_{\min}}{L_{\max} + L_{\min}}$$

La discrimination des variations de luminance (contrastes) est indispensable à la perception d'un stimulus. Lorsque le contraste entre une forme et son fond (son contexte) est nul, cette forme n'est pas visible. Cette capacité de discrimination correspond à l'acuité visuelle. L'acuité visuelle caractérise le pouvoir séparateur (i.e. la plus petite différence d'intensité lumineuse perceptible entre deux stimuli) de notre système visuel. La mesure du

seuil de sensibilité au contraste fournit une estimation de l'acuité visuelle. Ce seuil correspond à la valeur de contraste minimum pour percevoir des réseaux sinusoïdaux de fréquences spatiales différentes. La sensibilité au contraste en fonction des fréquences spatiales détermine ainsi la Fonction de Sensibilité au Contraste (FSC). La Figure 7 présente la courbe de sensibilité chez l'humain adulte pour un réseau sinusoïdal statique présenté en vision centrale et variant en fréquences spatiales. Les fréquences spatiales (en cpd) sont reportées sur l'axe des abscisses et la sensibilité au contraste (valeur inverse du seuil de contraste : $1/c$) sur l'axe des ordonnées, l'échelle des axes étant logarithmique. Cette fonction varie de manière curvilinéaire avec la fréquence spatiale. La sensibilité au contraste est meilleure pour les fréquences spatiales comprises entre 2 et 6 cpd, avec une chute brusque de la sensibilité pour les fréquences spatiales plus hautes et une diminution plus douce, mais prononcée, de la sensibilité pour les fréquences spatiales plus basses (DeValois & DeValois, 1988).

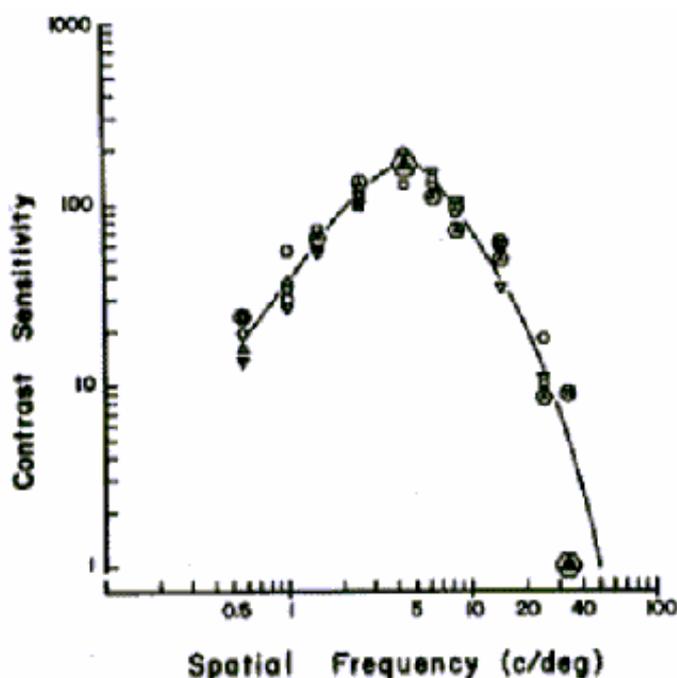


Figure 7 : Fonction de Sensibilité au Contraste (FSC), chez le sujet humain, pour un réseau sinusoïdal statique, présenté en vision centrale et variant en fréquences spatiales. En ordonnée, la sensibilité au contraste (valeur inverse du seuil de contraste : $1/c$). En abscisse, la fréquence spatiale en cycles par degré (cpd) d'angle visuel. L'échelle des axes est logarithmique. La sensibilité est la valeur minimum de contraste nécessaire pour percevoir un réseau d'une fréquence spatiale donnée. La sensibilité au contraste est meilleure pour les fréquences spatiales comprises entre 2 et 6 cpd. La fréquence spatiale la plus élevée perceptible à un contraste maximum est proche de 60 cpd (Figure tirée de DeValois & DeValois, 1988).

Une caractéristique non négligeable de la FSC pour nos recherches est que la sensibilité au contraste varie en fonction de l'excentricité rétinienne et se traduit par une diminution de la sensibilité avec l'excentricité rétinienne. Cette diminution est étroitement liée à la répartition non-homogène des photorécepteurs (cônes et bâtonnets) sur la rétine. Cette répartition, caractérisée par une diminution de la densité des récepteurs avec l'excentricité rétinienne, se manifeste par une baisse de l'acuité visuelle (et donc de la sensibilité au contraste) en vision périphérique. Virsu & Näsänen (1978) ont déterminé la FSC en fonction de la fréquence spatiale et de l'excentricité rétinienne. Ils ont montré que la sensibilité au contraste diminuait rapidement avec l'excentricité rétinienne. La plus haute fréquence spatiale perceptible, à un contraste maximum, varie d'environ 60 cpd en présentation fovéale à seulement 2 cpd en présentation périphérique de 30° d'excentricité rétinienne (cf. Figure 8).

L'étude de la FSC est donc particulièrement intéressante pour nos recherches comportementales, qui nécessitent de présenter des stimuli visuels de différentes fréquences spatiales en vision parafovéale, car elle permet de prédire leur visibilité en fonction de l'excentricité visuelle.

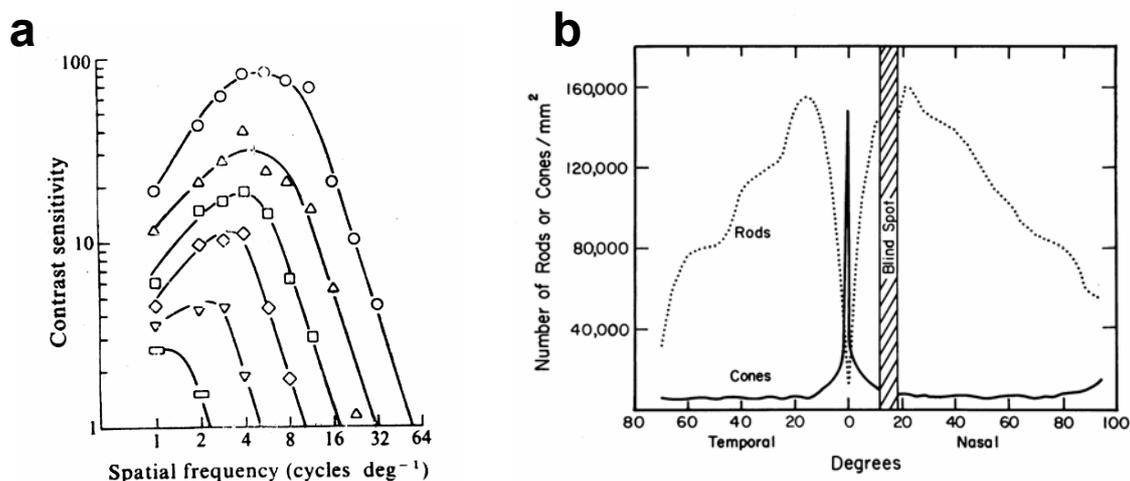


Figure 8 : (a) Fonction de sensibilité au contraste chez le sujet humain, en fonction de la fréquence spatiale et de l'excentricité rétinienne (\circ : 0° d'angle visuel ; \triangle : 1,5° ; \square : 4° ; \diamond : 7,5° ; ∇ : 14° ; \square : 30°). L'acuité visuelle (i.e. la valeur d'intersection avec l'axe des x) varie d'environ 60 cpd en présentation fovéale à seulement 2 cpd en présentation périphérique de 30° d'excentricité rétinienne (Figure tirée de Virsu & Näsänen, 1978). (b) Représentation de la répartition des cônes ('Cones') et des bâtonnets ('Rods') dans la rétine humaine en fonction de l'excentricité rétinienne. La répartition des cônes, responsables de la perception des détails en condition d'éclairage normale, est très inégale au niveau de la rétine. Elle est très dense au niveau de la fovéa et diminue fortement avec l'excentricité rétinienne. Les bâtonnets sont pratiquement absents de la région fovéale et leur densité est maximale à environ 20 degrés d'excentricité (Figure tirée de DeValois & DeValois, 1988).

1.3. Les canaux fréquentiels

Selon Campbell & Robson (1968), la FSC ne reflète pas la sensibilité d'un seul mécanisme, mais l'activité combinée de plusieurs mécanismes indépendants, baptisés "canaux fréquentiels". Chaque mécanisme serait sélectivement sensible à une bande de fréquences spatiales, se comportant comme un filtre qui détecterait les variations de luminance sur une échelle spatiale particulière. Les filtres sélectifs aux plus basses fréquences spatiales détecteraient de larges variations de luminance (e.g., les gros objets, les formes globales), alors que les filtres sélectifs aux plus hautes fréquences spatiales détecteraient les variations de luminance plus fines (e.g., les petits objets, les détails).

Dans une étude psychophysique, Blakemore & Campbell (1969) ont testé l'hypothèse des canaux fréquentiels par le biais de la technique d'adaptation sélective. Cette technique est basée sur l'élévation du seuil de sensibilité à une exposition prolongée d'un stimulus relativement à la mesure initiale du seuil. Les auteurs ont mesuré la FSC avant et après adaptation à un réseau sinusoïdal de fréquence spatiale spécifique. Ils ont observé que le seuil de sensibilité au contraste diminuait seulement pour une gamme restreinte de fréquences spatiales proche de celle d'adaptation. Selon les auteurs, l'adaptation isolerait un canal fréquentiel particulier. Le système visuel serait donc pourvu de canaux fréquentiels et la FSC correspondrait, en fait, à l'enveloppe de nombreux canaux fréquentiels se chevauchant (cf. Figure 9).

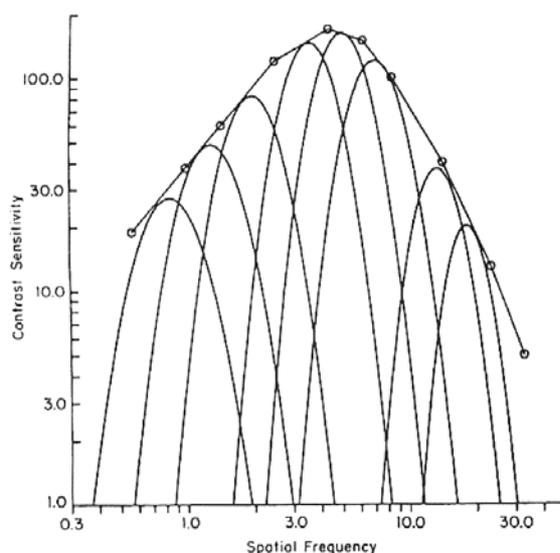


Figure 9 : La FSC reflète l'enveloppe de la sensibilité des différents canaux fréquentiels, indépendants les uns des autres et sélectifs à une bande de fréquences spatiales (Figure tirée de DeValois & DeValois, 1988).

Ces données apportent des preuves psychophysiques supplémentaires de la sélectivité des cellules du cortex visuel aux fréquences spatiales. Cette caractéristique fonctionnelle amène à l'idée séduisante que le système visuel réaliserait, au niveau cortical, une sorte d'analyse de Fourier de l'image rétinienne (i.e. analyse de l'image dans le domaine fréquentiel).

1.4. L'analyse de Fourier

Prenons le cas simple d'une image statique en niveau de gris. Au niveau de la rétine, elle équivaut à une distribution spatiale de luminance. Cette distribution peut être analysée dans le domaine de Fourier : une opération mathématique linéaire, la transformée de Fourier (pour plus de détails, voir par exemple Ginsburg, 1986), permet de décomposer l'image (domaine spatial) en une somme de réseaux sinusoïdaux correctement choisis en fréquence spatiale, en orientation, en amplitude et en phase⁷ (cf. Figure 10) et de la résumer en un spectre de fréquences spatiales (domaine fréquentiel).

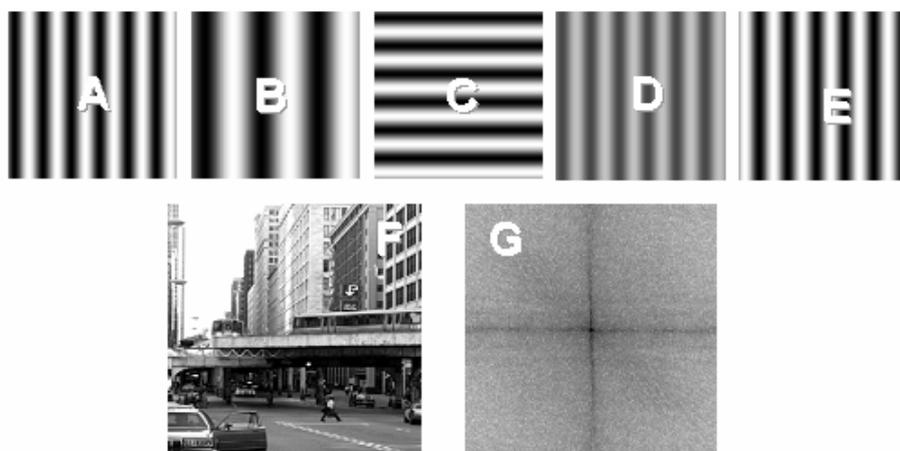


Figure 10 : Réseaux sinusoïdaux et spectre d'amplitude d'une scène de ville. Par rapport au réseau central A, le réseau B a une fréquence spatiale plus basse, le réseau C une orientation orthogonale, le réseau D une amplitude (ou contraste) moindre et le réseau E une phase différente. La figure G est une représentation spatiale du spectre d'amplitude de la scène de ville (F). Les axes représentent l'orientation des fréquences spatiales. Au centre, la fréquence est nulle. Un point donné représente la densité d'énergie de toute l'image à une fréquence et une orientation donnée (plus il est foncé, plus l'énergie est grande). La figure G indique notamment que, quelle que soit la bande de fréquences spatiales, les orientations verticale et horizontale dominent dans la scène de ville (F) (Figures tirées de Marendaz et al., 2003)

⁷ La fréquence spatiale de ces réseaux sinusoïdaux correspond au nombre de cycles par degré, l'amplitude au contraste de luminance pour une fréquence donnée et la phase à la position du cycle.

Dans le domaine fréquentiel, une image peut être représentée par un spectre d'amplitude (ou d'énergie). La Figure 11 donne une représentation schématique du spectre d'amplitude d'une image naturelle. L'axe Z désigne l'amplitude des fréquences spatiales et le plan X,Y leurs orientations. L'amplitude des fréquences spatiales orientées horizontalement est représentée sur l'axe X et celle des fréquences spatiales orientées verticalement sur l'axe Y. Au centre du spectre, la fréquence est nulle. Le spectre d'amplitude est symétrique selon les axes X et Y. Les BFs sont rapportées à proximité du centre, où l'amplitude est la plus importante, les HFes étant codées en périphérie. L'amplitude décroît de manière inverse à la fréquence spatiale (Field, 1987). Pour des stimuli bidimensionnels de type "scènes naturelles", la décroissance de cette amplitude est de la forme $1/f^2$ (où f correspond à la fréquence spatiale, cf. Figure 12). Remarquons que la description du signal d'une image ne serait pas complète sans le spectre de phase qui représente graphiquement les positions relatives des fréquences spatiales.

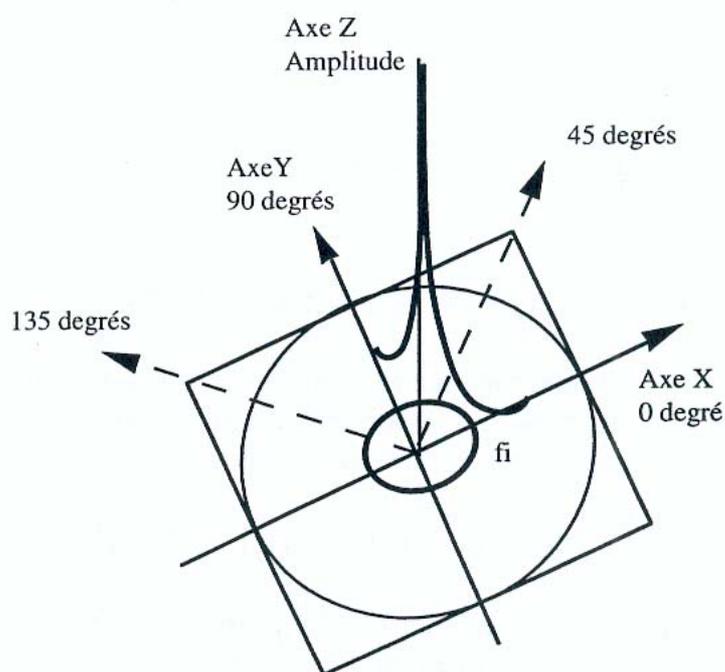


Figure 11 : Représentation schématique du spectre d'amplitude. L'axe Z désigne l'amplitude d'une fréquence particulière f_i et le plan X,Y son orientation (e.g., 0° , 45° , 90° et 135°). L'amplitude des fréquences spatiales orientées horizontalement est représentée sur l'axe X et celle des fréquences spatiales orientées verticalement sur l'axe Y. Au centre du spectre, la fréquence est nulle. Les basses fréquences spatiales sont proches du centre, où l'amplitude est la plus importante. Les hautes fréquences spatiales sont codées en périphérie. Le spectre d'amplitude est symétrique selon les axes X et Y (Figure tirée de Oliva, 1995).

Il est raisonnable de penser que le système visuel possède des détecteurs corticaux (i.e. les cellules simples et complexes du cortex visuel primaire) adaptés à l'analyse de la distribution spatiale de luminance de l'image rétinienne. Ceux-ci agiraient comme des filtres de type passe-bande orientés⁸ qui échantillonneraient le spectre d'amplitude de l'image rétinienne.

1.5. Décours temporel de l'analyse fréquentielle

D'autres études psychophysiques concernent les propriétés temporelles des canaux fréquentiels. Breitmeyer (1975) a montré que la détection de réseaux sinusoïdaux en BFs était plus rapide que celle des réseaux en HFs (les temps de réponses augmentaient d'environ 80 ms quand la fréquence spatiale augmentait de 0,5 à 11 cpd). Selon l'auteur, l'allongement du temps de réaction avec l'augmentation de la fréquence spatiale correspond à l'intervention de deux types de canaux visuels : (i) les canaux phasiques (i.e. les cellules ganglionnaires M), à conduction rapide, sélectifs aux BFs et (ii) les canaux toniques (i.e. les cellules ganglionnaires P), plus lents, pour les moyennes et HFs. Les caractéristiques temporelles de ces canaux déterminent la vitesse de conduction des voies magnocellulaire (issue des cellules M) et parvocellulaire (issue des cellules P) dans le cortex visuel. Ces données fonctionnelles sont en faveur d'une préférence de l'analyse corticale de l'information en BFs sur l'analyse corticale des HFs.

1.6. Le filtrage spatial : un outil méthodologique

Nous avons vu que des opérations mathématiques (i.e. la transformée de Fourier), permettent de transformer une image bidimensionnelle (domaine spatial) en un spectre de fréquences spatiales (domaine fréquentiel). Dans le domaine fréquentiel, il est également possible d'ôter sélectivement les composantes fréquentielles souhaitées (ou de modifier leur amplitude) à l'aide d'un filtrage en fréquences (ou en amplitude). La technique du filtrage des fréquences spatiales est rapportée dans l'Annexe 1. Un filtrage passe-bas d'une image visuelle ne laisse passer que les BFs et l'image apparaît floue, comme dépourvue d'informations locales. Un filtrage passe-haut ne laisse passer, schématiquement parlant,

⁸ En effet, les cellules simples et complexes du cortex visuel primaire sont également sélectives aux orientations (Hubel & Wiesel, 1962, 1968).

que les HF de sorte que l'image apparaît comme un dessin "au trait" (cf. Figure 12). Suite à ce processus de filtrage, le stimulus dépourvu des fréquences spatiales ôtées est reconstruit dans le domaine spatial grâce à la transformée de Fourier inverse (Ginsburg, 1986).

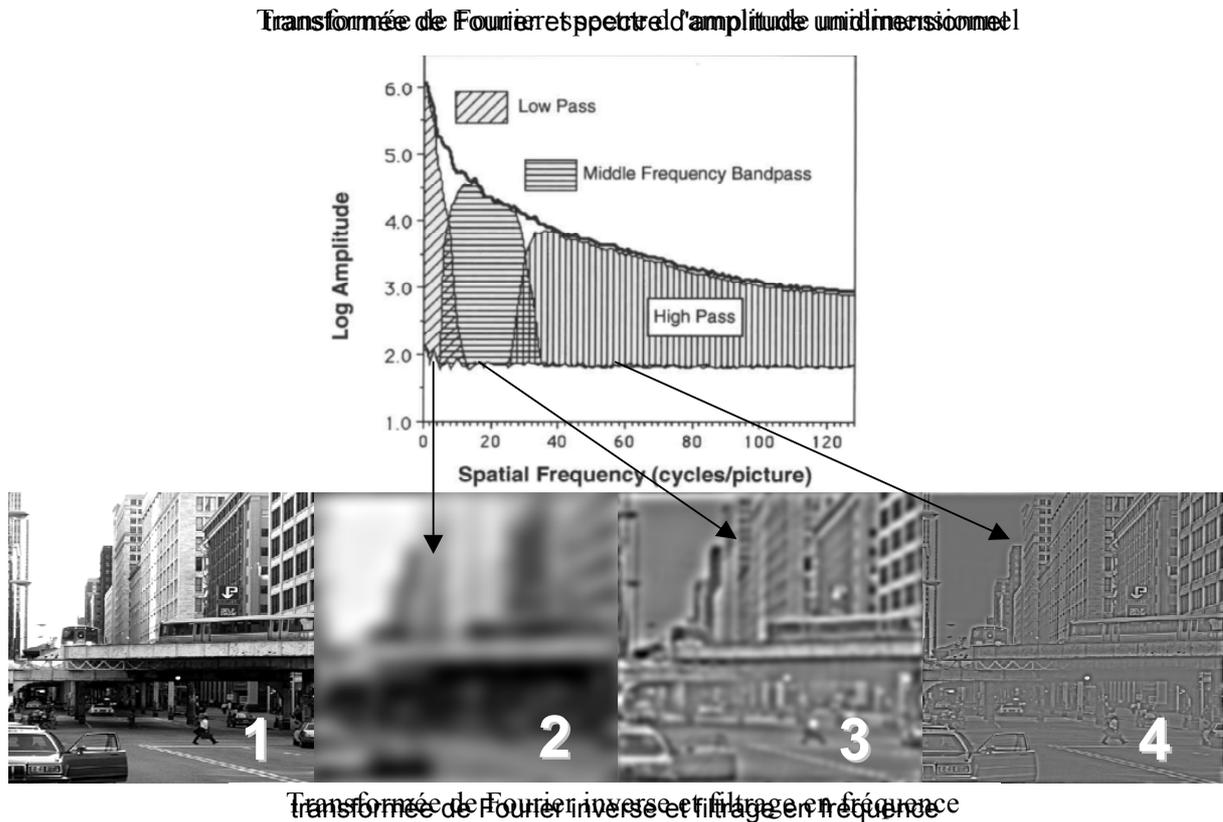


Figure 12 : Transformée de Fourier et filtrage en fréquences spatiales. La transformée de Fourier permet de transformer une image bidimensionnelle (image 1) en un spectre d'amplitude et de phase. Le spectre d'amplitude unidimensionnel de l'image est représenté en haut de la figure. Pour des stimuli de type "scènes naturelles", l'amplitude décroît de manière inverse à la fréquence spatiale. Pour une image bidimensionnelle, la décroissance de l'amplitude est de la forme $1/f^2$. Lors de la transformation inverse, il est possible de faire un filtrage en fréquence. Un filtrage passe-bas ne laisse passer que les BFs (image 2) et un filtrage passe haut ne laisse passer que les HFs (image 4).

Cette technique de filtrage est devenue l'outil méthodologique par excellence des tenants du modèle fréquentiel. Elle a, de ce fait, largement été utilisée par Ginsburg (1986) afin de démontrer la validité du modèle fréquentiel dans la perception de la forme.

2. Le modèle fréquentiel dans la perception de la forme

2.1. Les lois d'organisation perceptive de la Gestalt

Nous avons évoqué dans l'introduction de cette thèse, le désordre perceptif auquel le système visuel est confronté (e.g., la variabilité perceptive de la position, de la taille et de l'orientation des objets). Au-delà de cet obstacle, le système visuel se doit de résoudre un problème majeur, celui d'organiser les éléments du champ visuel en un objet significatif. De quelle manière le système visuel organise-t-il les éléments d'un objet afin de le percevoir comme une globalité structurée ? Fondamentalement, comment le système visuel perçoit-il la "forme" ?

La théorie de la Gestalt (théorie qui a dominé la psychologie expérimentale durant la première partie du XX^e siècle) portait déjà un intérêt particulier à comprendre de quelle manière les opérations de groupement perceptif sont réalisées. Dans ce but, les gestaltistes ont proposé un certain nombre de lois d'organisation perceptive qui rendraient compte de la tendance du système perceptif à regrouper les éléments d'une même forme et à dissocier les éléments appartenant à des formes différentes. Selon ces lois, des éléments visuels tendent à se regrouper en une forme lorsqu'ils sont proches les uns des autres (loi de proximité), semblables les uns aux autres (loi de similarité), subissent simultanément un mouvement relatif dans la même direction (lois de destin commun), forment une configuration fermée (loi de clôture), admettent un axe de symétrie (loi de symétrie) et se situent dans le prolongement les uns des autres (loi de continuité) (Guillaume, 1937).

Cependant, ces lois, formulées de manière empirique, demeurent ambiguës dans leur principe fonctionnel. Selon Ginsburg (1986) et en accord avec le modèle fréquentiel, l'organisation spatiale d'un stimulus visuel serait, en fait, contenue dans les BFs. Un filtrage passe-bas de l'information visuelle permettrait au système visuel d'extraire les structures organisées sous-jacentes aux lois d'organisation perceptive. Par exemple, le filtrage passe-bas d'une lettre G constituée de points donne l'image d'une ligne continue (cf. Figure 13b) qui serait assimilée par le système perceptif à l'image originale. Le filtrage passe-bas fournirait la quantité minimale d'informations nécessaires à la reconnaissance d'une forme et rendrait compte des lois d'organisation perceptive (dans notre exemple, la loi de continuité) énoncées dans la théorie de la Gestalt.

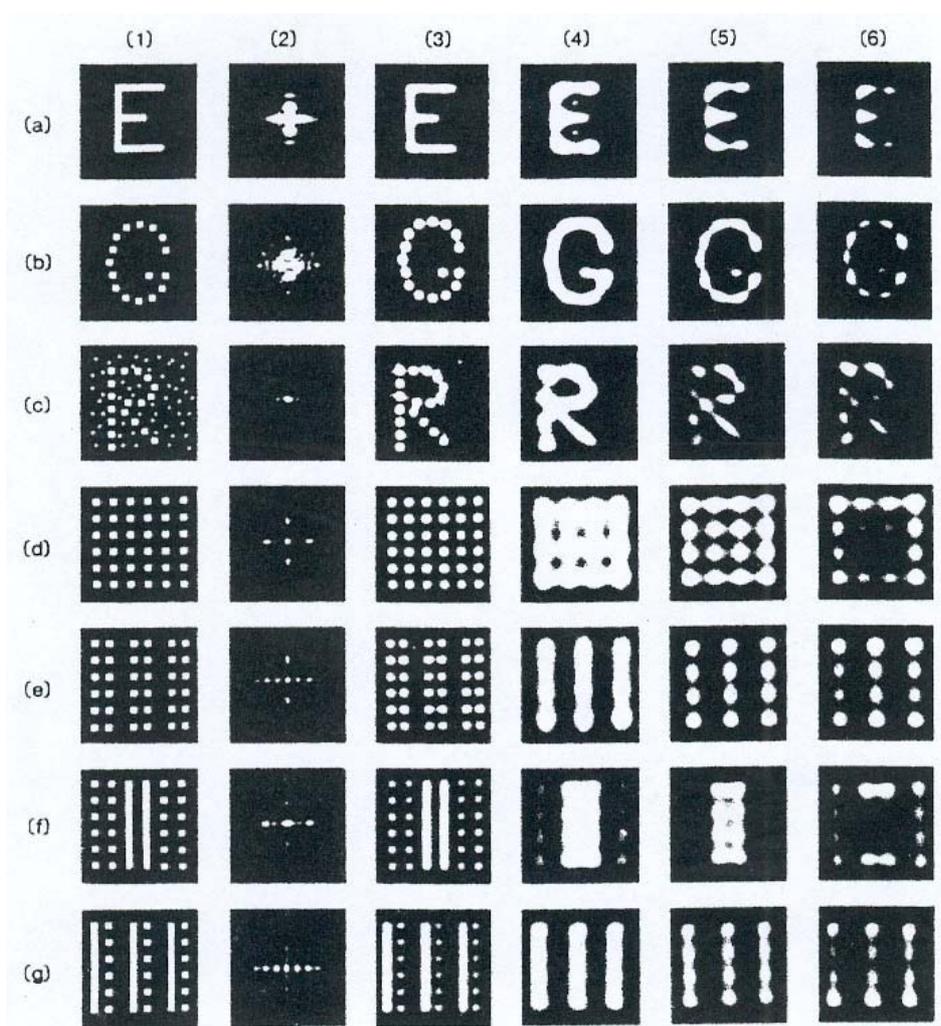


Figure 13 : Exemples de lois de regroupements perceptifs de la psychologie de la Gestalt interprétées en terme de filtrage en fréquences spatiales. Les images originales (présentées dans la première colonne) représentent (a) une lettre E, (b) une lettre G constituée de points, (c) une lettre R constituée de points dans un bruit aléatoire, (d) un pattern unique de points, (e) trois groupes de points créés par la loi de proximité, (f) deux groupes de points similaires séparés par un groupe central différent, (g) trois groupes où la proximité suscite la similarité des éléments. Les spectres d'amplitudes des images originales sont présentés dans la deuxième colonne et le résultat d'un filtrage passe-bas apparaît dans les quatre colonnes suivantes (Figure tirée de Ginsburg, 1986).

2.2. Les illusions perceptives visuelles

Il arrive que la perception visuelle que nous ayons d'une forme soit erronée. Cette erreur systématique correspond à une illusion perceptive visuelle. Les illusions visuelles les plus connues sont les illusions optico-géométriques. Elles sont produites par des figures géométriques qui donnent lieu à des erreurs d'estimation de la dimension, de l'orientation

ou de la forme de certains de leurs éléments (Delorme, 1982). Des exemples d'illusions optico-géométriques sont présentés dans la Figure 14. Dans l'illusion Müller-Lyer (cf. Figure 14a), un segment encadré de flèches (les penne) pointant vers l'extérieur est jugé plus court que ce même segment encadré de penne pointant vers l'intérieur. Ginsburg (1986) observe que le filtrage passe-bas d'illusions optico-géométriques classiques engendre des distorsions physiques semblables aux distorsions illusoires classiques (cf. Figure 14).

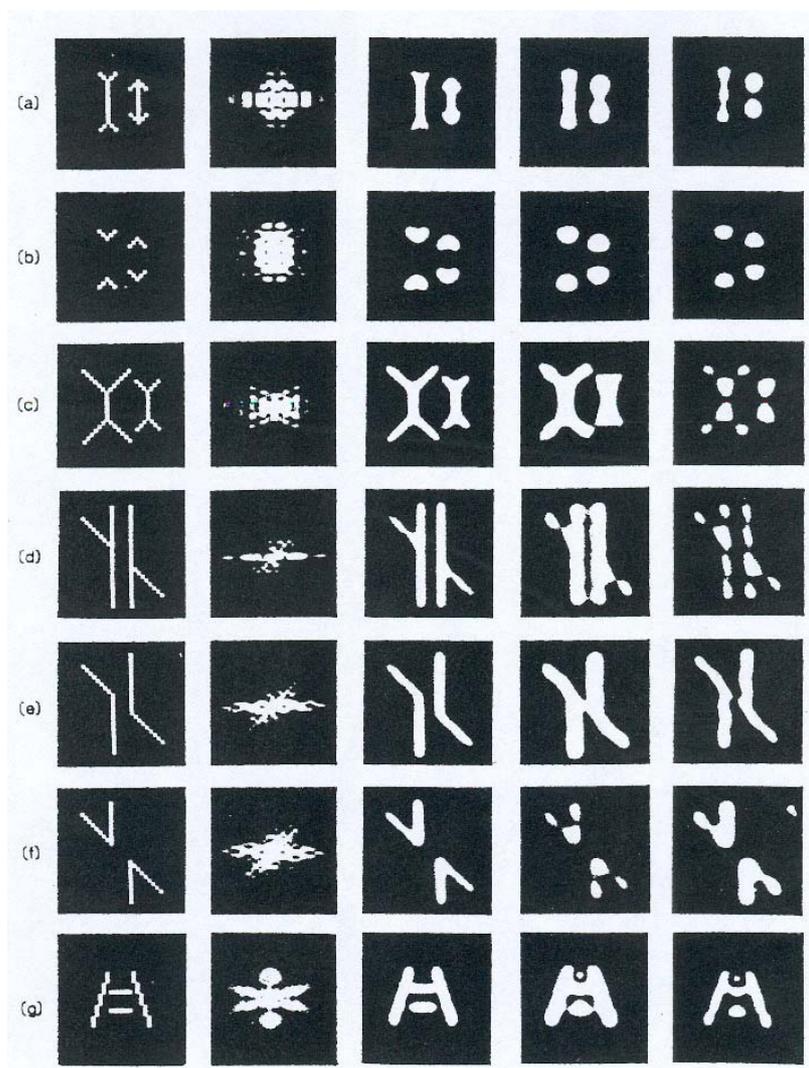


Figure 14 : Exemples de filtrage spatial d'illusions optico-géométriques. (a) L'illusion Müller-Lyer, (b) l'illusion Müller-Lyer sans flèches, (c) l'illusion Müller-Lyer avec une taille différente des penne, (d) l'illusion de Poggendorff, (e et f) deux variantes de l'illusion de Poggendorff portant sur les angles obtus et aigus et (g) l'illusion de Ponzo. Les images originales sont présentées dans la première colonne, leur spectre d'amplitude dans la deuxième colonne et le résultat d'un filtrage passe-bas apparaît dans les trois colonnes suivantes. Ces dernières révèlent des distorsions physiques semblables aux distorsions illusoires classiques (Figure tirée de Ginsburg, 1986).

Une sorte d'illusion visuelle concerne le tableau de la Joconde (cf. Figure 15a). De temps à autre, il semble que Mona Lisa sourit. Pour le modèle fréquentiel, ce sourire saccadé n'est pas un mystère. Une étude de Livingstone (2000) révèle que les expressions de Mona Lisa diffèrent suivant le type de filtrage appliqué au tableau de la Joconde. Son sourire apparaît plus nettement dans une image filtrée passe-bas que passe-haut (cf. Figure 15b). Dans quelle situation pouvons-nous alors percevoir ce sourire ? La diminution de la sensibilité au contraste en fonction de l'excentricité rétinienne implique une perception de type passe-bas à mesure qu'une image s'éloigne de la vision centrale. Sur ce principe, Livingstone (2000) propose que plus le regard de l'observateur s'éloigne de la bouche de Mona Lisa (cas où l'observateur regarde les yeux), plus la perception de la bouche sera de type passe-bas et donc perçue comme exprimant un large sourire.

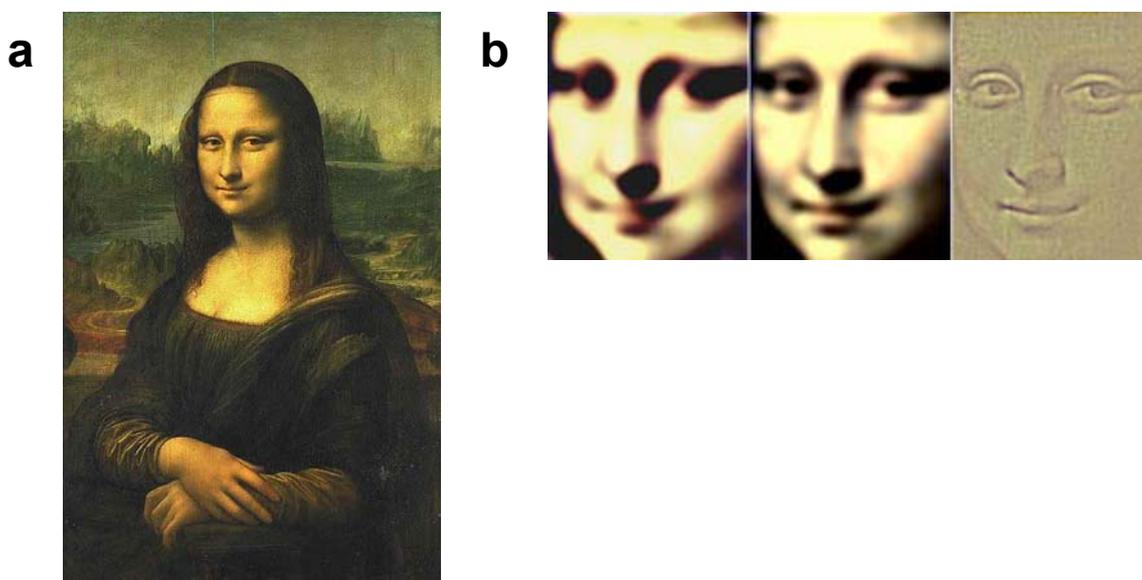


Figure 15 : (a) **La Joconde** (Oeuvre de Léonard de Vinci). (b) **Filtrage spatial du visage de Mona Lisa**. Les deux visages de gauche sont filtrés passe-bas et le visage de droite, passe-haut. (Figures tirées de Livingstone, 2000).

Le modèle fréquentiel fournit donc une explication fonctionnelle de la perception de formes organisées. L'ensemble de ces travaux nous amène à penser que la perception "réelle" ou "illusoire" de la forme serait due à une précedence temporelle de l'information portée par les BFs. Nous allons voir que le modèle fréquentiel permet également d'expliquer les phénomènes de précedence globale et d'interférence globale, spécifiques à la reconnaissance de formes hiérarchiques.

3. Le modèle fréquentiel dans la reconnaissance des formes hiérarchiques

3.1. La précedence globale et l'interférence globale

Le modèle fréquentiel suggère que la perception de la forme globale précède la perception des éléments qui la compose. Cette hypothèse rejoint la théorie de la Gestalt selon laquelle "la perception du tout est supérieure à celle de ses parties". Afin de tester cette séquence de traitement, des psychologues cognitivistes (Kinchla, 1974; Navon, 1977) ont mis au point le paradigme des formes hiérarchiques.

Dans leur version originale, les formes hiérarchiques sont des stimuli visuels représentant une grande lettre globale composée de petites lettres locales. La lettre globale peut être identique (congruente) ou non (non congruente) aux lettres locales. Des exemples de formes hiérarchiques sont présentés dans la Figure 16. Les sujets doivent identifier le plus précisément et rapidement possible une lettre cible. Deux tâches différentes peuvent être proposées au sujet. La première, où la cible peut apparaître aussi bien au niveau global qu'au niveau local, nécessite une division de l'attention sur les deux niveaux de la structure. C'est la tâche d'attention divisée. La seconde, où la cible n'apparaît qu'à un seul niveau hiérarchique, ne nécessite une orientation de l'attention que sur ce seul niveau. C'est la tâche d'attention dirigée (ou sélective).

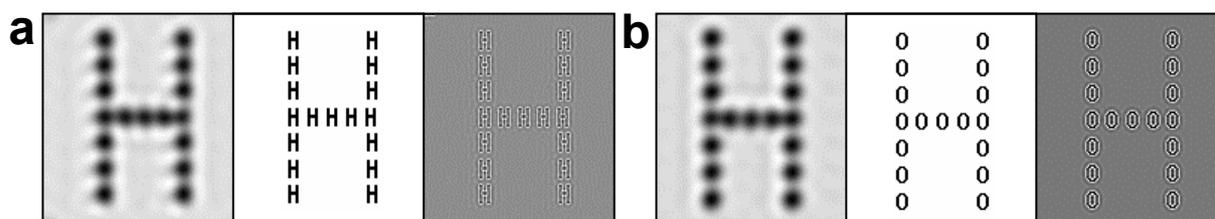


Figure 16 : Formes hiérarchiques. (a) Une lettre globale H composée de petites lettres locales H (stimulus congruent ; image du centre) est filtrée passe-bas à gauche et passe-haut à droite. **(b)** Une lettre globale H composée de petites lettres locale O (stimulus non-congruent ; image du centre) est filtrée passe-bas à gauche et passe-haut à droite. Le filtrage passe-bas supprime l'information de détails nécessaire à la perception de l'information locale. Dans cette condition, l'identification des lettres locales n'est plus possible. Le filtrage passe-haut gêne la perception de la structure globale des formes mais la tâche demeure réalisable (Figures tirées de Marendaz et al., 2003).

Dans les deux cas, il est possible de déterminer la vitesse de traitement relatif de chaque niveau hiérarchique en comparant le temps de réponse moyen de l'identification de la lettre globale à celui de la lettre locale. En utilisant une tâche d'attention dirigée, Navon (1977) a montré que l'identification de la lettre globale était plus rapide que celle de la lettre locale. Cette dominance de l'information globale correspond au phénomène de précedence globale.

Outre ce phénomène, le paradigme des formes hiérarchiques permet également d'établir s'il existe une indépendance des traitements réalisés à ces deux niveaux hiérarchiques ou si un niveau de traitement interfère sur l'autre. Ainsi, les résultats de Navon (1977) ont montré que l'identification des éléments locaux non congruents avec la lettre globale était plus longue que celle des éléments locaux congruents. Asymétriquement, aucune influence des lettres locales sur l'identification de la lettre globale n'a été observée. Ce résultat suggère une interférence du traitement de l'information globale sur l'information locale : c'est l'interférence globale.⁹

a. Organisation hiérarchique et fréquences spatiales

Les effets de précedence et d'interférence globales conduisent à l'idée qu'il existe deux types de canaux séparés répondant différemment et en parallèle à l'information globale et locale (Miller, 1981). On peut alors se demander dans quelle mesure ces canaux sont liés aux canaux fréquentiels. Les études psychophysiques de Schulman et ses collaborateurs (Schulman, Sullivan, Gisch, & Sadoka, 1986; Schulman & Wilson, 1987) ont apporté des éléments de réponse à cette question.

Dans une première étude, Schulman et al. (1986) ont montré que l'utilisation d'une procédure d'adaptation d'une gamme de fréquences spatiales par des réseaux sinusoïdaux

⁹ En principe, l'interférence d'un niveau sur l'autre est déterminée par la comparaison du temps de réponse moyen de l'identification d'une forme congruente à celui d'une forme non congruente. Toutefois, il s'agit ici d'une description simplifiée de la mesure de l'interférence car celle-ci ne vaut que pour la tâche d'attention dirigée. En effet, dans la tâche d'attention divisée, les formes congruentes ne sont jamais utilisées pour la raison simple que si la cible apparaît simultanément aux deux niveaux hiérarchiques, on ne peut savoir sur quel niveau porte la réponse. Dans les tâches d'attention divisée, l'effet d'interférence est donc mesuré à l'aide d'une technique particulière qui consiste à faire varier la similarité perceptive entre les lettres cibles et les lettres distracteurs de formes hiérarchiques. Cette manipulation est connue depuis les travaux de Lamb & Robertson (1989). Dans cette étude, une des cibles était la lettre H. Le distracteur était similaire (lettre A, ajout d'un segment horizontal supérieur à la lettre H) ou dissimilaire (lettre E). Si l'identification de la cible H était plus lente en présence du distracteur similaire A que du distracteur dissimilaire E, les auteurs concluaient que le niveau hiérarchique du distracteur interférait sur le niveau hiérarchique de la cible. Les résultats ont montré un effet de la similarité des distracteurs globaux lorsque la cible apparaissait au niveau local (i.e. une interférence globale), l'effet inverse n'étant pas observé.

(procédure réduisant la sensibilité des canaux accordés sur la fréquence spatiale induite, Blakemore & Campbell, 1969) perturbait la reconnaissance des formes hiérarchiques. L'adaptation par des BFs ralentissait la réponse au niveau global alors que l'adaptation par des HFs ralentissait la réponse au niveau local. L'information globale serait donc portée par les canaux accordés sur les BFs, alors que l'information locale serait portée par les canaux accordés sur les HFs.

Dans une seconde étude, Schulman & Wilson (1987) ont montré que la distribution de l'attention sur un des deux niveaux hiérarchiques affectait la détection de différentes fréquences spatiales. Les auteurs demandaient aux sujets d'identifier les lettres composant des formes hiérarchiques, soit au niveau global, soit au niveau local, en focalisant leur attention sur l'un ou l'autre de ces niveaux dans des blocs d'essais séparés (e.g., utilisation d'une tâche d'attention dirigée). Dans certains essais, les sujets devaient simultanément détecter un réseau sinusoïdal de différentes fréquences spatiales. Les résultats ont montré que l'attention dirigée sélectivement au niveau global favorisait la détection d'un réseau sinusoïdal en BFs, alors que la focalisation de l'attention au niveau local favorisait la détection d'un réseau sinusoïdal en HFs. Cette étude démontre, à nouveau, une relation étroite entre l'information globale et les BFs d'une part et l'information locale et les HFs d'autre part. Elle suggère également que l'analyse fréquentielle peut être modulée par des facteurs attentionnels. Les travaux de Schulman et al. (1986) et Schulman & Wilson (1987) nous amènent à l'idée d'une reconnaissance des formes hiérarchiques *via* une analyse "fréquentielle".

b. La précédenace temporelle des BFs dans la précédenace globale

Une explication fonctionnelle du phénomène de précédenace globale est donc de penser qu'il est sous-tendu par les propriétés de la voie magnocellulaire. La lettre globale serait perçue plus rapidement que la lettre locale du fait d'un traitement rapide de l'information portée par les BFs à travers la voie magnocellulaire. Un moyen de tester cette hypothèse est donc de supprimer l'information en BFs, notamment par un filtrage passe-haut. L'effet de cette manipulation sur la précédenace globale est rapporté par Badcock, Whitworth, Badcock, & Lovegrove (1990) et Lamb & Yund (1993). Dans l'étude de Badcock et al. (1990), l'information en BFs était ôtée *via* un filtrage passe-haut des formes hiérarchiques. Des exemples de formes hiérarchiques filtrées passe-haut sont présentés

dans la Figure 16. Les auteurs comparaient l'identification de la forme globale des formes hiérarchiques filtrées passe-haut à celle de formes hiérarchiques non-filtrées. Les résultats ont montré un pattern de précedence globale sur les patterns non-filtrés et un ralentissement exclusif à l'identification de la lettre globale suite à un filtrage passe-haut. Afin de contrôler que ces résultats n'étaient pas imputables à une diminution du contraste des stimuli filtrés passe-haut¹⁰, les auteurs ont construit des formes hiérarchiques non-filtrées de même contraste que les patterns filtrés passe-haut. Les résultats ont montré que l'effet de précedence globale persistait sur les patterns non-filtrés en dépit de la manipulation du contraste. L'absence de précedence globale sur des formes hiérarchiques filtrées passe-haut serait effectivement induite par la suppression de l'information en BFs.

Dans l'étude de Lamb & Yund (1993), la suppression de l'information en BFs dans les formes hiérarchiques a été réalisée à l'aide de la technique 'contrast-balanced'. Cette technique consiste à entourer chaque lettre locale d'un trait extérieur plus sombre de sorte que la luminance moyenne entre l'intérieur (plus claire) et le contour (plus sombre) de la lettre locale soit égale à la luminance de l'arrière-plan (cf. Figure 17b). Afin de justifier leur méthode, les auteurs ont réalisé la transformée de Fourier de formes hiérarchiques normales et 'contrast-balanced' (Figure 18a et b). Cette dernière révélait une absence de BFs inférieures à 3 cpd spécifique aux patterns 'contrast-balanced'. Les résultats de cette étude ont montré que l'identification de la forme globale était ralentie par cette manipulation, confirmant ainsi le rôle des BFs dans le phénomène de précedence globale. Ces deux études confortent donc l'idée d'une précedence globale induite par la précedence temporelle des BFs.

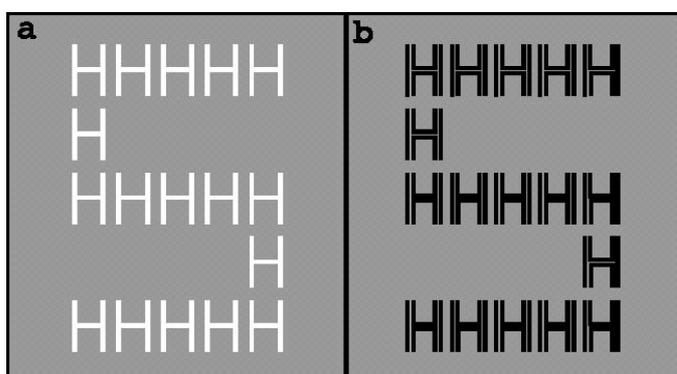


Figure 17 : Formes hiérarchiques normales (a) et 'contrast-balanced' (b) (Figure tirée de Lamb & Yund, 1996b).

¹⁰ Comme pour des images de scènes naturelles, l'amplitude (i.e. le contraste) de formes hiérarchiques décroît de manière inverse à la fréquence spatiale.

Cependant, quelques études ne rapportent pas toujours de prééminence globale, et même, parfois, une prééminence locale (e.g., Kinchla & Wolfe, 1979; Lamb & Robertson, 1989, 1990; Martin, 1979). En faisant varier la taille angulaire de figures hiérarchiques, Kinchla & Wolfe (1979) ont observé que la prééminence globale se transformait en une prééminence locale à mesure que la taille angulaire augmentait. Les auteurs utilisaient de formes globales de taille 4,8°, 6,7°, 8,0°, 10,3° et 22,1° d'angle visuel. La taille des éléments locaux était à chaque fois 4,8 fois plus petite que la forme globale. La prééminence locale était observée dès que la taille globale atteignait 10,3° d'angle visuel. Des résultats similaires ont été observés dans les études de Lamb & Robertson (1989, 1990). De quelle manière la prééminence temporelle des BF pourrait-elle rendre compte de ce résultat ? Selon Kinchla & Wolfe (1979), le système visuel favoriserait le traitement de stimuli d'une taille angulaire spécifique. Ces stimuli seraient traités en premier et les stimuli plus grands ou plus petits seraient traités ensuite. De ce fait, en augmentant la taille angulaire des formes hiérarchiques, la lettre globale dépasserait la taille angulaire "optimale" et serait, par conséquent, traitée plus lentement que la lettre locale de taille devenue "optimale".

Cette interprétation ad-hoc nous pousse à interpréter ces résultats dans le cadre théorique des fréquences spatiales. L'augmentation de la taille angulaire modifierait considérablement les composantes fréquentielles des formes hiérarchiques. En effet, une forme globale de 10,3° d'angle visuel correspond à un contenu fréquentiel inférieur à 0,1 cpd, et donc à des fréquences spatiales extrêmement basses. Hughes, Nozawa, & Kitterle (1996) insistent sur l'absence de preuves concernant l'existence de canaux fréquents accordés sur de très basses fréquences spatiales (i.e., inférieures à 0,1 cpd). Ainsi, à la forme globale des plus grands stimuli hiérarchiques utilisés par Kinchla & Wolfe (1979) ne correspondrait aucun champ récepteur suffisamment grand. Cette grande forme globale serait, par conséquent, traitée différemment de la forme globale des plus petits stimuli hiérarchiques.

Dans l'étude de Martin (1979), l'auteur observait une prééminence locale à la suite de la réduction de la densité des éléments locaux des formes hiérarchiques par l'augmentation de leur espacement. Dans le cas présent, cette manipulation spatiale n'affecte pas la valeur des fréquences spatiales associée à chaque niveau hiérarchique mais modifie l'amplitude des fréquences spatiales. Hughes et al. (1996) ont, par exemple, démontré que la réduction de la densité des éléments locaux réduit l'amplitude des composantes en BF tandis que l'amplitude des HF demeure relativement inchangée. La prééminence locale observée dans

des conditions d'espace des éléments locaux se confondrait alors avec la réduction de l'amplitude des BF.

Les résultats de Kinchla & Wolfe (1979) et Martin (1979) ne contredisent qu'en apparence le modèle fréquentiel. Le phénomène de précedence globale est plus économiquement expliqué par une précedence temporelle du traitement des BF.

c. L'inhibition des canaux fréquentiels dans l'interférence globale

Les travaux de Badcock et al. (1990) ont également permis d'éclaircir l'origine d'une interférence de l'analyse de l'information globale sur l'analyse de l'information locale. En effet, dans la condition où les formes hiérarchiques étaient filtrées passe-haut, l'identification des formes locales n'était pas ralentie par la non-congruence de la forme globale. Cet effet n'était pas en lien avec une diminution du contraste des patterns filtrés passe-haut, mais avec la suppression de l'information en BF. Ce résultat a été interprété par les auteurs non seulement en terme de précedence temporelle des BF, mais également comme l'aboutissement d'une interaction entre les canaux fréquentiels où les canaux accordés sur les BF inhiberaient les canaux HF. Cette hypothèse a été explicitement testée dans les études de Hughes et ses collaborateurs (Hughes, 1986; Hughes, Layton, Baird, & Lester, 1984; Hughes et al., 1996). Par exemple, Hughes (1986) utilisait des stimuli composés de deux réseaux, un réseau cible en basse ou haute fréquence spatiale et un réseau masque de fréquence spatiale inverse. Les orientations du réseau cible et du réseau masque pouvaient être soit similaires, soit orthogonales. Les sujets devaient juger l'orientation du réseau cible. Les résultats ont montré un effet d'interférence asymétrique (lorsque les orientations entre le réseau cible et le réseau masque n'étaient pas congruentes, le réseau masque en BF ralentissait le jugement de l'orientation du réseau cible en HF, tandis que le réseau masque en HF influençait peu le jugement d'orientation du réseau cible en BF). De plus, la présentation graduelle, plutôt que brusque, des réseaux sinusoïdaux, avantageant le traitement par les cellules à réponse tonique sélectives aux HF, réduisait cet effet d'interférence. Selon Hughes et ses collaborateurs, l'effet d'interférence "asymétrique" résulterait donc d'une interaction inhibitrice entre les cellules à réponse phasique (cellules M) sélectives aux BF, et les cellules à réponse tonique (cellules P) accordées sur les HF. La réponse rapide des canaux BF inhiberait la réponse plus lente des canaux HF.

Cependant les études de Lamb et ses collaborateurs (Lamb & Yund, 1993, 1996a, 1996b, 2000; Lamb, Yund, & Pond, 1999) vont à l'encontre de cette conclusion. Par exemple, Lamb & Yund (1993) ont observé que la précedence globale était atténuée par une suppression des BF's de formes hiérarchiques (technique 'contrast-balanced'). En revanche, l'interférence de l'information globale sur l'information locale était peu affectée par cette manipulation. Ces résultats contradictoires ont amené Giraudet (2000) à reconsidérer la technique 'contrast-balanced'. En analysant le contenu fréquentiel des patterns 'contrast-balanced', cet auteur observe que les BF's inférieures à 3 cpd sont toujours présentes et que seules les fréquences spatiales comprises entre 3 et 6 cpd sont ôtées du signal (cf. Figure 18d). On est alors en droit de se poser la question de la validité des résultats de Lamb et ses collaborateurs (même si ceux-ci ne s'opposent pas au modèle fréquentiel en ce qui concerne le phénomène de précedence globale).

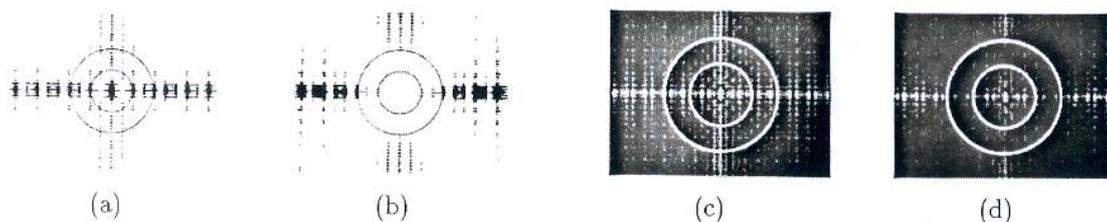


Figure 18 : Analyse du contenu fréquentiel de formes hiérarchiques 'contrast-balanced'. Les figures (a), (b), (c) et (d) représentent les résultats de la transformée de Fourier bi-dimensionnelle du stimulus hiérarchique. Les images a et b correspondent aux données de Lamb et al. (1999) : le passage d'une forme hiérarchique normale (a) à une forme hiérarchique 'contrast-balanced' (b) supprime les BF's du signal. L'analyse de Giraudet (2000) (c et d) dans des conditions identiques, révèle au contraire que les BF's (inférieures à 3 cpd) sont toujours présentes dans le signal des patterns 'contrast-balanced' (d) (Figure tirée de Giraudet, 2000).

Pour clore cette partie sur la reconnaissance des formes hiérarchiques, nous allons voir que l'analyse fréquentielle intervient dans la sélection attentionnelle des informations globales et locales.

3.2. La sélection attentionnelle des informations globales et locales

a. Paradigmes expérimentaux et effets attentionnels

Les processus attentionnels impliqués dans la reconnaissance des formes hiérarchiques ont été étudiés à l'aide de diverses procédures expérimentales. Dans une étude princeps, Ward (1982) présentait successivement deux formes hiérarchiques et faisait varier ou non le niveau hiérarchique d'apparition d'une lettre cible. Les sujets identifiaient plus rapidement la cible de la seconde forme hiérarchique lorsque son niveau hiérarchique d'apparition restait le même d'un stimulus à l'autre que lorsqu'il différait. Ce pattern de résultats correspond à ce que Ward (1982) a appelé 'the level readiness effect'. Cet effet est actuellement plus connu sous le nom de 'level repetition effect' (Robertson, 1996). Selon Ward (1982), le traitement réalisé à un niveau biaiserait la distribution de l'attention de sorte que plus d'attention serait attribuée à ce niveau pour un traitement ultérieur. L'efficacité de l'identification serait donc affectée par l'attribution des ressources attentionnelles sur un niveau hiérarchique. L'auteur ajoute que cet effet serait étroitement lié à la taille d'une fenêtre spatiale attentionnelle (Posner, Snyder, & Davidson, 1980). Lors du traitement du premier stimulus hiérarchique, la taille de la fenêtre attentionnelle serait ajustée en fonction du niveau d'apparition de la cible. Cette taille serait conservée lors du traitement du second stimulus hiérarchique. L'identification serait alors plus efficace lorsque la taille de cette fenêtre correspondrait à la taille de la cible.

Robertson, Lamb, & Knight (1988) ont étudié les processus attentionnels de la reconnaissance des formes hiérarchiques à l'aide d'une méthode différente de celle de Ward (1982) mais tout autant susceptible d'affecter la distribution de l'attention. Les auteurs faisaient varier la probabilité qu'une cible apparaisse à un niveau donné d'une forme hiérarchique suivant trois conditions expérimentales : (1) une condition de base où la probabilité d'apparition de la cible à chaque niveau était la même, (2) une condition où la cible apparaissait au niveau global dans 75% des essais et au niveau local dans les 25 % restants (3) une condition où la cible apparaissait au niveau local dans 75% des essais et au niveau global dans les 25 % restants. Les auteurs ont observé que l'identification d'une cible à un niveau plus probable était meilleure que l'identification de cette même cible à un niveau moins probable. Par exemple, lorsque la probabilité d'apparition d'une cible au

niveau local était plus importante qu'au niveau global, les résultats ont montré une préférence locale. Ce phénomène attentionnel correspond à un 'cost-benefit effect' symétrique (i.e., un bénéfice pour le niveau d'analyse le plus probable et, par symétrie, un coût pour le niveau le moins probable).

Ces effets ont de fortes implications théoriques puisqu'ils suggèrent que le phénomène de préférence globale serait également régi par des mécanismes attentionnels, mécanismes jusqu'alors peu évoqués dans les travaux précédemment décrits.

b. Les fréquences spatiales et la sélection attentionnelle

Selon Robertson (1996), les ressources attentionnelles seraient réparties de manière catégorielle (i.e. soit au niveau global, soit au niveau local) sur la base de caractéristiques visuelles permettant de distinguer les éléments locaux de la forme globale et de sélectionner l'information cible à un de ces niveaux. L'auteur suggère que les caractéristiques fréquentielles guident cette sélection attentionnelle. Il explique alors les effets attentionnels de la manière suivante : le traitement du contenu fréquentiel de la cible influencerait le traitement ultérieur. Il existerait une sorte d'empreinte attentionnelle qui contiendrait un enregistrement de la manière avec laquelle les caractéristiques fréquentielles sont utilisées durant la sélection attentionnelle. Cet enregistrement serait alors réactivé lorsqu'un pattern hiérarchique similaire réapparaîtrait. Les effets attentionnels résulteraient alors d'un effet d'amorçage de l'analyse "fréquentielle" réalisée à un niveau spécifique, un 'level specific priming effect'. Il y aurait, de ce fait, un amorçage "fréquentiel" d'un essai au suivant (cas du 'level repetition effect') ou tout au long du bloc d'essais (cas du 'cost-benefit effect').

Afin de tester cette hypothèse, Robertson (1996) a manipulé le contenu fréquentiel des stimuli hiérarchiques à l'intérieur d'un même bloc d'essais. Pour certains essais, les stimuli étaient normaux. Pour d'autres, l'information en BFs était ôtée, à l'aide d'une variante de la technique 'contrast-balanced' (construction des figures hiérarchiques à partir de poids 'contrast-balanced'), de sorte que le contenu fréquentiel ne puisse servir à distinguer l'information globale de l'information locale. L'auteur a émis l'hypothèse que si l'empreinte attentionnelle est basée sur les fréquences spatiales, dans des conditions de suppression des BFs, cette empreinte serait alors inutile et le 'level specific priming effect' devrait disparaître. Les résultats ont effectivement montré une suppression du 'level

specific priming effect' en faveur d'une empreinte attentionnelle de type fréquentiel. Par ailleurs, Robertson (1996) a également montré que cet effet était indépendant (i) du contenu sémantique de la cible (e.g., que la lettre cible soit un S ou un A), suggérant ainsi une sélection attentionnelle fréquentielle avant que l'identité de la cible soit connue, (ii) de l'emplacement de la cible dans le champ visuel, ce qui va à l'encontre de l'interprétation en terme de taille de la fenêtre attentionnelle proposée par Ward (1982), (iii) d'une persistance sensorielle puisqu'il a été observé même pour des intervalles inter-stimuli longs (3 secondes) et (iv) de la vitesse de traitement relatif de chaque niveau hiérarchique (e.g., précedence globale ou locale).

Cependant, les résultats de Lamb & Yund (1996a) contredisent, une fois de plus, cette conclusion. Ces derniers présentaient dans des blocs d'essais séparés soit des formes hiérarchiques normales, soit des formes hiérarchiques où les BF's étaient ôtées suivant la technique 'contrast-balanced' classique. Dans cette étude, les auteurs ont observé une persistance du 'level specific priming effect' même lorsque les niveaux hiérarchiques ne pouvaient être distingués sur la base des fréquences spatiales. Remarquons toutefois que, dans l'étude de Lamb & Yund (1996a), les stimuli hiérarchiques normaux et 'contrast-balanced' étaient présentés dans des blocs d'essais distincts, alors que dans l'étude de Robertson (1996), la variation du contenu fréquentiel était appliquée à l'intérieur du même bloc d'essais. C'est pourquoi, Lamb et al. (1999) ont conduit une étude visant à identifier si ces différentes procédures amenaient nécessairement à des résultats contradictoires. Dans une première expérience, les auteurs ont manipulé le contenu fréquentiel des formes hiérarchiques à l'intérieur d'un même bloc d'essais. Ils ont obtenu des résultats en accord avec ceux de Robertson (1996). Dans une seconde expérience, les auteurs ont présenté les stimuli normaux et 'contrast-balanced' dans des blocs d'essais distincts. Ils ont obtenu des résultats similaires à ceux de Lamb & Yund (1996a).

Selon Lamb et al. (1999), ces résultats suggèrent que les fréquences spatiales sont suffisantes, mais non nécessaires, à la sélection attentionnelle. Lorsque les stimuli 'contrast-balanced' sont présentés parmi des stimuli normaux, la sélection de l'information globale ou locale basée sur une analyse "fréquentielle" demeure pertinente pour certains essais (i.e. les essais normaux). De ce fait, elle est la stratégie privilégiée par le système visuel. Lorsque les stimuli 'contrast-balanced' sont présentés dans un bloc d'essais séparé des stimuli normaux, les fréquences spatiales ne constituent pas une caractéristique distinctive de l'information globale et locale. L'analyse fréquentielle n'est plus adaptée et d'autres stratégies sont utilisées pour sélectionner l'information hiérarchique.

Cette conclusion serait acceptable si nous n'avions pas critiqué auparavant la technique 'contrast-balanced'. C'est pourquoi nous accordons plus de crédits aux travaux de Hübner (2000), dont la technique de suppression de l'information en BF's par le biais d'un filtrage passe-haut (cf. Chapitre 1 – II.1.6.) nous semble plus appropriée. Dans cette étude, la manipulation fréquentielle n'affectait pas les effets attentionnels obtenus sur des formes hiérarchiques normales. Cependant, l'auteur présentait les formes hiérarchiques normales et filtrées passe-haut dans des blocs d'essais distincts. Nous reprochons, alors, à cet auteur de réfuter l'hypothèse d'une sélection attentionnelle fréquentielle sans même considérer les résultats de Lamb et al. (1999).

Dans cette revue de littérature sur le rôle des fréquences spatiales dans la reconnaissance des formes hiérarchiques, nous avons vu :

(1) que les effets de précedence globale et d'interférence globale suggèrent l'existence de deux types de canaux visuels répondant différemment et en parallèle à l'analyse de l'information globale et locale, (2) que l'information globale est analysée par les canaux fréquentiels de type passe-bas (BFs) et l'information locale par les canaux fréquentiels de type passe-haut (HFs), (3) que la précedence globale résulte, de ce fait, de la précedence temporelle de la réponse des canaux BF's, (4) que l'interférence globale résulte d'une inhibition de la réponse rapide des canaux BF's sur la réponse des canaux HF's et (5) que la sélection des informations globales et locales est, par défaut, guidée par une analyse "fréquentielle" du stimulus hiérarchique. Nous verrons, dans le Chapitre 2, que le mécanisme de sélection attentionnelle, de type fréquentiel, pourrait être localisé dans les aires du cortex temporo-pariétal.

Nous allons, à présent, nous intéresser à la validité du modèle fréquentiel dans le cadre de la reconnaissance des scènes visuelles.

4. Le modèle fréquentiel dans la reconnaissance des scènes visuelles

4.1. Arguments en faveur d'une reconnaissance visuelle rapide

Nous avons introduit cette thèse en insistant sur la rapidité du phénomène de reconnaissance visuelle. Cette caractéristique a été expérimentalement mise en évidence dans les travaux de Thorpe et ses collaborateurs (Thorpe, 1998; Thorpe, Gegenfurtner, Fabre-Thorpe, & Bülthoff, 2001; Thorpe et al., 1996). Dans l'étude princeps de Thorpe et al. (1996), des sujets (humains) devaient détecter la présence d'un animal dans une scène visuelle. Ils ne répondaient que lorsqu'un animal était présent (réponse de type 'go/no-go'). Les auteurs enregistraient les temps de réponse des sujets, ainsi que l'activité cérébrale électrique (i.e. enregistrement de potentiels évoqués) induite par l'analyse visuelle des scènes. Le pic de distribution des temps de réponses se situait autour de 400 ms, les temps les plus courts étant inférieurs à 300 ms. La réponse électrique des sujets différait entre les essais cibles (présence d'un animal) et les essais non-cibles 150 ms après la présentation de la scène visuelle.

Cependant, les auteurs ont émis l'hypothèse que cette activité différentielle résultait, en fait, des processus décisionnels induits par la réponse 'go/no-go'. Dans une étude IRMf, Fize et al. (2000) ont observé une activité des régions corticales visuelles extra-striées (cortex cingulaire postérieur, gyri fusiforme et parahippocampique) lorsqu'ils demandaient aux sujets d'effectuer la tâche de Thorpe et al. (1996). Bien que ces activations soient spécifiques au traitement des scènes non-cibles, elles suggèrent que la source de l'activité électrique différentielle rapportée par Thorpe et al. (1996) se situe dans des régions corticales impliquées dans la reconnaissance visuelle. Le sujet humain est donc capable de reconnaître efficacement une scène visuelle dans des délais extrêmement rapides (environ 150 ms).

Par ailleurs, dans une étude comportementale, Delorme, Richard, & Fabre-Thorpe (1999, 2000) ont montré, par le biais d'une tâche de catégorisation visuelle de type 'go/no-go' dans laquelle des sujets humains et des singes ne devaient répondre que si les scènes présentées contenaient une cible (nourriture ou animal), que les attributs de couleur, majoritairement véhiculés par la voie parvocellulaire, intervenaient peu dans la catégorisation ultra-rapide des scènes naturelles. Par conséquent, une tâche de catégorisation rapide solliciterait des traitements initiaux portant sur une information

achromatique, véhiculée par la voie magnocellulaire. Ces données confortent la logique du modèle fréquentiel.

A ce niveau de notre revue théorique, rappelons l'hypothèse fondamentale du modèle fréquentiel. L'information issue des BF (rapidement véhiculée par la voie magnocellulaire) fournirait un aperçu global de la structure du stimulus visuel et permettrait une reconnaissance première que valideraient ou non les informations issues des HF (véhiculées plus lentement par la voie parvocellulaire). Nous avons précédemment rapporté de quelle manière cette logique d'analyse "fréquentielle" rendait compte de la perception de la forme ou de la reconnaissance des formes hiérarchiques. Dans le cadre théorique de la reconnaissance des scènes dites naturelles, cette logique correspond à ce que Oliva (1995) appelle la "stratégie d'analyse *coarse-to-fine*". Voyons les études psychophysiques en faveur de cette stratégie.

4.2. Etude psychophysique d'une stratégie 'Coarse-to-Fine' (CtF)

L'engouement pour l'étude de la reconnaissance des scènes naturelles est récent. De ce fait, peu d'expériences étudiant la stratégie d'analyse 'Coarse-to-Fine' (CtF) sont rapportées. Pour l'originalité de la méthode, nous porterons un intérêt tout particulier à la description des expériences psychophysiques menées par Schyns et Oliva (Oliva, 1995; Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1994, 1997, 1999). L'ingéniosité de leur travail réside dans l'utilisation d'images hybrides, images superposant deux scènes différentes, l'une filtrée passe-haut et l'autre passe-bas (cf. Figure 19).

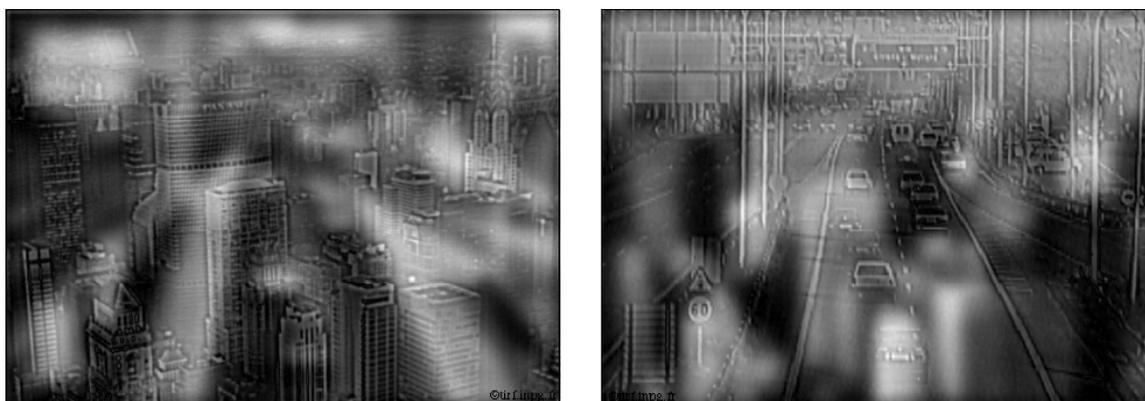


Figure 19 : Images hybrides. A gauche, l'image hybride superpose une scène de ville filtrée passe-haut à une scène d'autoroute filtrée passe-bas. A droite, les mêmes scènes de ville et d'autoroute sont superposées, mais avec un pattern de filtrage inversé (Figure adaptée de Schyns & Oliva, 1994).

Dans une étude princeps, Schyns & Oliva (1994) ont observé le déroulement temporel de l'analyse "fréquentielle" et ont démontré de quelle manière il rend compte de la rapidité de la catégorisation des scènes naturelles. Dans la première expérience de cette étude, les sujets devaient décider si une scène 'test' non-filtrée était présente ou non dans une image hybride présentée antérieurement (tâche d'appariement). Dans la moitié des essais, la scène cible était appariée à l'image hybride amorcée. Au sein de ces essais, la moitié était appariée sur la scène en BF de l'image hybride et l'autre moitié sur la scène en HF de l'image hybride. Le temps de présentation de l'image hybride variait d'un sujet à l'autre : 30 vs. 150 ms.

Selon la logique CtF, l'appariement devrait différer selon le temps de présentation. Les auteurs ont alors prédit (i) que la prédominance du traitement de l'information en BF, pour un court temps de présentation de l'image hybride, conduirait à un appariement sur la base des BF de l'image hybride et (ii) que la prise en compte d'une information plus détaillée en HF, pour une présentation plus longue, privilégierait un appariement sur les HF de l'image hybride. Les résultats ont effectivement montré qu'après une brève présentation d'une image hybride (30 ms), une scène cible non filtrée était mieux reconnue si elle avait été auparavant perçue en BF dans l'image hybride amorcée (63% d'appariement de la scène cible avec la scène filtrée passe-bas de l'image hybride contre 28% d'appariement avec la scène filtrée passe-haut). Avec un temps de présentation plus long (150 ms), la scène cible appariée sur les HF de l'image hybride était alors la mieux reconnue (86% d'appariement de la scène cible avec la scène filtrée passe-haut de l'image hybride contre seulement 18% d'appariement avec la scène filtrée passe-bas). D'après ces résultats, le déroulement temporel de l'analyse visuelle se ferait donc comme suit : les BF seraient utilisées en premier, suivies des fréquences spatiales moyennes et des HF.

Ce pattern de résultats respecte une stratégie CtF avec une analyse des informations en BF précédant l'analyse des HF, mais il suggère également que l'information en BF suffit à initier la catégorisation des scènes. Dans le but de répondre à cette hypothèse, Schyns & Oliva (1994) ont étudié, dans une seconde expérience, de quelle manière cette séquence de traitement intervenait dans la rapide reconnaissance des scènes naturelles. Pour cela, ils présentaient successivement deux images hybrides complémentaires, c'est-à-dire que la première image hybride superposait, par exemple, une scène d'autoroute filtrée passe-bas à une scène de ville filtrée passe-haut alors que la seconde image hybride superposait les mêmes scènes mais avec un pattern de filtrage inversé. Chaque image hybride était présentée durant 45 ms. Les sujets devaient catégoriser cette succession

d'hybrides. La catégorisation pouvait être réalisée suivant deux séquences distinctes : les séquences 'Coarse-to-Fine' (CtF) et 'Fine-to-Coarse' (FtC). Ainsi, dans l'exemple précédemment cité, l'utilisation de la séquence CtF amènerait les sujets à catégoriser la scène comme une autoroute alors que la séquence FtC aboutirait à la catégorisation ville. Selon les auteurs, si le processus de catégorisation des scènes se fait selon une stratégie d'analyse CtF, l'interprétation CtF devrait être utilisée plus souvent que l'interprétation FtC. Les résultats ont montré que la séquence de traitement CtF était utilisée dans 67% des cas, contre seulement 29% pour la séquence FtC. Ce résultat confirme donc qu'une analyse grossière de la scène (issue des BF_s) suffirait à une première catégorisation. Les HF_s, porteuses des détails de la scène, seraient traitées ensuite et serviraient à affiner, confirmer ou infirmer cette première catégorisation.

4.3. Les simulations neurocomputationnelles

Des travaux réalisés dans le cadre de la simulation computationnelle des processus corticaux valident l'hypothèse d'une catégorisation première sur la base de l'information issue des BF_s (Guérin-Dugué & Oliva, 1999, 2000; Héroult, Oliva, & Guérin-Dugué, 1997). Ainsi, à partir d'un système visuel artificiel simulant le traitement des cellules complexes du cortex visuel primaire¹¹, Héroult et al. (1997) ont établi l'aptitude d'un tel système à classer des scènes naturelles en catégories sémantiques distinctes de manière identique aux sujets humains et ce, lorsque le système exploitait les informations en basses et moyennes fréquences spatiales (cf. Figure 20). Des résultats analogues ont été obtenus par Guérin-Dugué & Oliva (1999, 2000) qui, en analysant la statistique globale de la distribution des orientations locales dans des images de scènes naturelles, ont observé que l'information relative à la catégorie de scènes naturelles était disponible dans la distribution des orientations locales de scènes en BF_s.

¹¹ Rappelons que les cellules complexes du cortex visuel primaire sont des filtres de type passe-bande orientés qui échantillonnent le spectre d'énergie de l'image rétinienne.

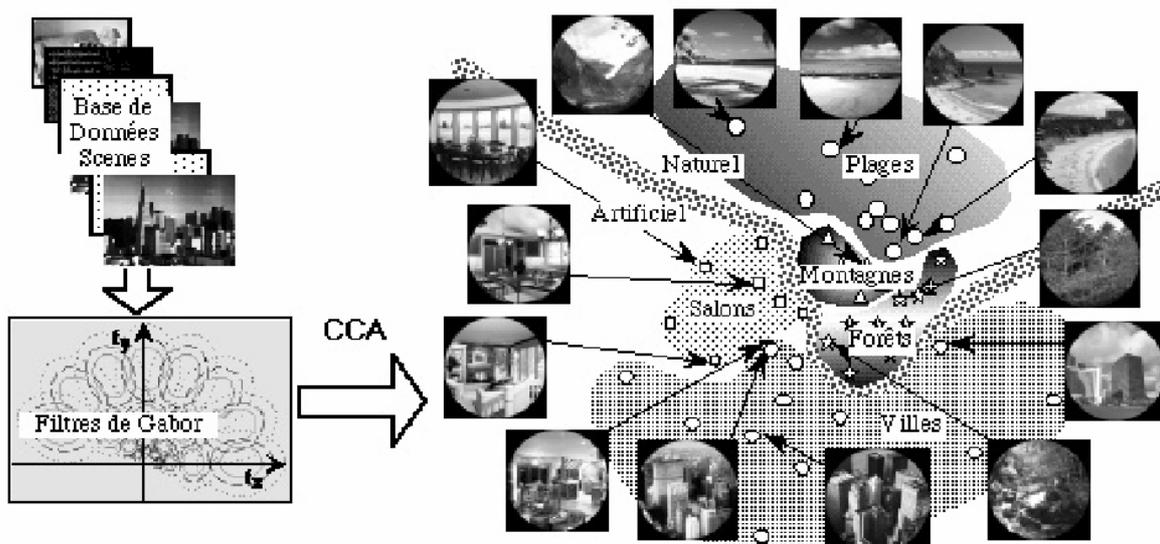


Figure 20 : Classification des scènes et caractéristiques fréquentielles. Une analyse en composantes curvilinéaires du spectre des basses fréquences spatiales de différentes scènes montre des regroupements voisins de ceux que ferait un sujet humain au niveau sémantique (Figure adaptée de Héroult et al., 1997).

Ces travaux confortent l'idée que l'information issue des basses/moyennes fréquences spatiales (rapidement véhiculées par la voie magnocellulaire) puisse fournir un aperçu global de la structure de la scène et qu'elle puisse à elle seule initier la catégorisation des scènes naturelles.

4.4. La flexibilité de la stratégie d'analyse 'Coarse-to-Fine'

Cependant, il est nécessaire d'émettre des réserves sur la domination des BF's lors de l'analyse rapide de stimuli visuels. En effet, l'étude psychophysique menée par Schyns & Oliva (1994) et les conclusions qui en découlent sont critiquables en plusieurs points. Tout d'abord, il est possible de soulever des problèmes méthodologiques. En effet, les résultats obtenus dans leur seconde expérience ressemblent étonnamment à ceux obtenus lors de la première où la présentation des images hybride était brève (30 ms). Les sujets catégorisaient l'image suivant la séquence CtF dans 67% des essais et la séquence FtC dans 29% des essais. Ces proportions, équivalentes à celles des appariements réalisés dans la première expérience (63% des images appariées sur les BF's contre 28% sur les HF's, pour une présentation de l'image hybride de 30 ms), permet de supposer que les sujets de la seconde expérience n'avaient traité que la première image hybride (des deux images

hybrides complémentaires). A la suite de cette observation, il devient difficile de conclure à l'utilisation effective d'une séquence de traitement dans la catégorisation des scènes naturelles.

D'autre part, l'ensemble de leurs résultats (expérience 1 et 2) ne signifient pas pour autant que les HF's ne sont pas très tôt disponibles pour la reconnaissance. En effet, les résultats de la tâche d'appariement de la première expérience montrent que les HF's sont également détectées lors d'une très brève présentation de la scène. Cette disponibilité précoce de l'information en HF's a été mise en évidence dans une étude ultérieure de Oliva & Schyns (1997). Les sujets avaient pour tâche de dénommer une scène 'test' non filtrée amorcée par une scène hybride présentée durant 30 ms. La dénomination était plus rapide lorsque la scène 'test' était présente dans la scène 'amorce' hybride (effet classique d'amorçage). D'autre part, l'effet d'amorçage d'une scène en HF's dans l'image hybride était sensiblement le même que celui obtenu pour un amorçage en BF's. Ces résultats différaient de ceux précédemment observés dans la tâche d'appariement où un temps de présentation court de l'image hybride induisait un traitement préférentiel des BF's. Les auteurs rendent compte de la divergence de ces résultats par le fait que la tâche de dénomination engage des ressources attentionnelles moindres que la tâche d'appariement lors du traitement de la scène 'amorce' hybride. La tâche d'appariement nécessiterait alors un traitement explicite de cette première image afin de la comparer à la seconde image, impliquant ainsi d'importantes ressources attentionnelles qui seraient limitées par le temps de présentation de l'image. Au contraire, la tâche de dénomination de l'image 'test' peut être réalisée sans que la scène hybride 'amorce' ne soit présentée. Le traitement de l'image hybride serait donc implicite. Les auteurs suggèrent que pour un traitement implicite, l'information contenue aux deux échelles spatiales est analysée et rapidement disponible pour un traitement cognitif de haut niveau. En somme, la préférence des BF's sur les HF's ne serait observée que dans des conditions de perception rapide et de traitement explicite.

Par ailleurs, dans la tâche de catégorisation de deux images hybrides présentées successivement (expérience 2), les résultats ont montré une dominance de l'utilisation d'une stratégie CtF. Cependant, dans 29% des essais, l'utilisation d'une stratégie inverse, procédant de l'information en HF's à l'information en BF's (analyse FtC) a été observée. Ce dernier résultat démontre, ainsi, que les détails fins peuvent parfois être à la base d'une catégorisation rapide, et ceci même pour des temps de présentation très courts (45 ms). Une fois encore, ces observations suggèrent que les HF's sont disponibles aussi rapidement que les BF's pour la reconnaissance.

Les recherches qui ont suivi se sont donc focalisées sur la question de la flexibilité de l'utilisation des fréquences spatiales pour la reconnaissance visuelle. Les travaux ultérieurs de Oliva & Schyns (1997) ont, par exemple, prouvé qu'il était possible, avec un paradigme expérimental d'induction d'une gamme de fréquences spatiales, d'amener des sujets à privilégier le traitement de la bande de fréquences spatiales induite. Pour ce faire, les auteurs utilisaient un protocole de pseudo-images hybrides. Ce type d'image superpose une scène filtrée soit passe-bas, soit passe-haut à un masque non significatif filtré dans la composante inverse. Dans une première phase expérimentale, les auteurs présentaient des pseudo-images hybrides. Les sujets devaient dénommer la scène perçue. Pour un même sujet, la scène était toujours contenue dans la même bande de fréquences spatiales afin de contraindre le système perceptif à privilégier l'analyse de cette bande pour répondre. Dans une seconde phase expérimentale, les auteurs présentaient des images hybrides. Les sujets étaient soumis à la même tâche de dénomination. Les sujets pouvaient, à présent, répondre aussi bien sur la scène filtrée passe-bas que sur la scène filtrée passe-haut qui composent l'image hybride. Cependant, les résultats ont montré que leurs réponses étaient influencées par la gamme de fréquences spatiales induites auparavant et qu'ils identifiaient davantage la scène de l'image hybride filtrée dans la gamme de fréquences spatiales induites (lors d'une induction sur les BF, 73% des scènes filtrées passe-bas des images hybrides étaient identifiées contre 24% pour les scènes filtrées passe-haut. Inversement, lors d'une induction sur les HF, 72% des scènes filtrées passe-haut étaient identifiées contre 24% pour les scènes filtrées passe-bas). Au travers de cette expérience, les auteurs ont donc démontré que la sélection des fréquences spatiales pour la reconnaissance visuelle est un processus flexible et que la reconnaissance peut être réalisée sur l'unique bande de fréquences spatiales utile à la réalisation de la tâche. Cette fréquence, qu'ils ont appelée "diagnostique", biaiserait la perception du stimulus. Un stimulus visuel serait ainsi encodé à la fréquence spatiale qui optimiserait sa reconnaissance. Par ailleurs, cette expérience a montré que les contraintes engendrées par la tâche (i.e. utilisation d'un paradigme d'induction afin de contraindre les sujets à répondre sur une bande de fréquences spatiales spécifique) pouvaient changer la perception et l'usage des fréquences spatiales, et ce indépendamment de leur disponibilité temporelle.

L'ascendance des contraintes de la tâche sur la disponibilité temporelle, dans le processus de sélection des fréquences spatiales, apparaît également dans une autre expérience de ces mêmes auteurs (Schyns & Oliva, 1999, expérience 1). Cette étude visait à tester si différentes tâches de catégorisation de visages induisaient une sélection

différentielle des fréquences spatiales. Les auteurs présentaient brièvement (50 ms) aux sujets des images hybrides combinant un visage filtré passe-bas soit de genre masculin, soit de genre féminin, expressif ou neutre, à un visage filtré passe-haut de genre opposé et à l'expression différente, (cf. Figure 21). Trois types de catégorisation des visages hybrides devaient être réalisés par différents sujets : (1) une catégorisation de genre (homme *vs.* femme), (2) une catégorisation de la présence d'expression (visage expressif *vs.* non expressif) et (3) une catégorisation d'expression, (visage neutre *vs.* joyeux *vs.* énervé).

En émettant l'hypothèse d'une sélection diagnostique des fréquences spatiales, les auteurs s'attendaient à un biais de la catégorisation en faveur de la fréquence spatiale utile à la réalisation d'une tâche spécifique de catégorisation. Les résultats ont montré que différents types de catégorisation pouvaient sélectivement biaiser le traitement fréquentiel de stimuli visuels. Les trois tâches de catégorisation avaient induit trois types de biais possibles. La réponse à la catégorisation d'expression était principalement basée sur le visage filtré passe-haut (62 % des réponses portant sur le visage en HF, le reste des réponses portant sur le visage en BF), alors que la réponse au jugement de la présence d'une expression concernait essentiellement les visages filtrés passe-bas (66% des réponses basées sur les BF contre 30% sur les HF). Aucun biais des réponses pour la catégorisation du genre n'avait été observé (BFs : 52% et HF : 48%).

Les auteurs ont conclu que les HF étaient préférentiellement utilisées dans la catégorisation de l'expression et les BF, dans le jugement de la présence d'une expression, mais qu'il n'existait pas de fréquences spatiales diagnostiques à la catégorisation du genre. Remarquons, cependant, que cette dernière tâche ne possédait pas de réponses correctes objectives. En effet, le visage hybride se composant à la fois d'un visage masculin et d'un visage féminin, la réponse du sujet (homme *vs.* femme) ne peut être fautive. De notre point de vue, l'absence de biais dans la catégorisation du genre coïncide avec une réponse au hasard des sujets. Cette remarque vaut également pour la tâche de jugement de la présence d'expression (visage expressif *vs.* non expressif) puisque qu'un visage hybride est, à la fois, expressif et non expressif.

Cette expérience, qui n'est pas sans problème méthodologique sérieux, semble mettre en évidence un usage flexible des fréquences spatiales en fonction de la tâche de catégorisation. La catégorisation d'expression reposant, par exemple, sur l'analyse des lèvres des visages (information véhiculée par les HF) amène les sujets à ne percevoir que le visage filtré passe-haut. Le jugement de la présence d'une expression nécessiterait une analyse plus globale des visages (information véhiculée par les BF) favorisant, de ce fait,

la perception du visage filtré passe-bas. Par ailleurs, nous pouvons remarquer que si la sélection des fréquences spatiales ne dépendait que de leur disponibilité temporelle, le temps de présentation bref utilisé dans cette expérience (50 ms) aurait entraîné un biais en faveur des BF's quelle que soit la tâche de catégorisation. Ce biais n'étant pas observé, il semble que la disponibilité temporelle des fréquences spatiales ne contraigne pas, à elle seule, la sélection des fréquences spatiales.

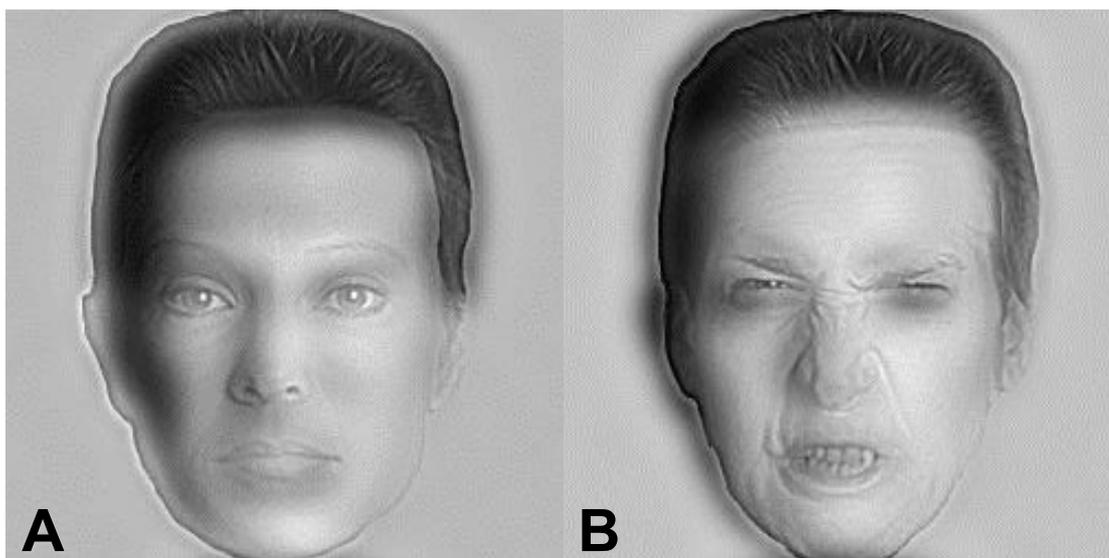


Figure 21 : Visages hybrides. Ces deux images hybrides associent chacune deux visages. Le visage hybride **A** représente la superposition d'un visage de femme à l'expression neutre en HF's et d'un visage d'homme à l'expression énervée en BF's. Le filtrage des visages de l'image hybride **B** est inversé. Le visage hybride superpose le visage d'un homme énervé en HF's et le visage d'une femme à l'expression neutre en BF's (Figures tirées de Schyns & Oliva, 1999).

Différentes catégorisations d'un même visage changeraient donc l'échelle spatiale préférentiellement utilisée et perçue pour une rapide catégorisation. Les auteurs ont alors évoqué une "pénétrabilité cognitive" des exigences de la tâche sur la perception des fréquences spatiales. Les contraintes de la tâche de catégorisation guideraient la sélection des fréquences spatiales en opérant à l'échelle la plus informative (échelle diagnostique), attribuant ainsi un caractère flexible à la logique de traitement CtF.

4.5. Synthèse

En résumé, l'ensemble de ces travaux psychophysiques suggère, tout d'abord, que le système visuel analyserait en parallèle les différentes fréquences spatiales avec une précedence temporelle de l'utilisation des BF_s (stratégie d'analyse CtF). Cependant, l'analyse des fréquences spatiales serait fortement contrainte par les exigences de la tâche (Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1999). La sélection des fréquences spatiales serait alors le produit d'une interaction entre les exigences de la tâche visuelle et la disponibilité temporelle contenue à différentes échelles spatiales. La flexibilité de la sélection de l'information contenue à différentes échelles spatiales nous amène à penser qu'il existe un mécanisme impliqué dans la sélection attentionnelle des fréquences spatiales utiles à la réalisation effective de la tâche. Dans la logique du modèle par itérations (Bullier, 2001b), ce mécanisme serait piloté par des structures corticales de haut niveau.

Dans une récente étude en IRMf, Vuilleumier, Armony, Driver, & Dolan (2003) ont mis en évidence que deux structures cérébrales anatomiques, respectivement impliquées dans la reconnaissance des visages et de l'expression faciale de peur, analyseraient les fréquences spatiales diagnostiques à ces deux types de traitement particuliers. Les auteurs ont utilisé des visages filtrés soit passe-bas, soit passe-haut, soit non-filtrés. Conformément à la littérature, ils ont observé une activation du cortex fusiforme pour le traitement des visages (Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; Kanwisher, Stanley, & Harris, 1999; Rossion et al., 2000) et une activation de l'amygdale pour le traitement de l'expression de peur (Morris, Öhman, & Dolan, 1999; Vuilleumier, Armony, Driver, & Dolan, 2001). Cependant, ces activations différaient en fonction des fréquences spatiales disponibles dans les visages. Ainsi, l'activation du cortex fusiforme était plus importante pour le traitement des visages en HF_s que pour le traitement des visages en BF_s et l'activation de l'amygdale était plus importante pour une expression faciale de peur en BF_s (*vs.* HF_s). Ces deux types de traitement seraient donc réalisés à partir d'une bande de fréquences spatiales "diagnostique". Ces résultats nous amènent à l'hypothèse d'un pilotage cortical de la sélection des fréquences spatiales diagnostiques à la reconnaissance des visages et des émotions faciales, analysées par le cortex fusiforme et l'amygdale.

L'hypothèse d'un pilotage cortical semble d'autant plus concevable que, comme nous le verrons dans le chapitre suivant, dans des conditions de fortes contraintes cognitives, chaque hémisphère cérébral (au niveau de la région temporo-pariétale - RTP)

jouerait un rôle crucial dans la sélection des fréquences spatiales. La RTP droite serait préférentiellement impliquée dans la sélection des BFs, alors que la RTP gauche serait impliquée dans la sélection des HFs. Le chapitre qui suit expose les principaux travaux et observations de psychologie cognitive, de neuropsychologie et de neuro-imagerie qui ont mis en évidence, directement ou indirectement (i.e., par le biais du paradigme des formes hiérarchiques), une spécialisation hémisphérique de la sélection des fréquences spatiales (SHFs).

Chapitre 2 : LA SPECIALISATION HEMISPHERIQUE

L'idée selon laquelle les deux hémisphères cérébraux ne sous-tendent pas les mêmes fonctions, ou qu'ils ne les sous-tendent pas de la même façon, est née peu de temps après celle de la localisation des fonctions. Elle a d'abord été suggérée par l'observation de déficits consécutifs à des lésions cérébrales. Nous allons voir que l'examen clinique de patients porteurs de lésions de l'hémisphère gauche ou de lésions de l'hémisphère droit a mis en évidence des déficits différents (pour plus de détails sur l'historique de la spécialisation hémisphérique, voir Ivry & Robertson, 1998 et Springer & Deutsch, 2000). Des différences inter-hémisphériques ont été observées pour de nombreuses modalités perceptives (e.g., visuelle, auditive, somesthésique). Notre recherche s'inscrivant dans le domaine de la perception visuelle, nous rapportons essentiellement les études qui ont trait à la modalité visuelle.

I. L'HYPOTHESE FREQUENTIELLE, SERGENT (1982)

1. Aux origines de l'hypothèse fréquentielle, deux hémisphères fonctionnellement différents

En 1861, le neurochirurgien français Paul Broca a observé le patient Leborgne qui, conservant ses facultés de compréhension à l'oral, se trouvait dans l'incapacité de parler. L'examen post-mortem de ce patient a mis en évidence une aire cérébrale lésée dans l'hémisphère gauche. Paul Broca a conclu à une dominance de l'hémisphère gauche pour les capacités langagières. Sa découverte a ouvert la voie à l'exploration de l'asymétrie cérébrale fonctionnelle (ACF). En 1874, le neurologue autrichien Karl Wernicke a montré qu'une lésion du tiers postérieur de la circonvolution temporale de l'hémisphère gauche pouvait produire des troubles de la compréhension du langage. Quelques années plus tard,

le neurologue John Hughlings Jackson décrivait des désordres de la représentation spatiale chez des patients atteints d'une lésion de l'hémisphère droit.

Par la suite, de nombreux déficits visuo-spatiaux, non liés aux troubles du langage, ont été rapportés. Le plus souvent, ces déficits étaient associés à une lésion de l'hémisphère droit. Les patients atteints d'une lésion de cet hémisphère présentaient des difficultés plus importantes que ceux atteints d'une lésion de l'hémisphère gauche dans des tâches visuo-spatiales de type localisation de points, discrimination figure/fond et discrimination de la profondeur.

Durant la seconde moitié du XX^e siècle, l'observation de patients dont les commissures, qui unissent normalement les deux hémisphères, ont été sectionnées chirurgicalement, a étayé de façon spectaculaire la notion de latéralisation fonctionnelle du cerveau. Les recherches sur ces patients commissurotomisés ont permis d'évaluer les compétences d'un hémisphère indépendamment de l'autre. Les études sur ces patients, notamment celles réalisées par Joseph Bogen, Roger Sperry et Michael Gazzaniga (Bogen, 1976; Gazzaniga, Bogen, & Sperry, 1962, 1963, 1965; Gazzaniga, 1970; Sperry, 1984), ont révélé des différences cérébrales fonctionnelles similaires à celles rapportées au cours de l'observation de patients cérébrolésés. Ces patients étaient, par exemple, capables de nommer des objets seulement lorsque ceux-ci étaient projetés sur l'hémisphère gauche. Par ailleurs, lorsqu'on leur demandait de lire des mots apparaissant brièvement dans un des héli-champs visuels, seuls les mots apparaissant dans le champ visuel droit (hémisphère gauche) étaient correctement rapportés (Gazzaniga, 1970).

A l'issue de ces nombreuses observations cliniques, le langage était associé à l'hémisphère gauche et la représentation visuo-spatiale à l'hémisphère droit. Les stimuli verbaux (mots, phrases...) étaient préférentiellement traités par l'hémisphère gauche alors que les stimuli non-verbaux (visages, formes géométriques, musique...) bénéficiaient d'un traitement hémisphérique droit. L'observation d'ACF distinctes en fonction de la nature du matériel visuel utilisé a conduit à l'idée d'une spécialisation hémisphérique de type verbal vs. visuo-spatial.

Cependant, pour certains auteurs (e.g., Gibson, Dimond, & Gazzaniga, 1972), cette distinction fonctionnelle était inadéquate ou trop rigide, chaque hémisphère pouvant prendre en charge une partie des fonctions jusqu'alors décrites comme propres à l'autre hémisphère. Les travaux de Gibson et al. (1972) ont démontré, par exemple, qu'il était possible d'inverser un pattern d'ACF par une simple modification des consignes de la tâche proposée à des sujets sains. Ainsi, lorsqu'ils demandaient aux sujets d'apparier des mots

(matériel verbal) en fonction de leurs caractéristiques physiques, une supériorité de l'hémisphère droit, en contradiction avec l'avantage supposé de l'hémisphère gauche pour ce matériel, a été observée.

Ainsi, une autre manière d'aborder les ACF fut de s'intéresser à la nature des processus mis en jeu lors du traitement de l'information visuelle et de déterminer un mode de fonctionnement spécifique à chaque hémisphère. A la place d'une spécialisation hémisphérique verbale/visuo-spatiale, une distinction fonctionnelle opposant les aspects analytiques *vs.* holistiques du traitement de l'information a été proposée. Dans cette optique, l'hémisphère gauche a été qualifié d'analytique, chargé de traiter les détails et ce, de manière sérielle (un par un de manière séparée dans le temps). L'hémisphère droit était, quant à lui, synthétique, holistique, globaliste, travaillant simultanément sur diverses informations. La spécialisation hémisphérique observée sur les stimuli verbaux *vs.* visuo-spatiaux ne serait alors que la conséquence du type de traitement réalisé sur ces stimuli.

Les hémisphères cérébraux ont donc initialement été décrits comme deux entités séparées différant par la nature de l'information traitée (verbale *vs.* visuo-spatiale), puis par le type de traitement réalisé (analytique *vs.* holistique). Actuellement, une nouvelle hypothèse est avancée. Les deux hémisphères cérébraux différeraient dans leur sensibilité à traiter les fréquences spatiales. L'hémisphère droit traiterait préférentiellement l'information en basses fréquences spatiales alors que l'hémisphère gauche traiterait l'information en plus hautes fréquences spatiales.

L'ensemble des distinctions fonctionnelles proposées illustre la complexité des études sur la spécialisation hémisphérique. C'est pourquoi, avant d'aborder l'hypothèse d'une spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales, une description brève des méthodes d'investigation des ACF paraît nécessaire.

2. Méthodes d'étude de la spécialisation hémisphérique

Les ACF ont tout d'abord fait l'objet d'études à la fois sur des sujets sains et sur des patients atteints de lésions focales unilatérales ou commissurotomisés. L'étude des ACF sur le cerveau intact nécessite l'utilisation du paradigme expérimental de présentation des stimuli en héli-champs visuels divisés. Cette technique repose sur la règle de

controlatéralité de la vision : chaque hémisphère cérébral reçoit l'information issue de l'hémi-champ visuel controlatéral. Cette règle est la conséquence de deux caractéristiques :

1. Il existe un mode particulier de projection de la lumière sur la rétine. La lumière provenant de l'hémi-champ visuel gauche (chpVG) frappe l'hémi-rétine nasale de l'œil gauche et l'hémi-rétine temporale de l'œil droit. Inversement, la lumière provenant de l'hémi-champ visuel droit (chpVD) frappe l'hémi-rétine nasale de l'œil droit et l'hémi-rétine temporale de l'œil gauche (cf. Figure 22a).
2. L'influx visuel partant de ces hémi-rétines emprunte le nerf optique jusqu'au chiasma optique, point stratégique de réarrangement. Les axones de la rétine nasale de chaque œil subissent alors une décussation et rejoignent les axones de la rétine temporale de l'œil controlatéral. Cette union forme les tractus optiques (ou bandelettes optiques). Cette règle de controlatéralité s'applique en sortie du chiasma optique (cf. Figure 22a) dès le corps genouillé latéral (CGL). Le CGL droit contient une représentation complète de l'hémi-champ visuel gauche (chpVG) et le CGL gauche de l'hémi-champ visuel droit (chpVD). Le chpVG se projette par la suite sur le cortex visuel primaire droit et le chpVD sur le cortex visuel primaire gauche. Cette projection croisée de l'information visuelle ne s'applique donc pas à l'œil mais aux champs visuels.
3. Par ailleurs, les propriétés anatomiques des voies visuelles rétino-corticales sont telles qu'il existe une bande d'environ 2° d'angle visuel de chaque côté de la fovéa où les deux champs visuels se chevaucheraient (cf. Figure 22b) : cet effet a été appelé effet de superposition verticale médiane visuelle (Gazzaniga, 2000)

En présentant un stimulus soit à gauche, soit à droite d'un point de fixation, il est possible de l'adresser à un seul hémisphère. Cette stimulation visuelle doit être nécessairement brève pour empêcher les mouvements oculaires qui redirigeraient l'information vers l'hémisphère non désiré. L'étude des ACF en psychologie cognitive mesure les différences de performances (temps de réponse et erreurs) de sujets sains selon que le stimulus ait été présenté dans le champ visuel droit/hémisphère gauche (chpVD/HG) ou dans le champ visuel gauche/hémisphère droit (chpVG/HD).

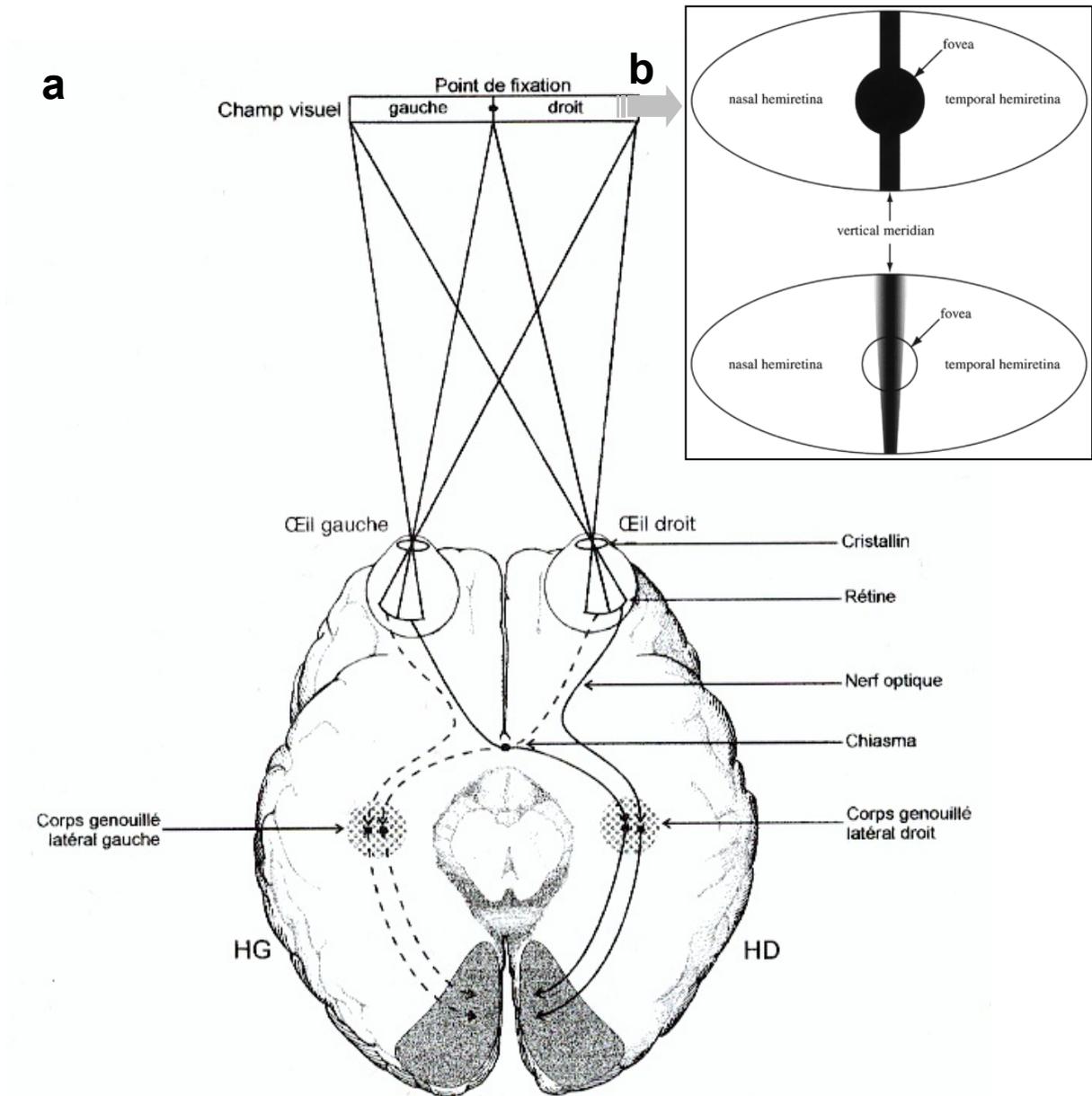


Figure 22 : (a) Représentation schématique de la règle de contralatéralité de la vision. Le croisement des voies nerveuses visuelles est tel qu'un stimulus présenté dans l'hémichamp visuel droit est projeté sur le cortex visuel de l'hémisphère gauche - HG et un stimulus présenté dans l'hémichamp visuel gauche est projeté sur le cortex visuel de l'hémisphère droit - HD (Figure tirée de Eustache & Faure, 1996). **(b) Effet de superposition verticale médiane visuelle.** Dans la figure du haut, la zone de chevauchement des hémichamps visuels englobe toute la fovea. Cependant, des données issues de l'étude de patients commissurotomisés suggèrent que cette zone reste étroite lorsqu'elle traverse la fovea (figure du bas). Il existe, par conséquent, une bande d'environ 2° d'angle visuel de chaque côté de la fovea où les hémichamps visuels se chevaucheraient. Par ailleurs cette bande serait plus étroite dans le champ visuel inférieur que dans le champ visuel supérieur (Figure tirée de Gazzaniga, 2000).

La technique de présentation en champ visuel divisé permet de s'assurer que le stimulus est initialement projeté directement vers un seul hémisphère cérébral. Cependant, cette technique ne prévient pas d'un rapide transfert calleux de l'information d'un hémisphère à l'autre. En effet, le délai de conduction inter-hémisphérique des fibres calleuses, reliant les régions fonctionnellement similaires des deux hémisphères, serait en moyenne de 30 ms (Ringo, Doty, Demeter, & Simard, 1994).

Le rôle du corps calleux est encore mal défini. La communication inter-hémisphérique a tout d'abord été envisagée comme un processus coopératif. Elle permettrait à chaque hémisphère d'avoir accès à l'information initialement projetée sur un seul hémisphère. Par la suite, la communication inter-hémisphérique a été envisagée comme compétitive. Cook (1984) a proposé que les connexions calleuses seraient principalement inhibitrices, à un niveau "régional". Au fur et à mesure de l'augmentation de l'activation d'une région d'un hémisphère, les connexions calleuses inhiberaient la région homologue de l'autre hémisphère. Il faut cependant noter que le rôle de la communication inter-hémisphérique, excitateur ou inhibiteur, a souvent été exclu de l'interprétation des différences de performances entre les champs visuels de présentation. Nous verrons, dans les Chapitres 6 et 7, de quelle manière les échanges inter-hémisphériques peuvent être considérés dans l'interprétation de nos résultats.

En neuropsychologie cognitive, deux grands types de pathologies cérébrales sont usuellement étudiées : les patients atteints d'une lésion cérébrale focale unilatérale et les patients commissurotomisés. Pour les premiers, l'étude des ACF consiste à mesurer leurs performances à la suite de la lésion. L'adressage d'un stimulus visuel à un hémisphère cérébral, *via* une présentation en champ visuel divisé, n'est donc pas nécessaire. L'étude de patients commissurotomisés nécessite, quant à elle, d'isoler l'information transmise sur un hémisphère particulier pour que les effets réels de la séparation inter-hémisphérique puissent être déterminés. C'est pourquoi, elle utilise la technique de présentation en champs visuels divisés afin de présenter l'information visuelle à un hémisphère ou l'autre. Contrairement aux études comportementales, l'étude de patients lésés dans un hémisphère permet de faire le lien entre une structure anatomique et une fonction cérébrale. Outre que la lésion soit rarement concise, remarquons, toutefois, que les patients neurologiques sont sujets à une rapide réorganisation cérébrale fonctionnelle post-lésionnelle. De ce fait, ces études ne permettent pas de généraliser les résultats au cerveau sain.

Grâce au développement récent de techniques d'imagerie de l'organisation cérébrale fonctionnelle, les substrats corticaux sous-jacents à une ACF peuvent être directement

étudiés chez le sujet sain. Les techniques de neuro-imagerie sont de deux types : les techniques d'imagerie métabolique et hémodynamique (la tomographie par émission de positons – TEP et l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique – IRMf) qui mesurent indirectement l'activité neuronale cérébrale et les techniques d'imagerie électrophysiologique (l'électroencéphalographie – EEG, la magnétoencéphalographie – MEG et les potentiels évoqués par des évènements – PE) qui mesurent directement l'activité électrique cérébrale. Ces diverses méthodes d'investigation ont été utilisées dans l'étude des ACF et, de surcroît, de la spécialisation hémisphérique.

3. Vers une nouvelle dissociation fonctionnelle, l'hypothèse fréquentielle

L'interprétation des ACF sur la base de la nature de l'information (verbale vs. visuo-spatiale), puis du mode de traitement de l'information (analytique vs. holistique) est loin d'être satisfaisante. Dans la littérature, on recense de nombreux travaux rapportant des résultats contradictoires qui ne peuvent être expliqués par les distinctions fonctionnelles classiques. Le résultat principal est que le pattern d'ACF varie en fonction des caractéristiques perceptives des stimuli. Ces dernières détermineraient les fréquences spatiales disponibles dans le pattern visuel.

3.1. Rôle des caractéristiques perceptives visuelles dans les asymétries cérébrales fonctionnelles

La collaboration de Sergent et Hellige (Hellige & Sergent, 1986; Sergent & Hellige, 1986) est à l'origine d'une étude rigoureuse du rôle des caractéristiques perceptives des stimuli visuels (e.g., taille, luminance, contraste) et de leur condition de présentation (e.g., temps de présentation, excentricité rétinienne) comme facteurs causals des patterns d'asymétries cérébrales observés.

La variation du temps de présentation du stimulus, par exemple, inverse la supériorité d'un champ visuel et, par extension, d'un hémisphère cérébral sur l'autre. Ainsi, dans une tâche de reconnaissance des visages, Rizzolati & Butchel (1977) ont observé que la supériorité de l'hémisphère droit sur le gauche augmentait au fur et à mesure que le temps de présentation des visages était réduit (de 100 ms à 20 ms). Dans une tâche similaire, Sergent (1982d) a montré que la supériorité de l'hémisphère droit sur

l'hémisphère gauche s'inversait à mesure que le temps de présentation des visages augmentait. Bradshaw, Hicks, & Rose (1979) ont identifié, dans une tâche de discrimination lexicale (i.e. des stimuli verbaux), une supériorité de l'hémisphère droit lorsque un pattern de lettres était présenté brièvement (20 ms). La dominance de l'hémisphère droit se substituait à un avantage de l'hémisphère gauche lorsque la présentation était plus longue. Les résultats de ces études ont démontré que l'incidence du temps de présentation était généralisable aux stimuli verbaux et non verbaux et remettaient, par conséquent, en cause une spécialisation hémisphérique de type verbale/visuo-spatiale.

L'excentricité rétinienne, la luminance ou la taille se révèlent également être des facteurs non négligeables de variation des patterns d'asymétrie cérébrale. L'augmentation de la distance angulaire entre un stimulus (verbal ou non) et un point de fixation perturbait leur identification. Cependant, elle affectait moins le traitement de l'hémisphère droit que celui de l'hémisphère gauche (Polich, 1978). Dans une tâche de reconnaissance de visages, l'augmentation de la luminance des visages profitait au traitement de l'hémisphère gauche à l'instar de l'hémisphère droit plus performant dans des conditions de faible luminance (Sergent, 1982c). L'augmentation de la taille d'un stimulus visuel avantageait l'hémisphère droit alors que la diminution de la taille bénéficiait à l'hémisphère gauche (Sergent, 1982b).

Ces variables contribuent à la qualité du stimulus visuel et interagissent de manière complexe pour déterminer les caractéristiques perceptives des stimuli qui peuvent être extraite par le système visuel. Par ailleurs, ces observations suggèrent que les compétences relatives des deux hémisphères dépendent de la qualité perceptive de la représentation du stimulus visuel. De manière générale, une diminution de la qualité perceptive, par la diminution du temps de présentation, la diminution de la luminance et l'augmentation de l'excentricité rétinienne et de la taille d'un stimulus visuel, avantage l'hémisphère droit. En revanche, l'augmentation de la qualité perceptive par les manipulations inverses est favorable à l'hémisphère gauche. L'hémisphère droit est donc relativement supérieur à l'hémisphère gauche dans le traitement de stimuli perceptivement dégradés. Selon Sergent (1982a, 1982b, 1983; Sergent & Hellige, 1986), lorsque les modifications perceptives rendent le stimulus visuel plus flou, elles réduiraient le contenu en hautes fréquences spatiales (HFs) du stimulus visuel et favoriseraient, par conséquent, le traitement des basses fréquences spatiales (BFs). L'hémisphère droit serait donc plus efficace que l'hémisphère gauche pour traiter une représentation en BFs du stimulus visuel. Inversement, l'HG serait plus sensible aux HFs. Il est possible d'interpréter ces résultats

dans le cadre théorique des voies magno- et parvocellulaire (cf. Chapitre 1). L'hémisphère droit serait plus sensible aux caractéristiques fonctionnelles de la voie magnocellulaire (i.e. aux réponses de type passe-bas en fréquence spatiale) alors que l'hémisphère gauche serait plus sensible aux propriétés de la voie parvocellulaire (i.e. aux réponses de type passe-haut en fréquence spatiale).

3.2. L'hypothèse fréquentielle de la spécialisation hémisphérique

L'inégale capacité des hémisphères à opérer sur des représentations dégradées est à l'origine de "l'hypothèse fréquentielle" de la spécialisation hémisphérique, émise par Sergent (1982a, 1982b). Selon cette hypothèse, les deux hémisphères seraient équivalents dans leur efficacité à traiter les fréquences spatiales à un bas niveau de traitement sensoriel. Les différences hémisphériques (ACF) apparaîtraient au-delà du traitement sensoriel, lorsque des opérations "cognitives" (e.g., identification de stimuli visuels) doivent être exécutées. L'hémisphère droit serait alors plus efficace dans le traitement des BF's et l'hémisphère gauche serait plus efficace dans le traitement des HF's. Par ailleurs, ces ACF dépendraient des fréquences spatiales à la fois disponibles dans le stimulus visuel (disponibilité manipulée, par exemple, par la variation du temps de présentation, de l'excentricité rétinienne ou de la taille des stimuli) et dont le traitement est nécessaire à l'exécution d'une tâche particulière.

Un des points forts de cette hypothèse est qu'elle rend compte des ACF observées sur un matériel verbal *vs.* visuo-spatial. Le traitement visuel de l'information verbale nécessiterait un plus haut niveau de résolution spatiale (extraction de l'information en HF's) par rapport au traitement de stimuli visuo-spatiaux. La supériorité de l'hémisphère gauche serait observée à la fois sur des stimuli verbaux et visuo-spatiaux dès lors que les HF's devraient être traitées. Lorsque le traitement visuel nécessiterait un bas niveau de résolution spatiale (extraction des BF's), les ACF apparaîtraient en faveur de l'hémisphère droit. L'hypothèse fréquentielle rend également compte de la distinction fonctionnelle analytique *vs.* holistique. Un traitement holistique requiert que la structure globale du stimulus visuel soit disponible. Il porterait ainsi sur une information de basse résolution spatiale et serait donc sensible aux plus basses fréquences spatiales. Inversement, un traitement analytique repose essentiellement sur une information fine, de haute résolution spatiale. Il serait donc sensible aux plus hautes fréquences spatiales. La distinction

analytique vs. holistique n'est pas erronée, mais elle résulterait d'une distinction plus fondamentale basée sur les fréquences spatiales.

Sergent (1982b) a elle-même testé de manière comportementale l'hypothèse fonctionnelle d'une spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs). Pour ce faire, elle a utilisé le paradigme des formes hiérarchiques avec l'idée que le traitement de l'information globale nécessiterait d'extraire une information de basse résolution spatiale (BFs) alors que le traitement de l'information globale exigerait d'extraire une information relativement plus fine (HF). Cette étude a clairement démontré un avantage du champ visuel gauche/hémisphère droit (chpVG/HD) dans le traitement de l'information globale/BFs, un avantage du champ visuel droit/hémisphère gauche (chpVD/HG) dans le traitement de l'information locale/HFs et, par conséquent, une SHFs.

Par ailleurs, les résultats de Sergent (1982b) ont également révélé une préférence différentielle du traitement de l'information hiérarchique en fonction du champ visuel de présentation, i.e. une préférence locale (préférence des HF) dans le chpVD/HG et une préférence globale (préférence des BF) dans le chpVD/HG. Selon l'auteur, ces résultats suggèrent que le phénomène de préférence globale et de surcroît, la préférence temporelle du traitement des BF (cf. Chapitre 1 : II 3.1.c), sont sous-tendus par le traitement de l'hémisphère droit, l'hémisphère gauche traitant préférentiellement les HF. Cette interprétation conforte notre hypothèse d'une sensibilité différentielle des hémisphères aux caractéristiques fonctionnelles des voies magno- et parvocellulaire.

Le test le plus direct de l'hypothèse fréquentielle provient des études où les stimuli utilisés étaient des réseaux sinusoïdaux. L'utilisation de tels stimuli comportait l'avantage de pouvoir manipuler explicitement leur contenu fréquentiel. Kitterle, Christman, & Hellige (1990) ont donc testé la SHFs à l'aide d'une tâche d'identification de réseaux sinusoïdaux (cf. Figure 23). Ces réseaux étaient soit en BF (1 cpd), soit en HF (9 cpd). Les sujets devaient juger de la largeur des rayures du réseau. L'identification d'un réseau en BF était plus rapide dans le chpVG/HD que dans le chpVD/HG, alors que l'identification du réseau en HF était plus rapide dans le chpVD/HG.

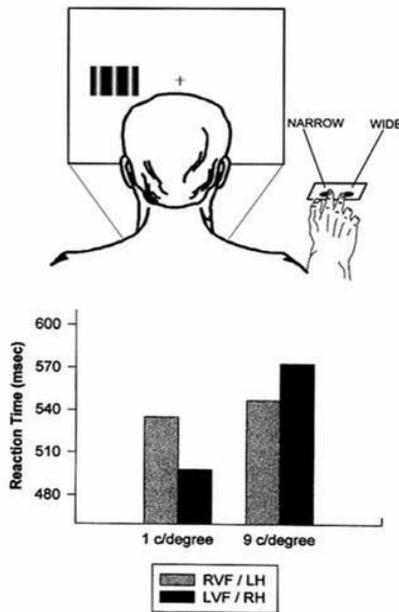


Figure 23 : Récapitulatif de l'expérience de Kitterle et al. (1990). Les sujets avaient pour tâche de juger de la largeur de réseaux sinusoïdaux en basses ou hautes fréquences spatiales tout en fixant un point apparaissant au centre de l'écran. Les réseaux étaient présentés soit dans le chpVG/HD, soit dans le chpVD/HG. Les temps de réponse moyens ont été mesurés en fonction des fréquences spatiales des réseaux et de leur champ visuel de présentation. Les sujets étaient plus rapides pour identifier un réseau en BF's lorsqu'il était présenté dans le chpVG/HD et un réseau en HF's lorsqu'il était présenté dans le chpVG/HD (Figure tirée de Ivry & Robertson, 1998).

Proverbio, Zani, & Avella (1997) ont également mis en évidence une SHF's lorsqu'ils demandaient aux sujets de porter sélectivement leur attention sur un héli-champ visuel tout en fixant un point au centre du champ visuel¹² et d'appuyer sur un bouton réponse seulement lorsqu'un réseau cible d'une fréquence particulière y était présenté. Pour les réseaux cibles en BF's, les temps de réponses étaient plus rapides lorsque les sujets devaient porter leur attention sur le chpVG que sur le chpVD. Pour les réseaux cibles en HF's, les temps de réponse était cette fois-ci plus rapides lorsque l'attention était portée sur le chpVD.

Des patterns d'ACF similaires ont été observés par Kitterle & Selig (1991) dans une tâche de discrimination entre des réseaux de différentes fréquences spatiales. Les sujets devaient décider, pour deux réseaux présentés successivement, si le second était en plus hautes ou plus basses fréquences spatiales que le premier. La discrimination était plus rapide dans le chpVG/HD lorsque le second réseau était en plus basses fréquences spatiales, alors qu'un avantage du chpVD/HG était observé lorsque le second réseau était en plus hautes fréquences spatiales.

Cependant, aucun pattern d'ACF n'avait été observé ni dans une tâche de détection de l'apparition de réseaux de différentes fréquences spatiales (Kitterle et al., 1990), ni dans une tâche de discrimination de l'orientation entre des réseaux de différentes fréquences spatiales (Fendrich & Gazzaniga, 1990). Ces derniers résultats suggèrent que les ACF

¹² La position du regard des sujets au centre de l'écran a été contrôlée par l'enregistrement des mouvements oculaires.

surviendraient pour des processus de traitement plus complexes que ceux engagés, par exemple, dans une détection sensorielle. Plus précisément, elles émergeraient lorsque les sujets auraient à traiter et à comparer explicitement l'information contenue à différentes gammes de fréquences spatiales pour répondre. Dans la tâche de détection de Kitterle et al. (1990) et dans la tâche de discrimination des orientations de Fendrich & Gazzaniga (1990), il n'était pas nécessaire de savoir qu'un réseau était en BF ou HF pour dire qu'il était présent, ou pour juger de son orientation. Au contraire, dans la tâche d'identification de Kitterle et al. (1990), les sujets devaient traiter les réseaux en BF relativement aux réseaux en HF pour décider si les rayures des premiers étaient plus larges que celles des seconds et, dans la tâche de discrimination de Kitterle & Selig (1991), les sujets devaient traiter la fréquence spatiale de chaque réseau afin d'estimer le contenu de l'un relativement à l'autre. Ainsi, les ACF n'émergeraient pas seulement en fonction du niveau d'analyse (sensoriel vs. cognitif) du traitement des fréquences spatiales, mais surtout lorsque la tâche induirait un traitement explicite de différentes fréquences spatiales.

En résumé, les ACF observées dans ces différentes études dépendaient de l'analyse de la rangée de fréquences spatiales disponibles dans le stimulus visuel. Lorsque les stimuli n'étaient pas des réseaux sinusoïdaux, cette disponibilité pouvait être manipulée en altérant les caractéristiques perceptives du stimulus visuel (cf. Chapitre 2 – I.3.1.). Par ailleurs, les ACF ne se manifestaient que si la tâche exigeait un traitement explicite de l'information contenue à différentes fréquences spatiales.

Christman, Kitterle, & Hellige (1991) ont également montré que les ACF résultaient aussi bien du traitement de différentes fréquences spatiales relatives que de différentes fréquences spatiales absolues. Les auteurs ont utilisé une tâche d'identification de réseaux composés de plusieurs sinusoïdes. Dans une première condition, les auteurs présentaient aux sujets deux réseaux en BF absolues. Le premier réseau (réseau de base) était composé de deux fréquences spatiales, 0,5 et 1 cpd. Le second réseau était composé des fréquences spatiales du réseau de base auxquelles une sinusoïde de 2 cpd était ajoutée. Par cette manipulation, le second réseau en BF absolues était toutefois en plus hautes fréquences spatiales relativement au réseau de base. Dans une seconde condition, deux réseaux en HF absolues étaient présentés aux sujets, le premier composé des sinusoïdes 4 et 8 cpd (réseau de base) et le second auquel était ajoutée la sinusoïde 2 cpd. De cette manière, le second réseau était en plus basses fréquences spatiales que le premier. Dans la condition BF absolues, les résultats ont montré un avantage de l'hémisphère droit pour

traiter le réseau de base (0,5 et 1 cpd) qui disparaissait lorsque la composante 2 cpd était ajoutée. Dans la condition HFs absolues, le réseau de base (4 et 8 cpd) bénéficiait d'un avantage de l'hémisphère gauche qui s'inversait en un avantage de l'hémisphère droit lors de l'ajout de la composante 2 cpd. Ainsi, l'hémisphère droit était plus performant pour traiter les fréquences spatiales les plus basses, quelles que soient leurs valeurs absolues, alors que l'hémisphère gauche privilégiait le traitement des fréquences spatiales les plus hautes. Cette étude a donc mis en évidence une SHFs relative plutôt qu'absolue. Les deux hémisphères seraient capables de traiter à la fois les basses et les hautes fréquences spatiales, mais chacun privilégierait le traitement d'une rangée de fréquences spatiales relativement supérieure ou inférieure à une autre.

Enfin, les ACF seraient déterminées par les fréquences spatiales exigées pour réaliser une tâche particulière. Cette dernière caractéristique de l'hypothèse fréquentielle a été mise en évidence dans une étude de Kitterle, Hellige, & Christman (1992). Ces derniers présentaient des réseaux sinusoïdaux et carrés de fréquences spatiales fondamentales 1 et 3 cpd. Contrairement à un réseau sinusoïdal, un réseau carré est un mélange de signaux sinusoïdaux. Il se décompose en la série de toutes les harmoniques impaires de la fondamentale (i.e., la fréquence la plus basse), chaque composante ayant une amplitude inverse à la fondamentale. La discrimination entre un réseau carré et un réseau sinusoïdal ne peut pas se faire sur la base de la fondamentale. Elle repose sur la perception des harmoniques du réseau carré. Dans cette expérience, les sujets avaient pour tâche de juger soit de la largeur des rayures des réseaux (jugement large/étroit), soit de l'apparence du contour de ces rayures (jugement net/flou) (cf. Figure 24).

L'analyse des réponses sur les réseaux carrés a montré une supériorité de l'hémisphère droit lors du jugement de la largeur et une supériorité de l'hémisphère gauche lors du jugement du contour. Les auteurs ont conclu que ces patterns d'ACF étaient déterminés par les fréquences spatiales disponibles et utiles à la réalisation de chaque tâche. Le traitement de la fréquence fondamentale (information en plus basses fréquences spatiales que les harmoniques) suffisait au jugement de la largeur des réseaux carrés alors que le traitement des harmoniques (information en plus hautes fréquences spatiales que la fréquence fondamentale) permettait au sujet de discriminer un réseau carré d'un réseau sinusoïdal et de juger de l'apparence de leurs contours respectifs. La gamme de fréquences spatiales relatives exigée pour réaliser ces deux tâches (i.e. BFs relatives pour un jugement large/étroit et HFs relatives pour un jugement net/flou) avait donc déterminé l'avantage de l'hémisphère droit dans la première et l'avantage de l'hémisphère gauche dans la seconde.

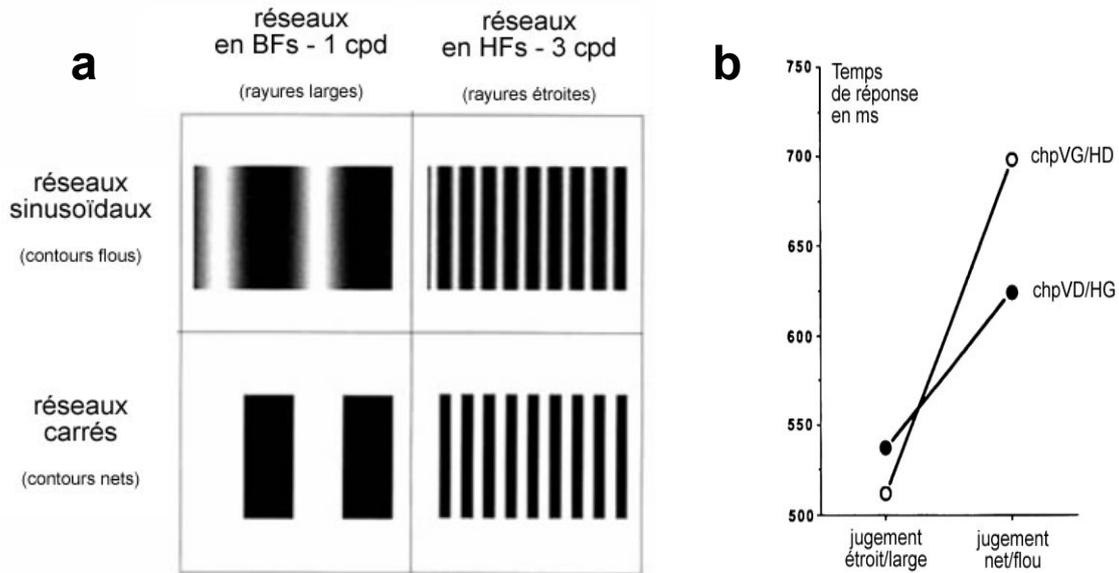


Figure 24 : Récapitulatif de l'expérience de Kitterle et al. (1992). (a) Des réseaux sinusoïdaux et carrés de fréquences spatiales fondamentales 1 ou 3 cpd étaient présentés aux sujets. Deux types de tâches étaient demandées : une tâche de jugement de la largeur des rayures (large/étroit) et une tâche de jugement de l'apparence des contours (net/flou) (Figure adaptée de Ivry & Robertson, 1998). (b) Temps de réponse observés pour les réseaux carrés en fonction de la tâche (jugement étroit/large vs. jugement net/flou) et du champ visuel/hémisphère de présentation chpVG/HD vs. chpVD/HG) (Figure tirée et adaptée de Kitterle et al., 1992).

Les études précédemment citées nous permettent de spécifier l'hypothèse fréquentielle de la manière suivante : les ACF sont à la fois contraintes par les bandes de fréquences spatiales relatives disponibles dans le stimulus visuel et les bandes de fréquences spatiales relatives exigées pour effectuer la tâche. L'hémisphère droit est alors préférentiellement impliqué dans le traitement des BFs relatives et l'hémisphère gauche dans le traitement des HFs relatives. Cette différence de traitement préférentiel des fréquences spatiales par les hémisphères correspond à une SHFs.

Nous allons voir que les caractéristiques de l'hypothèse fréquentielle ont été reprises dans un modèle théorique proposé par Ivry & Robertson (1998). Cette théorie, appelée 'Double Filtering by Frequency' (DFF), vise à identifier les processus généraux conduisant à une spécialisation hémisphérique.

4. La théorie 'Double Filtering by Frequency' (DFF)

La théorie DFF est basée sur l'idée principale que les ACF résultent d'une représentation asymétrique de l'information fréquentielle. Cette théorie est intermodale. Elle rend compte aussi bien des ACF visuelles qu'auditives. Notre recherche s'inscrivant dans le domaine de la perception visuelle, seule la modalité visuelle sera abordée. Toutefois, ce qui sera décrit est généralisable à la modalité auditive.

La théorie DFF insiste sur trois hypothèses majeures :

1. L'information présente à de multiples échelles spatiales serait représentée de manière fréquentielle.
2. Cette information fréquentielle est supposée être représentée asymétriquement dans les deux hémisphères.
3. Un processus de sélection attentionnelle aboutirait à des effets de latéralisation cérébrale en terme de fréquences spatiales relatives plutôt qu'absolues.

Cette théorie a élaboré un modèle qui comprend trois étapes critiques de traitement amenant à une représentation fréquentielle asymétrique (cf. Figure 25). La première étape du traitement visuel correspondrait à la construction d'une représentation initiale sensorielle de l'input visuel. Cette représentation serait symétrique à travers les hémisphères cérébraux. À partir de cette représentation initiale, il y aurait une première étape de filtrage sous la forme d'une sélection attentionnelle des fréquences spatiales appropriées à la réalisation effective de la tâche. Cette sélection serait contrainte par la disponibilité des fréquences spatiales et par leur utilité dans l'exécution de la tâche. Ce processus déterminerait la gamme de fréquences spatiales à traiter ultérieurement. À ce niveau, les deux hémisphères opéreraient un filtrage sélectif identique. Les asymétries hémisphériques n'émergeraient qu'à partir d'une seconde étape de filtrage caractérisée par un traitement asymétrique des fréquences spatiales sélectionnées. L'hémisphère droit opérerait un filtrage passe-bas sur l'information sélectionnée alors que l'hémisphère gauche exécuterait un filtrage passe-haut. En conséquence, l'hémisphère droit produirait une représentation où les BF's relatives seraient amplifiées et l'hémisphère gauche produirait une représentation où les HF's relatives seraient amplifiées. Le modèle DFF tient donc son nom du double processus de filtrage des fréquences spatiales engagé dans l'analyse visuelle.

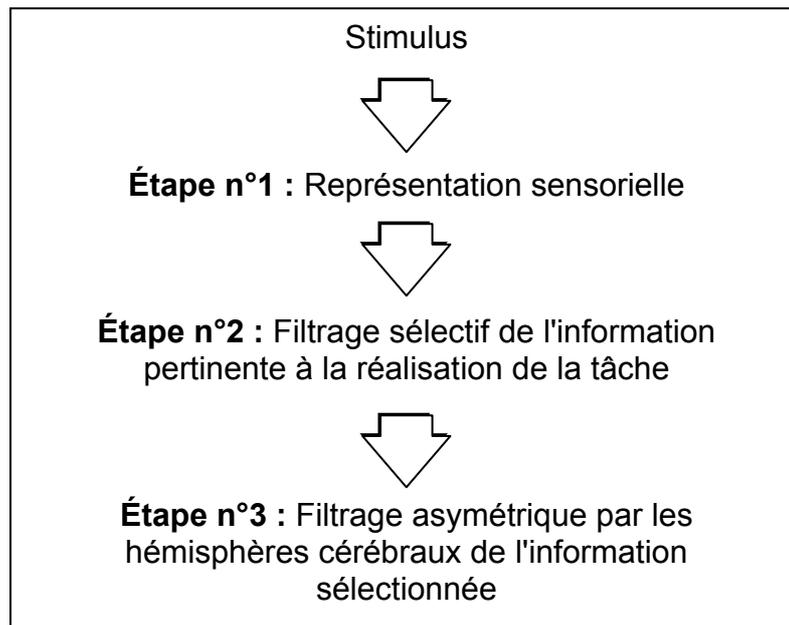


Figure 25 : Schéma des étapes de traitement du modèle DFF (Figure adaptée de Ivry & Robertson, 1998).

II. CORRELATS NEURONAUX D'UNE SPECIALISATION HEMISPHERIQUE

Les études menées en neuropsychologie cognitive et en neuro-imagerie ont permis d'associer des structures corticales à la spécialisation hémisphérique fonctionnelle. Pour la plupart, l'objectif théorique était de mettre en évidence une spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local. Les stimuli étudiés étaient, le plus souvent, des formes hiérarchiques. La spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs) a été par la suite inférée de la relation entre le traitement de ces niveaux hiérarchiques et celui des fréquences spatiales (cf. Chapitre 1 – II.1.3. Le modèle fréquentiel dans la reconnaissance des formes hiérarchiques).

1. Données de neuropsychologie cognitive

La spécialisation hémisphérique du traitement global vs. local et, par extension, des fréquences spatiales, est plus frappante chez des patients atteints d'une lésion cérébrale focale unilatérale. Cette spécialisation a été observée à l'aide d'une tâche de copie de mémoire de divers stimuli hiérarchiques, comme par exemple la figure complexe "Rey Osterreith" (cf. Figure 26a, Robertson & Lamb, 1991). Après avoir examiné cette figure, les patients s'efforçaient, dans un premier temps, de copier ce dessin, et dans un deuxième temps, de le reproduire de mémoire. Les patients atteints d'une lésion de l'hémisphère gauche dessinaient correctement la forme globale mais éprouvaient des difficultés à replacer les détails les plus fins dans leur orientation et position correctes. Inversement, les patients atteints d'une lésion unilatérale droite échouaient à reproduire la configuration globale de la figure tout en conservant la capacité de dessiner les éléments individuels qui la composaient.

Delis, Robertson, & Efron (1986) ont obtenu des résultats similaires lorsqu'ils demandaient à des patients présentant une lésion unilatérale gauche ou droite de reproduire de mémoire une forme hiérarchique. Les premiers reproduisaient la forme globale mais omettaient les éléments locaux alors que les seconds reproduisaient les éléments locaux sans respecter leur configuration globale (cf. Figure 26b). Ce test ne permettait pas, à lui seul, de déterminer si cette perturbation était perceptive ou motrice. C'est pourquoi, les auteurs demandaient aux patients de choisir, parmi quatre formes hiérarchiques, la forme qui leur avait été présentée précédemment. Les choix incorrects des patients lésés à gauche portaient préférentiellement sur des formes différant localement de la forme vue auparavant alors que les choix incorrects des patients lésés à droite portaient sur des formes différant globalement de la forme vue. Ce dernier test permettait ainsi d'écarter une interprétation motrice aux effets observés lors de la tâche de copie. Ces observations cliniques ont mis en évidence une double-dissociation perceptive du traitement global vs. local. Deux mécanismes indépendants seraient responsables du traitement de l'information globale et locale et ces mécanismes seraient respectivement localisés dans l'hémisphère droit et gauche.

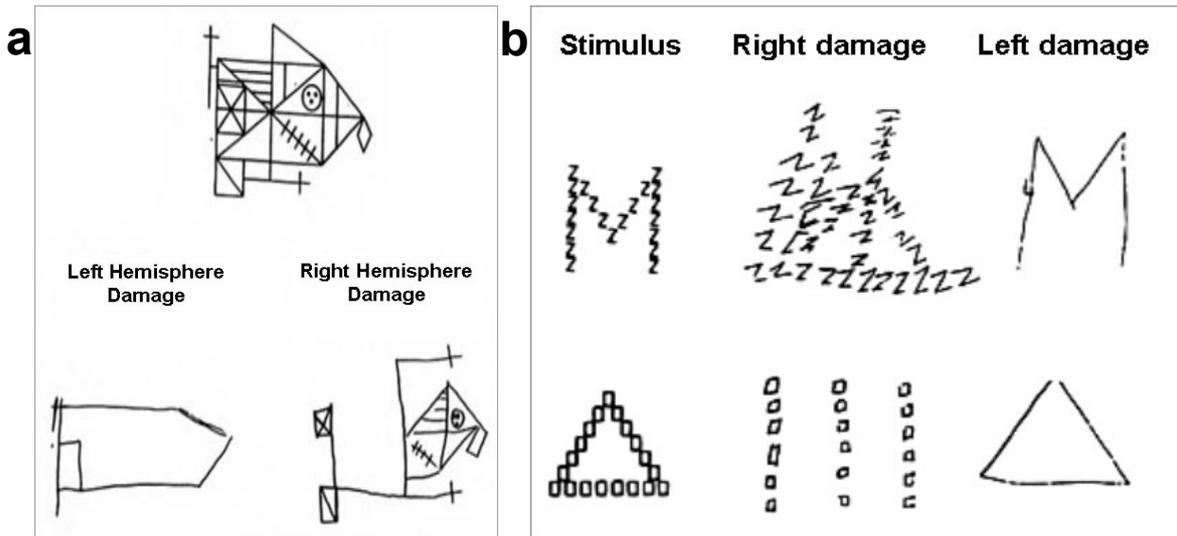


Figure 26 : Copie de mémoire de la figure "Rey Osterreith" (a) et de stimuli hiérarchiques (b) par des patients atteints d'une lésion focale unilatérale droite ou gauche. Les dessins de patients atteints d'une lésion de l'hémisphère droit illustrent un rappel correct de la forme locale, mais pas de la forme globale, alors que les dessins de patients atteints d'une lésion de l'hémisphère gauche illustrent un rappel correct de la forme globale mais pas de la forme locale (Figures adaptées de Delis et al., 1986 et Robertson & Lamb, 1991).

Parmi les nombreuses investigations menées sur des patients commissurotomisés, certaines révèlent une surprenante similarité avec les observations cliniques précédemment citées. Gazzaniga et al. (1965) demandaient, par exemple, à des patients commissurotomisés droitiers de reproduire des dessins standard (cf. Figure 27a) soit avec la main gauche, soit avec la main droite. Lorsqu'ils dessinaient avec leur main gauche (contrôlée par l'hémisphère droit), les patients produisaient des dessins qui tenaient compte de la configuration globale (cf. Figure 27b), similairement aux patients atteints d'une lésion unilatérale gauche. Lorsqu'ils dessinaient avec leur main droite (contrôlée par l'hémisphère gauche), ils produisaient plus de détails qu'en dessinant avec la main gauche (cf. Figure 27c). Cependant, au même titre que les patients atteints d'une lésion unilatérale droite, l'organisation globale n'était pas respectée. Ces observations suggèrent que les deux hémisphères traitent différemment les caractéristiques globales et locales d'un stimulus visuel.

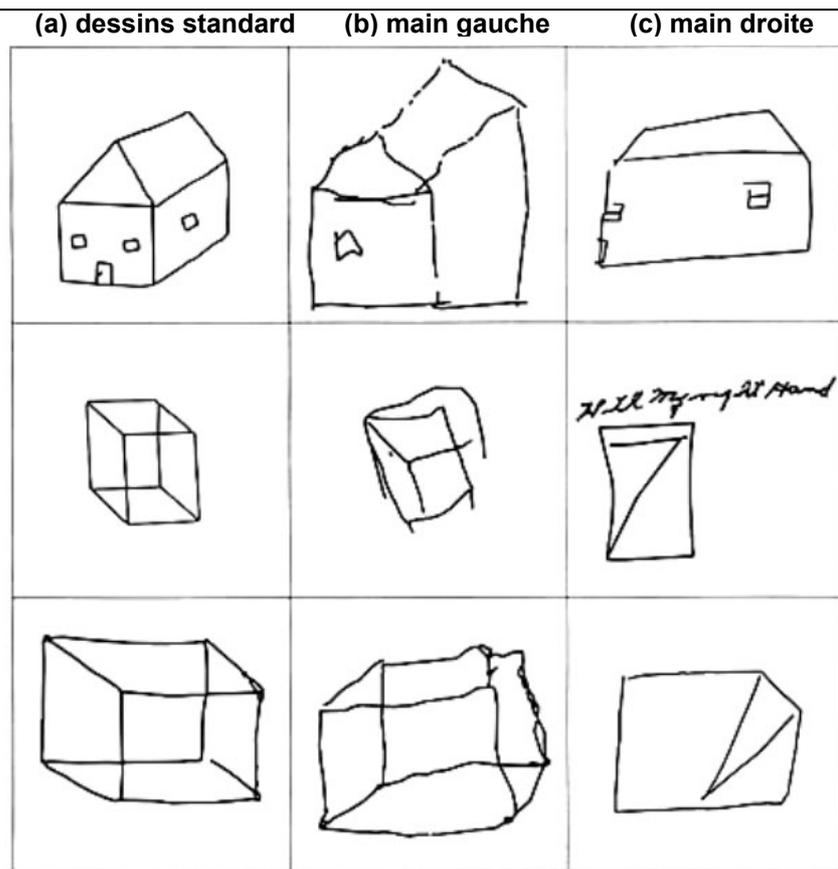


Figure 27 : Exemples de dessins réalisés par un patient commissurotomisé. Dans la colonne (a) sont présentés les dessins standards, dans la colonne (b), les dessins exécutés avec la main gauche (contrôlée par l'hémisphère droit) et, dans la colonne (c), les dessins exécutés avec la main droite (contrôlée par l'hémisphère gauche). Les dessins exécutés avec la main gauche tiennent compte de la configuration globale des dessins standard, mais omettent les détails. Inversement, les dessins exécutés avec la main droite tiennent compte des détails mais ne respectent pas la configuration globale (Figures adaptées de Gazzaniga et al., 1965 et Gazzaniga, 1970).

Les recherches en neuropsychologie, réalisées à la suite de ces observations cliniques, ont essentiellement utilisé le paradigme des formes hiérarchiques. A l'aide de ce paradigme, Robertson, Lamb, & Zaidel (1993) ont mené une étude à la fois sur des sujets sains et des patients commissurotomisés, auxquels ils présentaient brièvement des lettres hiérarchiques soit dans le champ visuel gauche/hémisphère droit (chpVG/HD), soit dans le champ visuel droit/hémisphère gauche (chpVD/HG). Les sujets sains identifiaient plus rapidement les cibles globales que les cibles locales quel que soit le champ visuel de présentation (i.e. précedence globale). Pour les patients commissurotomisés, la précedence globale était amplifiée, par rapport aux sujets sains, lorsque les lettres hiérarchiques étaient présentées dans le chpVG/HD et réduite lorsque ces stimuli étaient présentés dans le chpVD/HG. Ces résultats illustrent de nouveau la supériorité de l'hémisphère gauche dans le traitement local et celle de l'hémisphère droit dans le traitement global.

En utilisant le même paradigme, les travaux de Robertson et al. (1988) et Lamb, Robertson, & Knight (1990) ont montré qu'une lésion corticale unilatérale d'une région spécifique du cerveau affectait les performances de traitement global vs. local. Dans l'étude de Robertson et al. (1988), les patients étaient subdivisés en trois groupes, chacun caractérisé par une lésion corticale unilatérale spécifique. La lésion était centrée dans le gyrus temporal supérieur gauche (GTs gauche) pour le premier groupe et dans le lobule pariétal inférieur gauche (LPi gauche) pour le second groupe. Pour le troisième groupe, la lésion était localisée dans l'hémisphère droit. Cependant, les lésions de l'hémisphère droit étaient plus diffuses que celles de l'hémisphère gauche ne permettant pas une distinction entre les patients atteints d'une lésion du GTs droit et ceux atteints d'une lésion du LPi droit. Ainsi la lésion caractéristique de ce dernier groupe englobait la région temporo-pariétale droite (RTP droite). A l'aide d'une tâche d'attention divisée sur des lettres hiérarchiques, les auteurs ont montré qu'une lésion du GTs gauche entraînait une augmentation des temps d'identification d'une cible locale relativement à un groupe de sujets sains et aux deux autres groupes de sujets lésés (patients RTP droit et LPi gauche). Inversement, l'identification de la cible globale était ralentie par une lésion de la RTP droite relativement aux sujets sains et aux patients GTs gauche et LPi gauche.

L'étude de Lamb et al. (1990) a été menée sur des patients atteints d'une lésion du GTs droit ou du GTs gauche. Les auteurs ont manipulé l'augmentation de la taille angulaire, cette manipulation expérimentale étant connue pour induire, chez les sujets sains, une préférence locale. Les patients atteints d'une lésion du GTs droit présentaient une préférence locale plus importante que les sujets sains alors que les patients atteints d'une lésion du GTs gauche présentaient, à l'inverse des sujets sains, une préférence globale. En résumé, une lésion du GTs droit perturbait l'identification de la forme globale alors qu'une lésion du GTs gauche perturbait l'identification des éléments locaux. Ces résultats confirmaient les observations de Robertson et al. (1988).

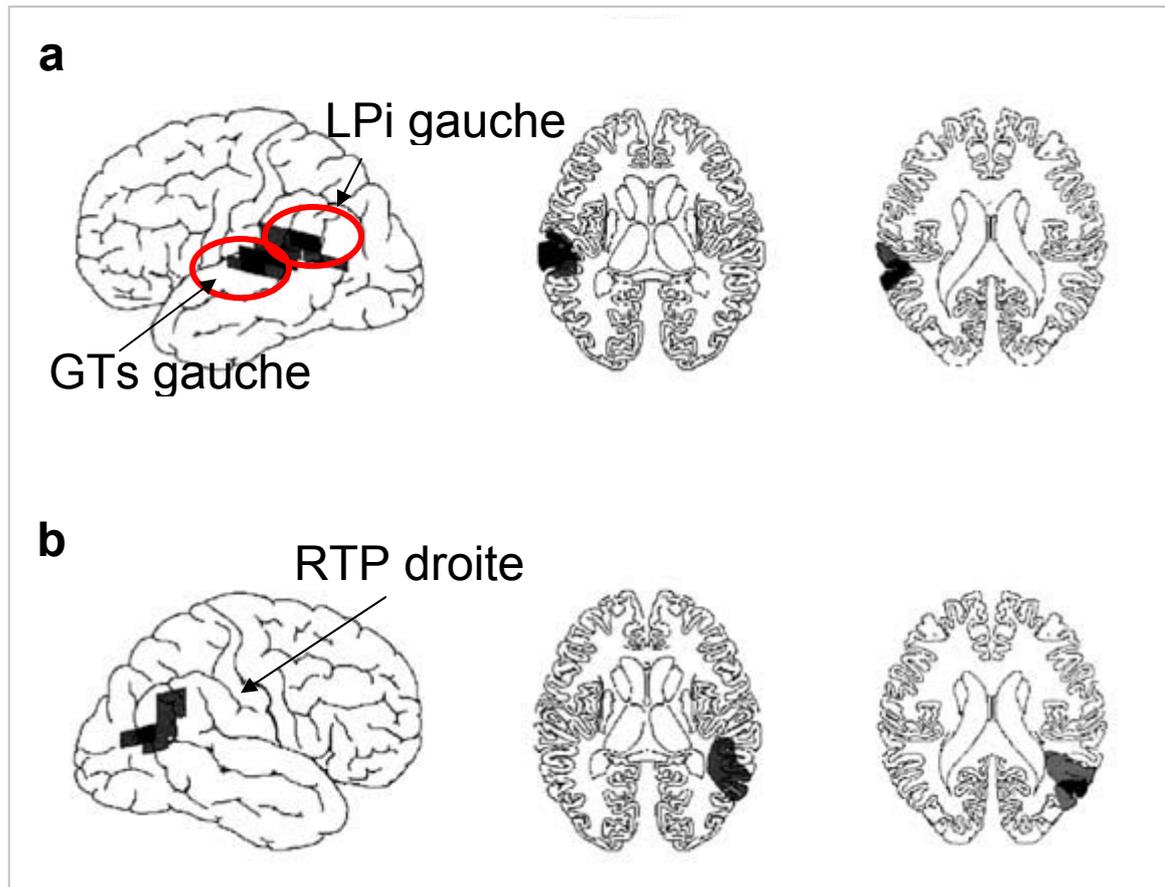


Figure 28 : Lésions moyennes des groupes de patients de l'étude de Robertson et al. (1988). (a) Lésion moyenne du groupe de patients dont la région temporo-pariétale gauche est endommagée. Deux régions distinctes ressortent de la superposition des lésions de chaque patient. On distingue les patients atteints d'une lésion du gyrus temporal supérieur (GTs) gauche des patients atteints d'une lésion du lobule pariétal inférieur (LPi) gauche. (b) Lésion moyenne de patients dont la région temporo-pariétale droite (RTP droite) est endommagée. L'hétérogénéité est plus importante pour le groupe RTP droite que le groupe RTP gauche (Figures adaptées de Ivry & Robertson, 1998).

Par ailleurs, l'étude de Robertson et al. (1988) s'est intéressée aux aires corticales impliquées dans les processus attentionnels du traitement des formes hiérarchiques. Dans ce but, ils ont associé au paradigme des formes hiérarchiques une manipulation de la probabilité d'apparition d'une lettre cible à un niveau hiérarchique. Nous avons vu dans le précédent chapitre que la variation de la probabilité qu'une cible apparaisse à un niveau hiérarchique induisait, chez des sujets sains, un effet attentionnel 'cost-benefit' (cf. Chapitre 1 – II.3.2.a). Selon cet effet, une cible qui apparaît plus fréquemment à un niveau hiérarchique est identifiée plus aisément que lorsqu'elle apparaît au niveau hiérarchique moins probable. Cet effet suggère qu'un mécanisme attentionnel serait chargé de distribuer et de maintenir l'attention entre les niveaux hiérarchiques. L'effet 'cost-benefit' a été testé

sur les trois groupes de patients neurologiques LPi gauche, GTs gauche et RTP droite. Il a été observé chez les patients GTs gauche et RTP droit, mais pas pour le groupe de patients atteints d'une lésion du LPi gauche¹³. Les auteurs ont alors suggéré que le LPi contrôlerait l'attribution de l'attention sur l'un ou l'autre des deux niveaux hiérarchiques. En résumé, l'étude de Robertson et al. (1988) a mis en évidence une double dissociation entre les déficits d'identification des formes globales et locales et les déficits d'attribution et de maintien de l'attention entre ces différentes échelles spatiales d'information. Une lésion du lobe temporal affectait spécifiquement l'identification des formes globales et locales alors qu'une lésion du lobe pariétal affectait l'attribution de l'attention sur les niveaux hiérarchiques.

Dans une revue de neuropsychologie portant sur le traitement global vs. local, Robertson & Lamb (1991) ont précisé que la perception de l'organisation hiérarchique du monde visuel impliquerait, en fait, la coordination de quatre sous-systèmes corticaux fonctionnellement distincts. Le premier, associé à la région temporo-pariétale supérieure postérieure droite, accentuerait les propriétés globales d'un stimulus visuel, alors que le second, associé à la région homologue gauche, accentuerait les propriétés locales. Les auteurs ont émis l'hypothèse que ces deux sous-systèmes seraient fortement influencés par les fréquences spatiales relatives contenues aux deux niveaux hiérarchiques. Afin d'amplifier respectivement l'information globale et locale, l'hémisphère droit exécuterait un filtrage passe-bas sur le stimulus hiérarchique alors que l'hémisphère gauche opérerait comme un filtre passe-haut. Cette hypothèse est en accord avec les postulats du modèle DFF. La région temporo-pariétale jouerait alors un rôle déterminant dans l'étape de filtrage asymétrique de l'information sélectionnée (cf. Figure 25, page 74, étape n°3 du modèle DFF). Le troisième sous-système, associé au lobe pariétal latéral droit et gauche, contrôlerait la distribution des ressources attentionnelles sur les deux précédents sous-systèmes et modulerait leur traitement. Enfin, le dernier sous-système serait, en fait, un réseau temporo-pariétal postérieur – temporo-pariétal qui connecterait les propriétés globales aux propriétés locales.

¹³ L'hétérogénéité des lésions de l'hémisphère droit n'a pas permis aux auteurs de tester cet effet sur un groupe de patients atteints spécifiquement d'une lésion du LPi droit.

2. Données de neuro-imagerie fonctionnelle cérébrale

Les études de neuro-imagerie fonctionnelle cérébrale ont apporté des preuves supplémentaires d'une spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local en évaluant, sur des sujets sains, les structures cérébrales anatomiques sous-jacentes à cette spécialisation. Dans l'ensemble, ces études ont rapporté que le traitement de l'information globale activait l'hémisphère droit alors que le traitement de l'information locale activait préférentiellement l'hémisphère gauche. Cependant, la littérature est assez confuse sur le niveau de traitement cortical précisément impliqué dans cette spécialisation.

2.1. Spécialisation hémisphérique de bas niveau

Les expériences de Fink et al. (1996) constituent l'étude de référence dans ce domaine de recherches. Ces auteurs ont mesuré, à l'aide de la TEP, l'activité cérébrale de sujets sains dans deux expériences distinctes sur des formes hiérarchiques construites à partir de lettres (cf. Figure 29). Dans la première expérience, les sujets devaient porter sélectivement leur attention soit sur le niveau global, soit sur le niveau local, dans des blocs d'essais séparés et identifier la lettre présentée à ce niveau (tâche d'attention dirigée). L'analyse des résultats consistait à comparer statistiquement les activations du traitement global à celles du traitement local. Les résultats ont montré une activation du gyrus lingual droit (aire de Brodmann, BA 18) lorsque l'attention était spécifiquement soutenue au niveau global et une activation du cortex occipital inférieur gauche (BA 18) pour le niveau local (cf. Figure 29). Dans une seconde expérience, les sujets devaient simultanément porter leur attention sur les deux niveaux hiérarchiques et décider à quel niveau une lettre cible apparaissait (tâche d'attention divisée). Les auteurs ont fait varier le nombre de présentations successives d'une cible à un même niveau et ont observé que ce facteur corrélait positivement avec une activation de la jonction temporo-pariéto-occipitale droite (BA 39/19) et de la partie postérieure du gyrus temporal supérieur gauche (BA 22/39) (cf. Figure 29). La corrélation positive la plus nette était observée au niveau de la région temporo-pariétale droite. La corrélation positive entre l'activation de la région temporo-pariétale et la durée de l'attention soutenue à chaque niveau hiérarchique a amené les auteurs à postuler que cette région exercerait un contrôle attentionnel de type 'top-down' sur les processus perceptifs impliqués dans le traitement de l'information globale et locale.

La région temporo-pariétale serait chargée de maintenir l'attention sur un niveau spécifique et aurait comme action conjointe de moduler le traitement perceptif réalisé par des aires corticales de plus bas niveau.

A l'image du modèle DFF, nous pouvons alors faire l'hypothèse que la région temporo-pariétale modulerait le traitement perceptif des fréquences spatiales (associées à chaque niveau hiérarchique) réalisé par les aires visuelles striées et extra-striées. Il engagerait le cortex visuel strié et extra-strié droit à exécuter un filtrage passe-bas afin d'accentuer l'information globale du stimulus hiérarchique et le cortex visuel strié et extra-strié gauche à amplifier l'information locale *via* un filtrage passe-haut.

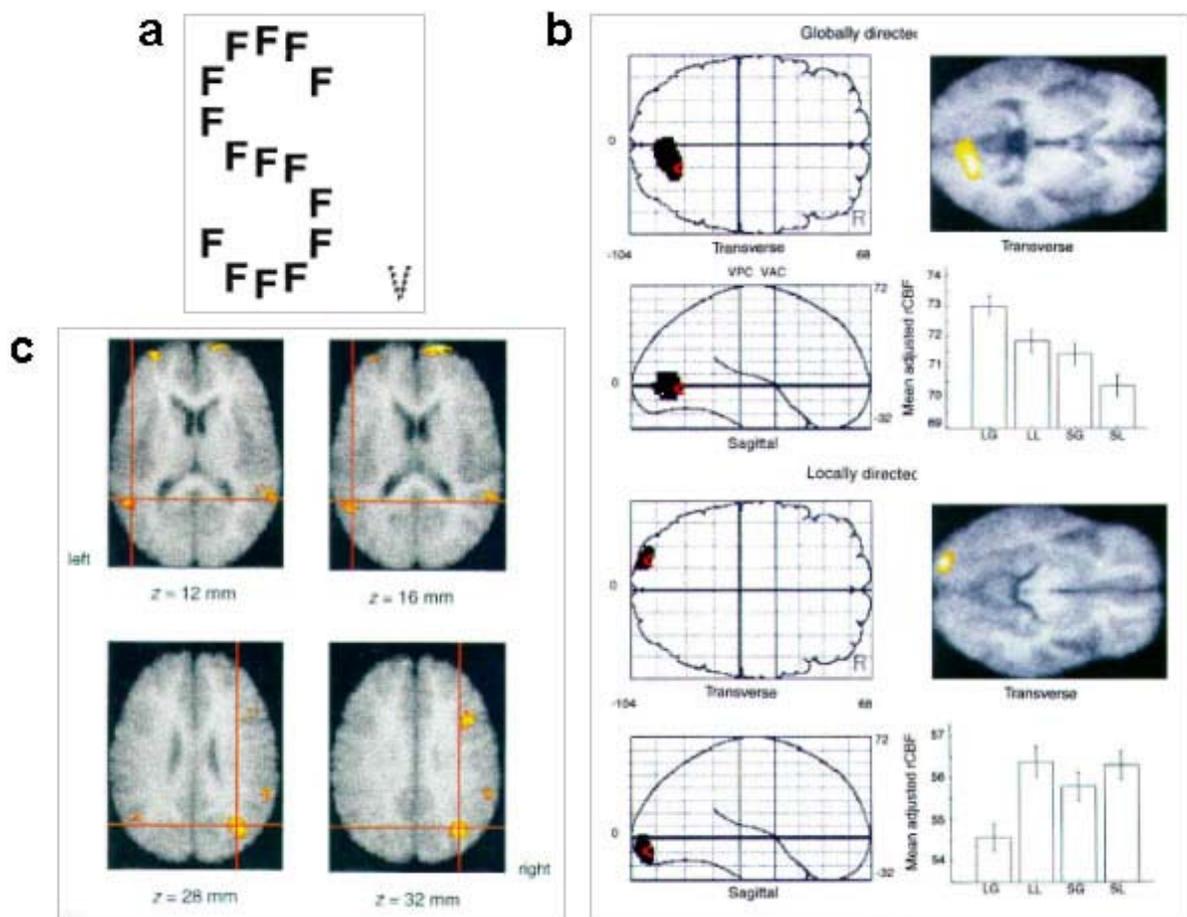


Figure 29 : Récapitulatif de l'étude en TEP de Fink et al. (1996) (a) Exemple de formes hiérarchiques utilisées dans les deux expériences. (b) Activations observées au cours d'une tâche d'attention dirigée : activation du gyrus lingual droit lorsque l'attention était soutenue au niveau global et du cortex occipital inférieur gauche lorsque l'attention était soutenue au niveau local. (c) Activations observées au cours d'une tâche d'attention divisée : l'activation de la jonction temporo-pariéto-occipitale droite et de la partie postérieure du gyrus temporal supérieur gauche covariait avec la durée de l'attention soutenue à chaque niveau hiérarchique (Figures tirées de Fink et al., 1996).

L'importance majeure des résultats de Fink et al. (1996) est que la spécialisation hémisphérique apparaîtrait à un niveau de traitement cortical très bas. Ultérieurement, dans une étude en IRMf, Martinez et al. (1997) ont également rapporté une spécialisation hémisphérique relativement précoce à travers les jonctions corticales occipito-temporales, dans des conditions d'attention dirigée. Les formes hiérarchiques utilisées dans cette étude étaient construites à partir de figures géométriques. Les sujets devaient sélectivement porter leur attention sur un des deux niveaux hiérarchiques et compter mentalement le nombre de fois qu'une figure cible apparaissait à ce niveau. L'activation de la région occipito-temporale (BA 19/37) de l'hémisphère droit était significativement plus importante lorsque l'attention était dirigée au niveau global qu'au niveau local. Inversement, l'attention soutenue au niveau local activait la région homologue de l'hémisphère gauche. Plus récemment, dans une étude en IRMf, Han et al. (2002) ont observé, dans des conditions relativement similaires (utilisation d'une tâche d'attention dirigée sur des lettres hiérarchiques, cf. Figure 30a), une spécialisation hémisphérique dès le cortex occipital (condition "attention globale" : activation du gyrus occipital moyen droit, BA 19/37, du gyrus occipital droit plus médian, BA 18 et du sulcus pariéto-occipital gauche, BA 19 ; condition "attention locale" : activation du cortex occipital inférieur gauche, BA 18). L'analyse des ROI (Regions Of Interest), réalisée sur les activations occipitales, a révélé une interaction significative entre le niveau hiérarchique d'attention dirigée et les hémisphères (cf. Figure 30b), confirmant ainsi une spécialisation hémisphérique du cortex occipital.

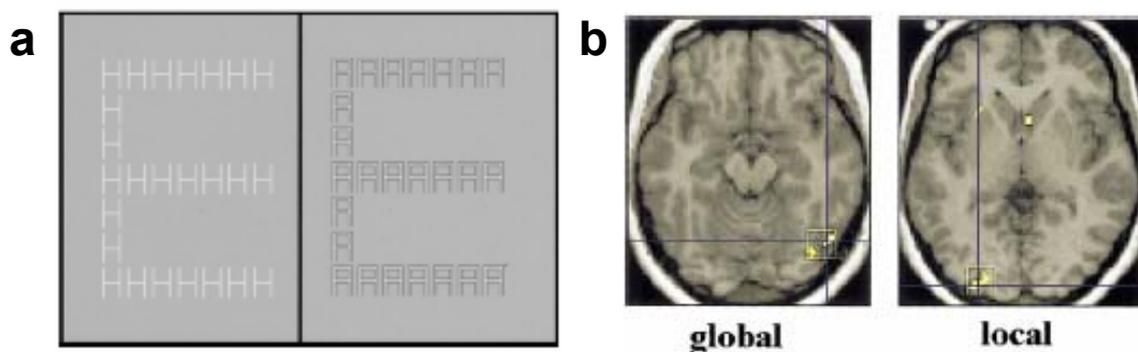


Figure 30 : Récapitulatif de l'étude en IRMf de Han et al. (2002). (a) A gauche, un exemple de stimulus hiérarchique dont le contenu en fréquences spatiales n'a pas été manipulé. A droite, le même stimulus hiérarchique, mais 'contrast-balanced'. (b) Localisation des ROI (Regions of Interest) dans les conditions globales et locales. L'interaction significative entre le niveau hiérarchique d'attention dirigée et les hémisphères confirme la spécialisation hémisphérique du cortex occipital (Figures tirées de Han et al., 2002).

Ces deux études ont apporté des résultats similaires à ceux de Fink et al. (1996). Dans des conditions d'attention dirigée, la spécialisation hémisphérique apparaissait dès le cortex occipital. Néanmoins, les régions activées n'étaient pas strictement identiques d'une étude à l'autre. Les activations des deux hémisphères observées par Martinez et al. (1997) et l'activation de l'hémisphère droit dans la condition globale de l'étude de Han et al. (2002) sont plus latérales et antérieures.

Les études électrophysiologiques réalisées dans ce domaine de recherche ont apporté des résultats en accord avec les données de la TEP et de l'IRMf. Les techniques électrophysiologiques, caractérisées par une haute résolution temporelle (mais une grande incertitude spatiale), permettent d'étudier le déroulement temporel de l'activité cérébrale. Elles ont été utilisées dans le but de spécifier le niveau de traitement cortical où la spécialisation hémisphérique apparaîtrait.

Dans ce but, Proverbio, Minniti, & Zani (1998) ont enregistré les potentiels évoqués (PE) de sujets réalisant une tâche d'attention dirigée sur des lettres hiérarchiques et ont observé, à une latence des PE de 200 ms, une spécialisation hémisphérique sur les sites occipito-temporaux. Similairement, Evans, Shedden, Hevenor, & Hahn (2000) ont exploré le déroulement temporel de la spécialisation hémisphérique du traitement global vs. local à l'aide d'enregistrement EEG. Des formes hiérarchiques composées de chiffres étaient présentées bilatéralement dans chaque hémis-champ visuel. Les sujets avaient pour consigne de fixer un point de fixation central tout en maintenant leur attention sur l'ensemble du champ visuel. Les mouvements oculaires étaient enregistrés afin de contrôler que les sujets respectent cette consigne. Les sujets devaient traiter spécifiquement un niveau hiérarchique (tâche d'attention dirigée) et un hémis-champ visuel, tous deux indicés au début de chaque bloc d'essais. Les chiffres hiérarchiques étaient présentés successivement suivant une séquence croissante de 0 à 9 appliquée au niveau hiérarchique et à l'hémis-champ visuel indicés. Les sujets devaient détecter la présence d'un chiffre hors de cette séquence.

Dans une condition expérimentale de non-variabilité, le chiffre hiérarchique "distracteur" (présenté dans l'hémis-champ non indicé) ainsi que le chiffre présenté au niveau hiérarchique "distracteur" (niveau non indicé de l'hémis-champ visuel indicé) restaient le même tout au long du bloc d'essai. Dans une deuxième condition expérimentale de variabilité, le chiffre hiérarchique "distracteur" et le niveau hiérarchique "distracteur" variaient d'un essai à l'autre. Les résultats différaient en fonction de ces deux conditions. Lorsqu'il n'y avait pas de variabilité inter-essais, une spécialisation hémisphérique était

observée à de courtes latences de traitement (50 à 150 ms) dans les régions occipito-temporales. Dans la condition variabilité, une spécialisation hémisphérique émergeait relativement plus tard (latence des réponses entre 200 à 400 ms) dans ces mêmes régions. Selon les auteurs, la variabilité du niveau hiérarchique "distracteur" indiquait la présence d'une information potentiellement pertinente à ce niveau non attendu. Elle perturbait les processus d'attention dirigée exigés par la tâche et nécessitait l'engagement d'un mécanisme attentionnel chargé de maintenir l'attention sur l'information pertinente. La contrainte attentionnelle induite par la variabilité inter-essais masquait la spécialisation hémisphérique précoce du traitement global/local observée dans des conditions de non-variabilité.

A cette étape de la revue de littérature sur les données de neuro-imagerie, nous pouvons principalement retenir que, dans des conditions où l'attention est soutenue à une échelle spatiale, la spécialisation hémisphérique apparaît très rapidement (entre 50 et 200 ms) et qu'elle implique des aires corticales qui s'étendent des aires extra-striées aux régions occipito-temporales. Par ailleurs, lorsqu'une spécialisation des aires visuelles précoces est observée, elle ne reflète pas seulement le traitement sensoriel de l'image rétinienne mais aussi l'influence de mécanismes attentionnels de type "top-down" venant d'aires corticales supérieures. Ce mécanisme, localisé dans la région temporo-pariétale, piloterait la sélection de l'information fréquentielle.

2.2. Contre-arguments à une spécialisation hémisphérique de bas niveau

Cette position a été remise en question par Heinze, Hinrichs, Scholz, Burchert, & Mangun (1998) pour qui la spécialisation hémisphérique serait un phénomène plus tardif, ne survenant que lors d'étapes plus hautes de l'analyse visuelle. Ces auteurs ont combiné l'enregistrement de PE et la mesure du débit sanguin cérébral par la TEP. Leur protocole expérimental était adapté de celui de Fink et al. (1996) : deux tâches portant sur des lettres hiérarchiques étaient utilisées, l'une d'attention dirigée et l'autre d'attention divisée. L'amplitude des PE enregistrés au niveau global était statistiquement comparée à l'amplitude des PE au niveau local.

Lorsque l'attention était divisée sur les deux niveaux hiérarchiques, les résultats ont montré une plus grande amplitude de la composante négative N2 (latence des réponses

entre 260 et 360 ms) dans l'hémisphère droit lorsqu'une lettre cible apparaissait au niveau global et une plus grande amplitude de cette même composante dans l'hémisphère gauche pour le niveau local. Remarquons que les auteurs n'ont pu appliquer la TEP à cette tâche particulière¹⁴ et ne possédaient donc pas d'information précise sur la localisation anatomique de ces potentiels. Lorsque l'attention était dirigée sur un niveau hiérarchique au cours d'un bloc d'essais, ni la composante négative N2, ni la composante positive P1, caractérisée par une latence de la réponse plus courte (entre 90 et 150 ms) et générée dans les aires extra-striées, ne présentait d'asymétrie cérébrale spécifique à chaque niveau de traitement.

Les résultats suggèrent que lorsque la tâche nécessite de traiter simultanément les deux niveaux hiérarchiques, les deux hémisphères se spécialiseraient – au niveau de la région temporo-pariétale – pour traiter un niveau hiérarchique spécifique. Ces résultats permettent ainsi d'étayer les conclusions de Fink et al. (1996). Rappelons que dans la tâche d'attention divisée, Fink et al. (1996) ont observé une corrélation positive entre l'activation de la région temporo-pariétale et la durée de l'attention soutenue à chaque niveau hiérarchique et ont émis l'hypothèse que cette structure corticale serait impliquée dans les mécanismes de contrôle attentionnel. Cependant, ces auteurs n'avaient pas analysé l'activation de la région temporo-pariétale en fonction du niveau hiérarchique. Les données de Heinze et al. (1998) suggèrent que cette région corticale serait spécialisée dans le traitement d'une échelle spatiale spécifique.

Néanmoins, Heinze et al. (1998) n'ont pas observé d'activité cérébrale asymétrique pour la tâche d'attention dirigée. Ce résultat contredit donc la spécialisation des aires visuelles extra-striées rapportée par Fink et al. (1996). Cette absence d'activation asymétrique de bas niveau a amené Heinze et al. (1998) à supposer que la spécialisation hémisphérique n'apparaîtrait que lorsque la tâche induirait de fortes contraintes sur l'attribution des ressources attentionnelles. Les auteurs ont conclu que leurs résultats supportaient les modèles qui proposent que l'analyse des fréquences spatiales ne serait asymétrique que pour de hautes étapes du traitement perceptif et non pas aux étapes les plus précoces de l'analyse corticale visuelle (hypothèse fréquentielle et modèle DFF) et, de ce fait, que seules des structures corticales de haut niveau hiérarchique seraient susceptibles de se spécialiser. Cette conclusion est contraire à celle précédemment énoncée

¹⁴ Aucune justification n'a été donnée quant à la non-utilisation de la TEP dans la tâche d'attention divisée.

par Fink et al. (1996) pour qui il y aurait un filtrage des fréquences spatiales dès le cortex occipital sous le contrôle de feedbacks venant de régions corticales plus hautes.

Les conclusions apportées par Heinze et al. (1998) apparaissent toutefois abusives. Il est vrai que l'hypothèse fréquentielle et que la théorie DFF ont postulé une émergence de la spécialisation hémisphérique dans des conditions de fortes contraintes cognitives. Mais où se trouve la limite entre de faibles et de fortes contraintes ? Est-il raisonnable d'affirmer que dans une tâche d'attention dirigée, les contraintes cognitives sont faibles ? Par ailleurs, si comme le suppose Fink et al. (1996), la spécialisation hémisphérique du cortex occipital est issue de processus descendants, est-il possible qu'elle soit observée pour de courtes latences de traitement ? Dans une étude en IRMf, Martinez et al. (2001) ont montré une modulation de l'activité cérébrale des aires visuelles striées au cours d'une tâche d'attention spatiale alors même que l'enregistrement conjoint des PE n'indiquait aucune modulation de l'amplitude des composantes de courtes latences (50 à 90 ms). Le signal IRMf enregistré dans le cortex strié semblait augmenter sous l'influence d'aires corticales supérieures. Ce signal était alors différé dans le temps et, par conséquent, non observable à de courtes latences de traitement. De ce fait, est-il juste de focaliser l'analyse des PE sur des composantes de courtes latences ? Enfin, est-ce que l'absence de différences statistiques entre l'identification globale et locale implique nécessairement que les deux hémisphères soient engagés symétriquement dans ces deux types de traitement ? Nous reviendrons sur cette dernière question dans une critique des méthodes d'analyse statistique en neuro-imagerie.

La spécialisation des aires extra-striées a également été contestée par Sasaki et al. (2001). Leur postulat de base était que l'architecture fonctionnelle des aires visuelles occipitales se caractérise par une rétino-topie. Le champ visuel se projette point par point sur les aires visuelles sensorielles. Ainsi, l'attention soutenue au niveau local devrait activer la représentation fovéale et parafovéale de toutes les aires rétino-topiques du cortex occipital, alors que l'attention soutenue au niveau global devrait activer les représentations plus périphériques de ces mêmes aires corticales. Ces activations devraient être observées de manière symétrique dans chaque hémisphère. De ce fait, aucune latéralisation des activations cérébrales globales vs. locales ne devrait être observée dans les aires visuelles rétino-topiques. Afin de tester cette hypothèse, les auteurs ont mené une étude en IRMf où ils utilisaient une tâche d'attention dirigée sur des formes géométriques hiérarchiques. La structure globale des stimuli était de 29,4° d'angle visuel et les éléments locaux de taille

2,4° d'angle visuel. L'information globale était donc perçue en vision périphérique et l'information locale en vision fovéale de sorte que les sujets devaient volontairement porter leur attention soit sur la fovéa, soit sur la périphérie. Les auteurs comparaient les cartes d'activité des processus attentionnels aux cartes d'activité de la représentation rétinotopique des aires du cortex occipital. Lorsque l'attention était dirigée au niveau local, les activations cérébrales correspondaient à la représentation corticale de la fovéa. Lorsque l'attention était soutenue au niveau global, les activations correspondaient à la représentation corticale de la périphérie. Cette cartographie rétinotopique des processus attentionnels apparaissait très clairement dans les aires extra-striées, mais également dès V1 pour certains sujets. Par ailleurs, les résultats ne présentaient aucune latéralisation dans un hémisphère cérébral.

Cependant, cette étude comprenait une contrainte attentionnelle absente de la plupart des études portant sur la spécialisation hémisphérique et qui rendrait compte des résultats obtenus. Habituellement, les stimuli utilisés sont de petite taille angulaire (en moyenne, 4° d'angle visuel). La taille de la fovéa étant d'environ 5° d'angle visuel, la présentation des deux sources d'information (globale et locale) est donc limitée à la vision fovéale et les sujets doivent distribuer leurs ressources attentionnelles sur chaque échelle spatiale (e.g. niveau hiérarchique) du stimulus visuel. Dans l'expérience de Sasaki et al. (2001), l'information pertinente pouvant apparaître soit en vision fovéale, soit en vision périphérique, les sujets avaient comme contrainte supplémentaire de distribuer leur attention à travers le champ visuel.

Afin de saisir l'effet que peut avoir une distribution sélective de l'attention en vision fovéale ou périphérique sur les données acquises par Sasaki et al. (2001), il est important de préciser qu'il existe deux types de mécanisme de contrôle attentionnel. Le premier, que nous avons déjà évoqué, est impliqué dans la sélection de l'information pertinente (globale vs. locale) contenue dans le stimulus visuel. Le second fait référence au 'spotlight model' de Posner et al. (1980) et concerne le guidage de l'attention sur une localisation spatiale du champ visuel où serait présentée l'information pertinente dans le champ visuel. Ce dernier mécanisme met en jeu une fenêtre attentionnelle ('spotlight') dont la taille et la position changeraient en fonction des exigences de la tâche. De nombreuses études ont été réalisées dans le but de déterminer les substrats cérébraux impliqués dans ce mécanisme attentionnel. Pour ce faire, elles ont utilisé soit des paradigmes d'indication de l'hémi-champ visuel d'apparition d'une cible (Hopfinger, Buonocore, & Mangun, 2000; Martinez et al., 1999; Martinez et al., 2001), soit des paradigmes où les sujets devaient porter leur attention

sur l'information présentée en fovéa en ignorant l'information présente en périphérie ou attribuer leur attention de manière inverse (Somers, Dale, Seiffert, & Tootell, 1999). Les tâches spécifiques à ces études ne sollicitaient pas de traitement global *vs.* local du stimulus visuel.

Un des résultats principaux et communs à toutes ces études était que le mécanisme d'attention spatiale modulait très tôt - dès le cortex visuel primaire - le traitement sensoriel. Par exemple, dans une étude IRMf, Martinez et al. (1999) ont observé une cartographie rétinotopique des activations cérébrales. L'activité des aires visuelles primaire et extra-striées augmentait dans l'hémisphère controlatéral à l'hémi-champ visuel où l'attention était engagée. L'enregistrement combiné des PE a révélé que la latence de cette activation était relativement longue (130 ms) et que la source de cette activité électrique était localisée dans le cortex pariétal. L'activité observée dans le cortex visuel strié et extra-strié a été interprétée par les auteurs comme l'effet de processus de contrôle attentionnel venant d'aires corticales supérieures (e.g., cortex pariétal). Ce contrôle se manifesterait sous la forme d'une amplification de la réponse des cellules nerveuses striées et extra-striées qui codent spécifiquement la région du champ visuel attendue. Il permettrait, ainsi, de sélectionner les stimuli du champ visuel pertinent. Il est donc possible que la cartographie rétinotopique des activations globales *vs.* locales observées par Sasaki et al. (2001) résulte d'un mécanisme de guidage de l'attention sur une localisation spatiale du champ visuel et que l'engagement de ce dernier ait masqué les activations en lien avec une spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local.

En conclusion, l'activité cérébrale des aires visuelles occipitales, lorsqu'elle est observée, différerait en fonction des mécanismes attentionnels sous-jacents. Lorsque la tâche implique un ajustement de la taille de la fenêtre attentionnelle par des aires corticales supérieures, une activité cérébrale serait observée en fonction de cette taille dans les aires occipitales, et elle respecterait la rétinotopie de ces aires. Lorsque la tâche nécessite de porter sélectivement son attention sur l'information contenue à une échelle spatiale (soit globale, soit locale) du stimulus visuel, ces aires se spécialiseraient différemment dans chaque hémisphère. Dans l'hémisphère droit, elles seraient chargées d'amplifier l'information contenue aux échelles spatiales les plus basses (e.g. information globale) et dans l'hémisphère gauche, elles amplifieraient l'information contenue aux échelles plus fines (e.g. information locale). Cette spécialisation émergerait sous le contrôle d'aires corticales supérieures localisées au niveau de la région temporo-pariétale.

2.3. Spécialisation hémisphérique des processus attentionnels

La région temporo-pariétale (RTP) semble jouer un rôle primordial dans la spécialisation hémisphérique. Nous avons vu, dans l'étude de Fink et al. (1996), que la RTP maintiendrait l'attention sur une échelle spatiale spécifique et modulerait le traitement des aires visuelles striées et extra-striées spécialisées dans l'analyse de l'information contenue à cette échelle. Par la suite, l'étude de Heinze et al. (1998) a montré que, lorsque les ressources attentionnelles devaient être distribuées sur différentes échelles spatiales d'un stimulus hiérarchique (tâche d'attention divisée), la RTP était asymétriquement engagée dans le traitement perceptif de chaque niveau hiérarchique. La RTP droite était alors principalement impliquée dans l'analyse visuelle globale alors que la RTP gauche était impliquée dans l'analyse visuelle fine. La RTP agissait tel un superviseur quelles que soient les contraintes attentionnelles imposées par la tâche.

Une étude en PE de Yamaguchi, Yamagata, & Kobayashi (2000) a apporté des éléments d'information complémentaires concernant le rôle de la RTP. Cette étude a été menée dans le but d'identifier les substrats corticaux sous-jacents à un mécanisme de contrôle attentionnel, tel qu'il est décrit par Fink et al. (1996), et son lien avec la spécialisation hémisphérique. Une tâche d'attention divisée sur des lettres hiérarchiques a été utilisée. Les sujets avaient pour tâche d'identifier une lettre cible. L'originalité de cette étude résidait dans l'utilisation conjointe d'un paradigme d'indication symbolique du niveau hiérarchique où la cible allait apparaître. L'indice, présenté pendant 800 ms, représentait quatre barres fléchées ou non, situées aux quatre coins de l'écran (cf. Figure 31a). Les flèches orientées vers l'extérieur indiquaient que la cible allait apparaître au niveau global, alors que celles visant le centre de l'écran indiquaient une cible au niveau local. Les barres non fléchées représentaient la condition neutre où les sujets ne possédaient aucune information préalable sur le niveau d'apparition de la cible. Cette technique d'indication permettait de mesurer l'activité cérébrale directement en lien avec le déplacement et le maintien de l'attention d'un niveau à l'autre, indépendamment de celle intervenant dans le traitement perceptif global vs. local. Cette activité cérébrale était mesurée par la soustraction des PE de la condition neutre aux PE des conditions d'indication global ou local. L'amplitude des PE de la condition d'indication global étant ensuite statistiquement comparée à celle de la condition d'indication local sur chaque hémisphère.

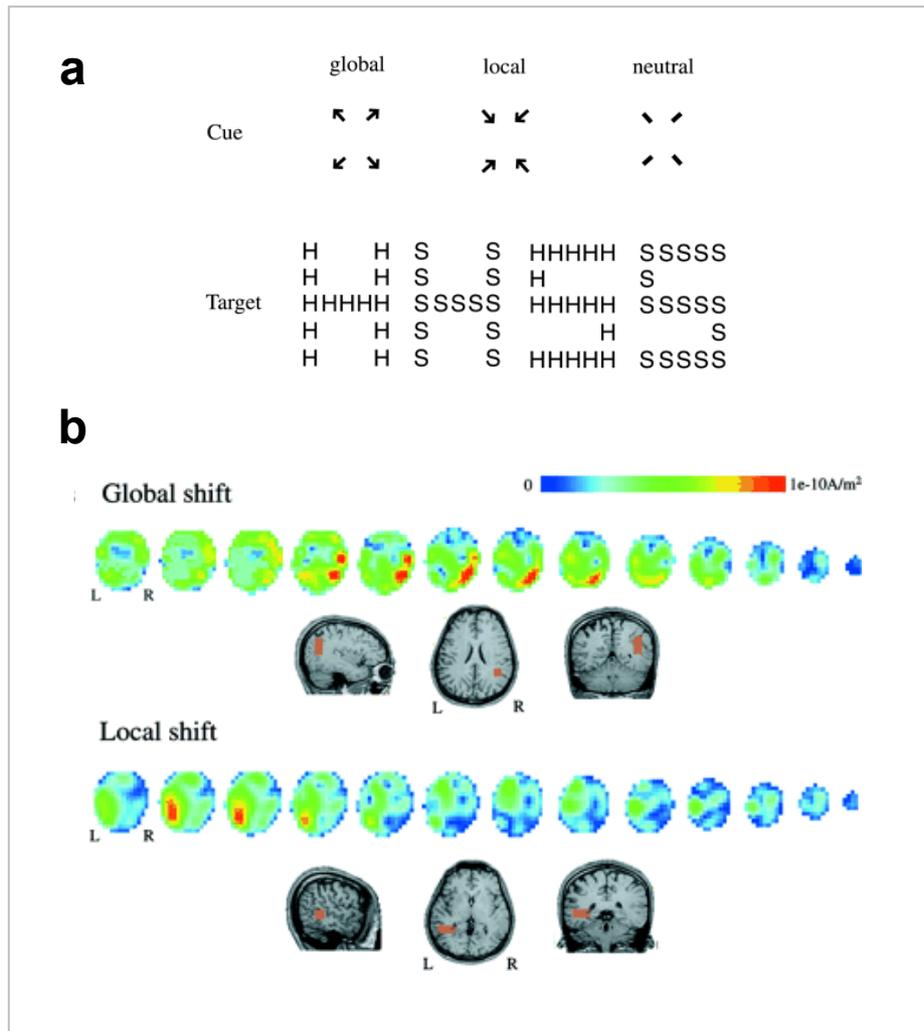


Figure 31 : Récapitulatif de l'expérience de Yamaguchi et al. (2000). (a) Indices et stimuli hiérarchiques utilisés dans l'expérience. (b) Analyse de la source de l'activité électrique dans une fenêtre temporelle comprise entre 500 et 700 ms après l'apparition de l'indice. L'indication au niveau global ('Global shift') entraînait une amplitude plus importante des potentiels dans les aires temporo-pariétales droites alors que l'indication au niveau local ('Local shift') entraînait une amplitude des potentiels plus importante dans la région temporelle postérieure gauche (Figures tirées de Yamaguchi et al., 2000).

Les résultats ont tout d'abord montré une activation asymétrique spécifique au processus d'attribution de l'attention par indication. L'amplitude des potentiels de la condition indication global était plus importante que celle de la condition indication local dans l'hémisphère droit, le pattern d'amplitude inverse étant observé dans l'hémisphère gauche. Cette spécialisation hémisphérique classique apparaissait 240 ms après la présentation de l'indice dans les régions occipitales latérales et persistait jusqu'à l'apparition de la lettre hiérarchique. Après 400 ms de présentation de l'indice, une spécialisation hémisphérique classique était également observée dans les régions pariétales et les régions temporales

postérieures et antérieures jusqu'à l'apparition de la lettre hiérarchique. L'analyse de la source de l'activité électrique dans la fenêtre temporelle où la spécialisation était la plus préminente (entre 500 à 700 ms après l'apparition de l'indice) a révélé que lorsque l'attention était indicée au niveau global, l'amplitude des potentiels était plus importante dans les aires temporo-pariétales droites alors que l'indication au niveau local montrait une amplitude des potentiels plus importante dans la région temporelle postérieure gauche (cf. Figure 31b). Une spécialisation hémisphérique, similaire à celle observée lors des processus de déplacement et maintien attentionnel, a été également mise en évidence lors du traitement perceptif des caractéristiques globales et locales. Elle a été observée pour des temps de latence des PE relativement longs (à partir de 250 ms) sur les sites pariétaux.

Les résultats de Yamaguchi et al. (2000) confirmaient l'hypothèse de Fink et al. (1996) selon laquelle la spécialisation hémisphérique découlerait de l'influence de processus descendants venant des régions temporo-pariétales. Ces régions seraient donc chargées de la distribution et du maintien de l'attention sélective. Cependant, dans l'étude de Yamaguchi et al. (2000), ce mécanisme attentionnel ne modulerait pas l'analyse visuelle précoce de l'information globale *vs.* locale, comme l'a suggéré Fink et al. (1996), mais modulerait plutôt le traitement réalisé par les aires corticales supérieures.

A travers l'étude de Robertson et al. (1988), nous avons précédemment évoqué les effets attentionnelles consécutifs à la manipulation de la probabilité d'apparition d'une cible à un niveau hiérarchique (i.e. le 'cost-benefit effect'). Dans cette même étude, les auteurs ont également montré que l'effet attentionnel normal 'cost-benefit' ne se manifestait pas chez des patients atteints d'une lésion du LPi gauche, suggérant ainsi le rôle de cette aire corticale dans la sélection des fréquences spatiales. Par ailleurs, les auteurs, n'ayant pas observé cette anomalie chez des patients souffrant d'une lésion du lobe pariétal droit, ont conclu que seul le lobe pariétal gauche exécutait cette sélection. Rappelons toutefois que l'hétérogénéité des lésions de l'hémisphère droit ne leur a pas permis de constituer un groupe de patients LPi droit. Dans une récente étude en IRMf, Wilkinson, Halligan, Marshall, Büchel, & Dolan (2001) ont montré que le LPi serait engagé bilatéralement dans ce mécanisme attentionnel. Dans cette étude, les sujets devaient identifier une lettre cible qui pouvait apparaître soit au niveau global, soit au niveau local d'une forme hiérarchique (tâche d'attention divisée). Les auteurs manipulaient le nombre d'essais consécutifs où la cible apparaissait à un même niveau hiérarchique (2 *vs.* 4 *vs.* 6). L'analyse des données a mis en évidence une activation bilatérale du LPi lorsque la cible apparaissait au même niveau sur 4 ou 6 essais consécutifs. Cependant, cette étude n'apportait pas d'informations

concernant une spécialisation hémisphérique du contrôle attentionnel par le lobe pariétal, dans la mesure où les auteurs n'ont pas analysé l'activation de cette aire en fonction du niveau hiérarchique d'apparition de la cible.

Toutes les études d'imagerie cérébrale précédemment citées ont étudié la spécialisation hémisphérique à travers le traitement global *vs.* local de l'information visuelle. Certaines de ces études suggèrent que cette spécialisation résulte d'une spécialisation hémisphérique du traitement (ou du filtrage) des fréquences spatiales disponibles dans le stimulus visuel. On recense cependant quelques études qui ont tenté d'étudier une SHFs en manipulant explicitement les fréquences spatiales.

2.4. Manipulation des fréquences spatiales

Dans de récents travaux, Fink et ses collaborateurs (Fink, Marshall, Halligan, & Dolan, 1999) ont apporté des résultats qui, à première vue, semblent en contradiction avec une SHFs. Leur but était d'étudier, à l'aide de la TEP, de quelle manière la manipulation des fréquences spatiales d'un stimulus visuel modifie la spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local qu'ils avaient précédemment mise en évidence (Fink et al., 1996). Pour ce faire, ils ont utilisé des réseaux sinusoïdaux de 16° d'angle visuel (cf. Figure 32a). Leur fréquence spatiale était soit 3 cycles¹⁵ par image (réseaux en BF's relatives), soit 6 cycles par image (réseaux en HF's relatives). Les sujets devaient juger soit de l'orientation globale du réseau (tâche d'attention dirigée au niveau global), soit de l'orientation des bandes sombres des réseaux (tâche d'attention dirigée au niveau local). L'orientation de ces deux niveaux était toujours non-congruente. Les résultats ont montré une activation du gyrus lingual droit lors du traitement global des HF's relatives et une activation du cortex occipital inférieur gauche lors du traitement local de BF's relatives. L'activation de l'hémisphère droit pour le traitement de stimuli en HF's et de l'hémisphère gauche pour des stimuli en BF's est contraire à l'hypothèse d'une SHFs. Sur la base de ces résultats, les auteurs ont émis l'hypothèse que les mécanismes de traitement global *vs.* local et des fréquences spatiales ne seraient pas équivalents, bien que souvent rapporté comme tel dans la littérature.

¹⁵ Les cycles par images correspondent au nombre d'alternances entre une bande claire et une bande sombre, d'une même période, dans l'image.

Selon les auteurs, la forme globale serait plus facile à extraire sur un réseau en HF relative qu'en BF. Les fines bandes claires du réseau en HF relatives ne perturberaient pas la perception du "tout" (de la forme globale) alors que les larges bandes claires du réseau en BF relatives déstructureraient la forme globale en des éléments locaux distincts. Ce dernier point rendrait alors compte d'un traitement local plus aisé pour les BF relatives que pour les HF relatives. Il y aurait une spécialisation hémisphérique du traitement global vs. local pour des stimuli visuels dont la perception des caractéristiques globales ou locales est aisée. Une expérience comportementale réalisée à la suite de cette étude TEP a permis de conforter cette interprétation. L'orientation globale était effectivement identifiée plus rapidement pour les réseaux en HF relatives que pour les réseaux en BF relatives, alors que l'orientation locale était identifiée plus rapidement pour les réseaux en BF relatives.

Remarquons, cependant, que les caractéristiques propres aux stimuli et à la tâche utilisés par Fink et al. (1999) rendraient compte de l'absence de SHFs. Tout d'abord, on peut reprocher aux auteurs l'utilisation de fréquences spatiales relatives extrêmement basses (0,188 cpd pour les réseaux en BF et 0,375 cpd pour les réseaux en HF)¹⁶, ce qui les rendrait difficilement discriminables entre elles. Par ailleurs, la tâche de jugement d'orientation ne nécessite pas que les sujets traitent explicitement le contenu en fréquences spatiales pour répondre (cf. Chapitre 2 – I.3.2.). Il n'est pas nécessaire de savoir que le réseau est en BF ou HF pour juger de l'orientation de sa configuration globale ou des éléments qui le compose. Selon l'hypothèse fréquentielle, la SHFs n'émergerait que dans des conditions où la tâche exige un traitement explicite des fréquences spatiales. Les auteurs se seraient donc placés dans des conditions expérimentales peu favorables à la mise en évidence d'une SHFs.

En accord avec le modèle DFF, il est possible d'interpréter les résultats de la manière suivante : lorsque les sujets devaient répondre sur l'orientation globale, les aires corticales extra-striées de l'hémisphère droit exécuteraient un filtrage passe-bas des réseaux afin d'accentuer l'information globale. Nous avons simulé ce filtrage passe-bas sur les deux types réseaux utilisés dans cette expérience (cf. Figure 32b). Cette simulation montre que l'orientation globale est plus facilement identifiable sur le réseau en HF relatives que sur le réseau en BF relatives. Le filtrage passe-bas exécuté par l'hémisphère droit donnerait ainsi une réponse optimale pour les HF. Inversement, lorsque les sujets

¹⁶ La méthode de calcul des cpd à partir des cycles par images est présentée dans l'Annexe 1.

devaient répondre sur l'orientation locale, les aires corticales extra-striées de l'hémisphère gauche exécuteraient un filtrage passe-haut des réseaux afin d'amplifier l'information locale. L'identification de l'orientation locale, suite à la simulation de ce filtrage passe-haut (cf. Figure 32b), semble plus aisée pour les BFs relatives que pour les HF's relatives. Le filtrage passe-haut réalisé par l'hémisphère gauche donnerait alors une réponse optimale pour les BFs. A travers cette interprétation et les simulations que nous avons réalisées, les résultats de Fink et al. (1999) rendraient compte d'une SHFs.

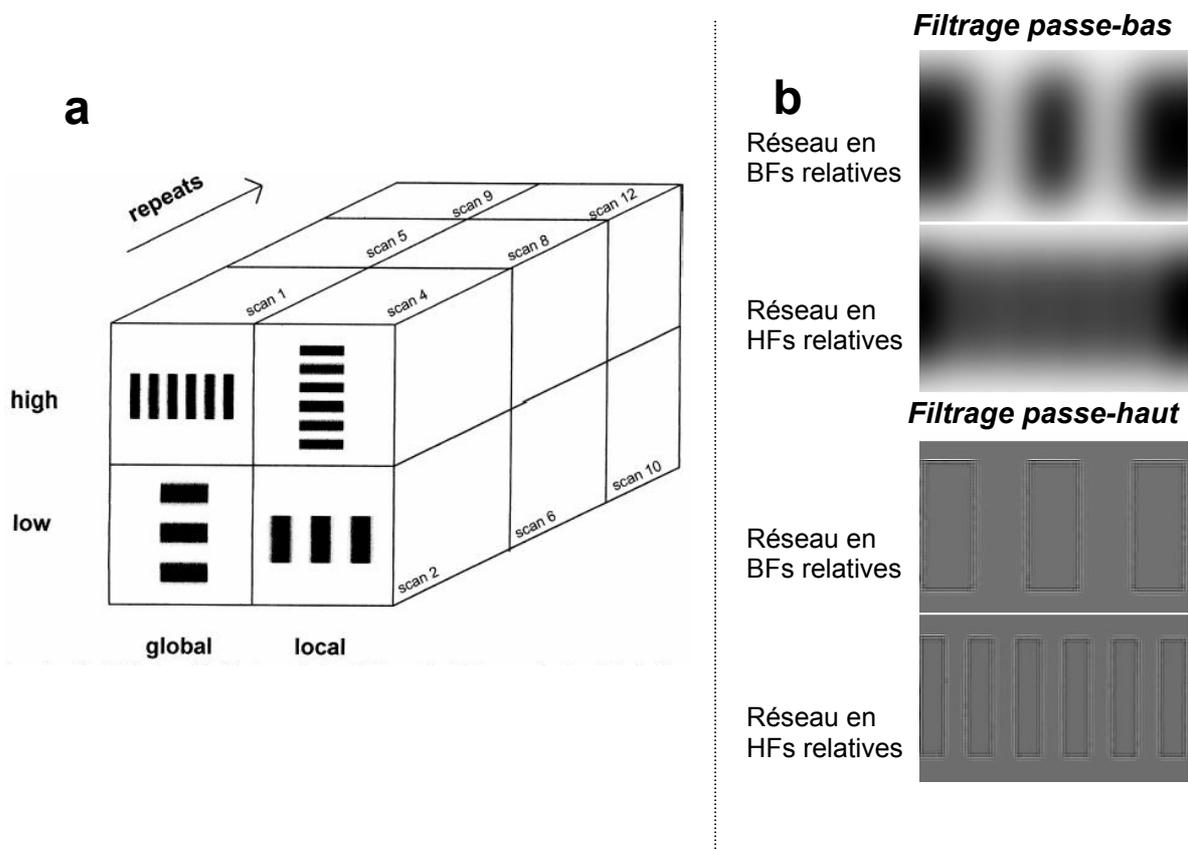


Figure 32 : Récapitulatif de l'expérience de Fink et al. (1999). (a) Réseaux sinusoïdaux en BFs relatives et HF's relatives. L'orientation globale des réseaux et l'orientation de leurs bandes est non congruente (Figure tirée de Fink et al., 1999). (b) Simulations d'un filtrage passe-bas (en haut) et d'un filtrage passe-haut (en bas) sur les différents réseaux. A l'issue d'un filtrage passe-bas, l'orientation globale est plus facilement identifiable sur le réseau en HF's relatives que sur le réseau en BFs relatives. Inversement, le filtrage passe-haut rend l'identification de l'orientation locale plus aisée pour le réseau en BFs relatives que pour le réseau en HF's relatives.

La méthode expérimentale utilisée dans une étude électrophysiologique de Kenemans, Baas, Mangun, Lijffijt, & Verbaten (2000) apparaît plus appropriée à l'étude de l'influence des fréquences spatiales sur la spécialisation hémisphérique, même si leurs données n'ont confirmé que partiellement une SHFs. Dans cette étude, des réseaux sinusoïdaux en BF (0,6 cpd) et HF (4,8 cpd) étaient présentés soit verticalement, soit horizontalement aux sujets, ceux-ci devant sélectivement porter leur attention sur certains stimuli et ignorer les autres. Utilisant une technique de localisation de la source anatomique des potentiels évoqués, ils ont observé, à une latence de 100 ms, que la réponse du cortex occipital latéral aux BF était plus importante dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche. La réponse aux HF était plus importante dans l'hémisphère gauche pour des latences de 140 et 165 ms, mais cette dominance hémisphérique n'était pas significative.

Dans un même objectif d'évaluation de l'influence des caractéristiques fréquentielles sur la spécialisation hémisphérique du traitement global vs. local, Han et al. (2002) ont créé une situation expérimentale où ils manipulaient directement les fréquences spatiales de formes hiérarchiques. Pour ce faire, l'information en BF avait été ôtée par la technique du 'contrast-balanced' (cf. Figure 30). Rappelons que cette technique de filtrage de l'information fréquentielle, adaptée des travaux de Lamb & Yund (1993), élimine l'information en BF qui spécifie la forme globale et, de ce fait, perturbe le traitement global (cf. Chapitre 1 :II.3.). Les fréquences spatiales disponibles dans la forme hiérarchique sont ainsi restreintes aux HF. La discrimination entre la forme globale et les éléments locaux ne peut donc se faire sur la base du contenu en fréquences spatiales. Selon les auteurs, si la spécialisation hémisphérique du traitement global vs. local résulte du traitement des fréquences spatiales, les activations asymétriques initialement observées sur des stimuli non altérés devraient être atténuées par cette manipulation.

Han et al. (2002) ont effectivement observé une modulation des activations obtenues sur des formes hiérarchiques par une suppression des BF. L'étendue (nombre de voxels) de l'activation du gyrus occipital moyen droit, observée dans la condition "attention globale", était moins importante lorsque les BF étaient ôtées (BA 19/37, 213 voxels pour les formes hiérarchiques normales contre 79 voxels pour les formes 'contrast-balanced') et l'activation du gyrus occipital médian apparaissait dans l'hémisphère gauche. L'activation du cortex occipital (BA 18) observée pour la condition "attention locale" était, dans cette situation, bilatérale et le nombre de voxels de cette région était moins important (52 vs. 36). Par ailleurs, cette condition présentait une activation du gyrus temporal supérieur

gauche (BA22/42) et de la jonction temporo-pariétale droite (BA 39). L'analyse des ROI, réalisée sur les activations occipitales, ne révélait aucune interaction entre le niveau hiérarchique d'attention dirigée et les hémisphères pour les formes 'contrast-balanced'. L'interaction Niveau d'Attention (global *vs.* local) * Hémisphères (droit *vs.* gauche) * Stimulus Visuel (normal *vs.* 'contrast-balanced') était significative, suggérant une différence d'asymétries cérébrales sur le cortex occipital entre les stimuli conservant toute la gamme de fréquences spatiales (formes hiérarchiques normales) et les stimuli dont les BFs ont été ôtées (formes hiérarchiques 'contrast-balanced').

La diminution de l'étendu (en terme de nombre de voxels) des activations asymétriques du cortex occipital pour les formes 'contrast-balanced' était en accord avec l'hypothèse que le contenu en fréquences spatiales disponible dans un stimulus visuel serait à l'origine d'une spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local.

3. Synthèse des données de neuropsychologie et de neuro-imagerie

Les travaux de neuropsychologie cognitive, notamment ceux de Robertson & Lamb (1991), suggèrent que la région temporo-pariétale (RTP) pourrait être un site important de la sélection et du traitement des fréquences spatiales, la RTP droite favorisant l'analyse des BFs et la RTP gauche favorisant l'analyse des HF. Les données plus récentes de neuro-imagerie, chez le sujet sain, ont confirmé l'hypothèse d'une spécialisation hémisphérique dans le traitement de l'information globale *vs.* locale des stimuli visuels et, par extension, l'hypothèse d'une SHF. Cependant, ces études de neuro-imagerie ont conduit à la formulation d'hypothèses contradictoires concernant les aires corticales impliquées dans la SHF (aires striées et extra-striées *vs.* aires de la région temporo-pariétale) et la nature des traitements réalisés (traitement perceptif *vs.* sélection attentionnelle des fréquences spatiales) tout en s'accordant sur un point. En cas de fortes contraintes liées à la tâche (e.g. tâche d'attention divisée), des structures corticales de haut niveau (localisée dans les régions temporo-pariétales) seraient impliquées dans le traitement des fréquences spatiales, avec un rôle différentiel de chacune de ces structures : les aires de la région temporo-pariétale droite serait plus impliquée dans l'analyse 'passe-bas' et les aires de la région temporo-pariétale gauche dans l'analyse 'passe-haut'.

Remarquons, cependant, que la majorité des études de neuropsychologie et de neuro-imagerie ont été menée à l'aide du paradigme des formes hiérarchiques sans

manipulation explicite des fréquences spatiales et que la SHFs a été inférée d'une relation étroite entre l'analyse de l'information hiérarchique (globale vs. locale) et l'analyse "fréquentielle" (BFs vs. HFs). Ce couplage est pourtant loin d'être aussi univoque. En effet, d'un point de vue pragmatique, il est possible d'extraire l'information à la fois au niveau global et au niveau local sur une forme hiérarchique filtrée passe-haut (Oliva & Schyns, 1997; Palmer, 1993).

Par ailleurs, les quelques études qui ont essayé de tester directement l'influence des fréquences spatiales sur la spécialisation hémisphérique comportait soit des problèmes méthodologiques (e.g. Fink et al., 1999, qui ont utilisé des réseaux sinusoïdaux de fréquences spatiales relatives extrêmement basses et une tâche ne nécessitant pas un traitement explicite de ces dernières) soit des contraintes méthodologique ne permettant pas d'étendre l'étude à l'ensemble des fréquences spatiales (e.g. Han et al., 2002, qui ont supprimé l'information en BFs de formes hiérarchiques mais qui n'ont pu réaliser la condition inverse de suppression des HFs, cette dernière rendant impossible l'identification de l'information locale).

Cette revue de littérature nous a également amené à un constat critique des analyses statistiques appliquées en neuro-imagerie. Rappelons la question que nous avons formulée concernant l'absence de spécialisation hémisphérique de bas niveau dans l'étude de Heinze et al. (1998) : "Est-ce que l'absence de différences statistiques entre l'identification globale et locale implique nécessairement que les deux hémisphères soient engagés symétriquement dans ces deux types de traitement ?" (p 88). Comme nous l'avons précisé au cours de la description des études de Fink et al. (1996), Heinze et al. (1998) et Yamaguchi et al. (2000), la majorité des études de neuro-imagerie ont analysé leurs données en contrastant systématiquement les conditions d'intérêt (e.g. condition globale vs. locale). Selon notre point de vue, cette méthode d'analyse ne serait pas la plus appropriée à la mise en évidence d'une asymétrie cérébrale fonctionnelle spécifique à chaque gamme de fréquences spatiales. L'idée, qui nous a amené à remettre en question ce procédé, est inspirée de la méthode d'analyse statistique des données comportementales, telle qu'elle est rapportée par les travaux de Sergent (1982b) ou Kitterle et al. (1990). Ces derniers ont rapporté une SHFs en terme de supériorité d'un hémisphère sur l'autre pour un traitement particulier. Pour ce faire, les auteurs focalisaient leur analyse sur une gamme de fréquences spatiales particulière et comparaient les performances des sujets entre les champs visuels/hémisphères de présentation sur cette gamme particulière. En neuro-imagerie le procédé est différent. Il consiste à comparer les activations des sujets entre les gammes de

fréquences spatiales d'intérêt et à relever si cette comparaison active préférentiellement un hémisphère. Ce procédé serait sans problème si chaque condition d'intérêt n'activait que l'hémisphère spécialisé. Malheureusement, il est plus courant d'observer des activations bilatérales que des activations latéralisées à un seul hémisphère. De ce fait, les contrastes effectués entre les conditions d'intérêts (e.g., condition globale vs. locale) consisteraient à comparer des activations bilatérales et masquerait la supériorité réelle d'un hémisphère sur l'autre pour chaque condition.

C'est la raison pour laquelle, nous pensons que l'étude de la spécialisation hémisphérique nécessiterait une comparaison inter-hémisphérique sur chaque condition d'intérêt, telle qu'elle est utilisée dans les études comportementales, plutôt qu'une comparaison inter-condition. Cette méthode d'analyse serait plus sensible à la mise en évidence de la supériorité d'un hémisphère sur l'autre. Cette idée sera reprise au Chapitre 5, dans l'étude IRMf que nous avons réalisée.

Mais auparavant, nous avons tenu à mettre en évidence une SHFs de manière comportementale, en manipulant explicitement les fréquences spatiales des stimuli visuels. Le chapitre qui suit présente la problématique de notre recherche et la méthode expérimentale à utiliser pour une étude comportementale de la SHFs.

ETUDE NEUROCOGNITIVE DE LA SPECIALISATION HEMISPHERIQUE DU TRAITEMENT DES FREQUENCES SPATIALES

Ce premier groupe de recherches avait pour but d'étudier, par une approche neurocognitive, la spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs) dans la perception des scènes naturelles (Chapitre 3), en manipulant explicitement le "spectre fréquentiel" des images. Cette étude a nécessité l'utilisation d'une méthode expérimentale particulière qui fait l'objet du Chapitre 3. Notre protocole expérimental de base était le suivant : les sujets avaient pour tâche de reconnaître une scène cible (dont la catégorie était déterminée en début d'expérience) filtrée soit passe-bas (BFs), soit passe-haut (HF) et présentée de manière latéralisée suivant la technique des champs visuels divisés (chpVG/HD vs. chpVD/HG).

Les données comportementales obtenues chez le sujet sain (Chapitre 4) ont montré une SHFs classique caractérisée par une supériorité de l'hémisphère droit (HD) lors de la reconnaissance d'une scène cible en BF et un avantage de l'hémisphère gauche (HG) lors du traitement d'une scène cible en HF. Entre outre, une préférence des BF a été observée dans l'HD alors qu'une préférence des HF apparaissait dans l'HG, suggérant une contribution différentielle des voies magno- et parvocellulaire dans chaque hémisphère cérébral.

Le protocole expérimental de notre étude comportementale a été adapté à la technique de l'IRMf afin d'identifier les substrats corticaux impliqués dans le traitement des fréquences spatiales (Chapitre 5). En utilisant une technique de comparaison statistique inter-hémisphérique, les données d'IRMf ont révélé une SHFs localisée dans le gyrus occipital moyen. De plus, les cartes fonctionnelles obtenues par le contraste BF – HF ont montré une activation bilatérale du cortex temporal avec une dominance de cette activation dans l'hémisphère droit. Par ailleurs, nous avons observé une activation du lobule pariétal inférieur droit. Nous avons fait l'hypothèse que cette aire corticale serait particulièrement impliquée dans un mécanisme de contrôle attentionnel qui modulerait le traitement des fréquences spatiales par des aires corticales de plus bas niveau, tel que le gyrus occipital moyen. Le contraste HF – BF ne révélait aucune activation significative. Ces derniers résultats confortent l'hypothèse d'une reconnaissance visuelle initiée par le traitement des BF et suggèrent que ce processus prédominerait dans l'hémisphère droit. Cette prédominance du traitement des BF dans l'hémisphère droit est en accord avec nos données comportementales.

Enfin, une étude de cas a été menée en neuropsychologie cognitive sur une patiente neurologique ayant subi une embolisation du cortex visuel primaire droit (Chapitre 6). Cette patiente a été testée, quelques jours avant et six mois après l'embolisation, sur la tâche de reconnaissance de scènes cibles présentées dans le champ visuel sain droit. Les résultats ont montré que la reconnaissance des scènes non-filtrées et filtrées était ralentie par l'intervention chirurgicale et que cette dernière affectait davantage le traitement des BF que celui des HF. Cette étude confirme ainsi la spécialisation du cortex occipital droit dans le traitement des BF, précédemment mise en évidence par notre étude IRMf et suggère le rôle primordial du cortex visuel primaire dans la SHFs.

Cette étude neurocognitive nous a donc permis de mettre en évidence une SHFs classique impliquant des aires corticales de bas niveau hiérarchique. L'étude de la dynamique de la SHFs fait l'objet de la partie expérimentale suivante.

Chapitre 3 : PROBLEMATIQUE ET METHODE

Nos recherches visaient à spécifier comment s'opère la sélection corticale des fréquences spatiales dans la reconnaissance visuelle en nous focalisant sur l'étude de la spécialisation hémisphérique. Dans cet objectif, nous avons successivement mené une expérience comportementale en psychologie cognitive, une étude en imagerie fonctionnelle cérébrale (IRMf) et une étude de cas en neuropsychologie cognitive (étude d'une patiente neurologique atteinte d'une lésion corticale unilatérale).

Comme il a été mentionné à la fin du Chapitre 2, l'hypothèse d'une spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs) a été largement inférée d'une spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local de formes hiérarchiques plutôt qu'empiriquement démontrée. Seuls les travaux psychophysiques de Kitterle et al. (1990) ou d'imagerie cérébrale fonctionnelle de Fink et al. (1999) et Kenemans et al. (2000) ont été réalisés au moyen de réseaux sinusoïdaux. Ces stimuli, au spectre de Fourier simple (une seule composante fréquentielle), permettent de manipuler spécifiquement les fréquences spatiales. Cependant, cette manipulation est restreinte à l'utilisation d'une valeur fréquentielle fixe. Les réseaux sinusoïdaux ne permettent donc pas d'étudier la SHFs sur une large bande de fréquences spatiales.

Par ailleurs, la relation qui a été établie entre l'information globale et locale et les fréquences spatiales des formes hiérarchiques est loin d'être univoque (e.g., l'information globale peut être transportée non seulement par les BFs mais aussi par les HFs). Pour cette raison, il semble indispensable de tester l'hypothèse d'une SHFs par une manipulation explicite du spectre de Fourier des stimuli. Les formes hiérarchiques ne permettent pas une telle manipulation puisqu'un filtrage passe-bas, qui supprime l'information de détails, rend impossible l'identification des petites lettres locales. C'est pourquoi, dans ce travail de thèse, des scènes naturelles ont été substituées aux formes hiérarchiques.

I. LES SCENES NATURELLES

L'intérêt d'utiliser des scènes naturelles comme stimuli expérimentaux est multiple.

- (1) Contrairement aux stimuli artificiels simples que sont les figures hiérarchiques et les réseaux sinusoïdaux, les scènes naturelles sont des stimuli complexes et "écologiques".
- (2) Elles permettent de manipuler la totalité du contenu en fréquences spatiales (spectre de Fourier) et, à l'issue de cette manipulation, de conserver une gamme étendue de fréquences spatiales (à l'inverse des réseaux sinusoïdaux).
- (3) Elles peuvent être reconnues visuellement dans plusieurs bandes de fréquences spatiales (i.e. quel que soit le type de filtrage : passe-bas, passe-haut, passe-bande). Par ailleurs, les simulations neurocomputationnelles réalisées par Héroult et al. (1997) démontrent qu'il est possible de catégoriser perceptivement des scènes naturelles sur la seule base de l'information en basses/moyennes fréquences spatiales contenue dans le spectre d'énergie des images.
- (4) Enfin, il a été prouvé que lorsque le système visuel répond à des scènes naturelles (i.e. un film), les interactions entre les neurones sont plus importantes que ce qui a été jusqu'alors observé avec les stimuli artificiels simples. Il existe, par exemple, des neurones du cortex visuel primaire qui, ne répondant à aucun stimulus standard, s'activent lorsque l'input visuel est un film (Baraniga, 1998). Cette observation neurophysiologique pourrait rendre compte de l'échec de Heinze et al. (1998) à observer une spécialisation hémisphérique du traitement global vs. local dès le cortex occipital. Ce dernier argument justifie d'autant plus l'utilisation de scènes naturelles pour une identification ultérieure par l'imagerie cérébrale des substrats anatomiques impliqués dans le traitement des fréquences spatiales puisqu'il présuppose une réduction de la probabilité d'omettre l'implication des aires visuelles précoces dans ce processus.

Le choix de scènes naturelles comme stimuli expérimentaux ayant été justifié, il reste à souligner que l'investigation de la spécialisation hémisphérique impose l'utilisation d'une méthode particulière. Cette singularité méthodologique est décrite dans les deux parties qui suivent.

II. QUELQUES ASPECTS METHODOLOGIQUES DANS L'ETUDE DES ASYMETRIES CEREBRALES FONCTIONNELLES (ACF)

La démarche expérimentale suivie dans l'étude de la spécialisation hémisphérique nécessite des contrôles, à première vue contre-intuitifs, sur de nombreuses variables expérimentales. Cette partie ne présente pas une liste exhaustive des paramètres à contrôler. Elle se concentre tout particulièrement sur deux facteurs susceptibles d'interférer sur la mise en évidence d'asymétries cérébrales fonctionnelles (ACF). Le premier concerne des caractéristiques propres aux sujets (latéralité manuelle, sexe, culture..) connues pour affecter les patterns de latéralisation cérébrale. Le second facteur, indépendant des sujets, concerne la modalité de réponse de la tâche à laquelle ils sont soumis.¹⁷

1. Le choix de la population d'étude

L'étude des différences inter-individuelles dans la latéralisation hémisphérique s'est concentrée sur des facteurs biologiques spécifiques tels que la latéralité manuelle et le sexe. Les différences d'ACF entre les sujets droitiers et gauchers sont largement documentées et de nombreuses recherches s'accordent à attribuer une latéralisation moindre des gauchers (Eviatar, Hellige, & Zaidel, 1997; Hellige et al., 1994; Piazza, 1980). Similairement, il existe un large débat dans la littérature concernant les différences sexuelles dans les ACF. Les différences entre les hommes et les femmes ont, tout d'abord, été identifiées au niveau de leurs aptitudes verbales et spatiales.

1.1. Différences sexuelles et aptitudes verbales et spatiales

Les différences de compétences cognitives relatives au genre ont été largement argumentées par les travaux de Doreen Kimura (pour une revue, voir Kimura, 1992). Les hommes sont, en moyenne, plus performants que les femmes sur les tests de compétences spatiales et, plus spécifiquement, dans les tâches de rotation en trois dimensions. Leurs

¹⁷ Cette partie se focalise essentiellement sur ces deux aspects méthodologiques particuliers en raison de l'intérêt et des interrogations qu'ils ont suscités lors de communications nationales et internationales des travaux de cette thèse (cf. Annexe 3).

performances surpassent celles des femmes dans les raisonnements mathématiques et dans l'orientation spatiale (e.g., recherche d'un chemin à partir d'un itinéraire routier). Enfin, ils sont meilleurs que les femmes dans leurs habilités motrices d'atteinte de cible (e.g., guidage ou interception de projectiles).

Les femmes sont supérieures aux hommes dans un large éventail d'aptitudes requérant l'usage du langage dans ses différents aspects (e.g., tâche de fluence verbale telle que la recherche de mots commençant par une lettre particulière). Elles sont également plus performantes que les hommes dans toutes les tâches de perception rapide (e.g., tâche d'identification d'items appariés), dans l'exécution de calculs arithmétiques et dans le rappel de points de repère d'un itinéraire routier. Enfin, elles sont meilleures que les hommes dans les tâches manuelles minutieuses.

De ces nombreuses observations, nous sommes tentés d'émettre l'hypothèse d'une dominance hémisphérique spécifique à chaque sexe. Les hommes possèderaient une spécialisation fonctionnelle de l'hémisphère droit plus marquée que celle des femmes pour des traitements de type visuo-spatial et ces dernières présenteraient une spécialisation spécifique de l'hémisphère gauche pour les processus verbaux.

A première vue, cette hypothèse semble vraisemblable en raison d'une large littérature scientifique faisant état de l'influence du genre dans les capacités respectives de chaque hémisphère et rapportant que les ACF ne seraient pas identiques pour les hommes et les femmes. Cependant, les patterns d'ACF observés chez les femmes ne semblent pas suivre l'hypothèse précédemment énoncée. De manière générale, les femmes manifestent un traitement hémisphérique symétrique ou une spécialisation hémisphérique opposée à celle des hommes. Il ne convient donc pas de parler de dominances hémisphériques propres à chaque sexe, mais tout simplement de différences d'asymétries cérébrales entre les deux sexes. De nombreuses données comportementales, d'imagerie fonctionnelle cérébrale et de neuropsychologie soutiennent cette idée.

1.2. Différences sexuelles et ACF

En dépit des contradictions existantes, la majorité des données comportementales ont montré que la latéralisation de fonctions cognitives, telles que la parole, l'orientation spatiale et la reconnaissance des visages était plus prononcée chez les hommes que chez les femmes, le traitement hémisphérique de ces dernières penchant vers la symétrie

(Hausmann, Slabberkoorn, Van Goozen, Cohen-Kettenis, & Güntürkün, 2000). Les hommes manifestent, par exemple, une plus forte spécialisation de l'hémisphère gauche que les femmes dans le traitement de stimuli verbaux présentés auditivement, tels que des syllabes sonores (Piazza, 1980) et une plus importante spécialisation de l'hémisphère droit que les femmes dans les tâches visuo-spatiales, notamment dans les tâches de localisation spatiale (Kimura, 1969).

Cette différence de latéralisation entre les hommes et les femmes a été rapportée par un grand nombre d'observations expérimentales dont celles recensées par Voyer (1996). Ce dernier a comparé 396 asymétries cérébrales observées chez des hommes et des femmes, extraites de 266 études différentes utilisant une présentation visuelle, auditive ou tactile de stimuli verbaux ou non-verbaux. Cette étude comparative lui a permis de mettre en évidence des différences sexuelles sur les ACF visuelles et auditives caractérisées par une amplitude de la latéralisation plus importante chez les hommes que chez les femmes.

Parmi les études de neuro-imagerie qui se sont intéressées aux compétences linguistiques, Rossel, Bullmore, Williams, & David (2002) ont utilisé l'IRMf afin d'explorer les différences sexuelles d'ACF dans une tâche de décision lexicale. Au niveau comportemental, ils n'ont observé aucune différence entre les sexes. Cependant, les résultats d'imagerie ont révélé une activité fortement latéralisée à gauche chez les hommes, l'activité des femmes étant symétrique. Dans une autre étude d'IRMf, utilisant une tâche phonologique de jugement de rime, Shaywitz et al. (1995) ont observé que l'activation cérébrale des hommes était latéralisée dans le gyrus frontal inférieur gauche, alors que l'activation cérébrale des femmes impliquait à la fois le gyrus frontal inférieur gauche et droit. Concernant les habilités spatiales, les données d'électroencéphalographie recueillies par Tucker (1976) indiquaient une spécialisation de l'hémisphère droit seulement chez les hommes dans une tâche visuo-spatiale de type holistique (le test de clôture de visages de Mooney¹⁸).

Ces données comportementales, d'imagerie fonctionnelle ou d'électrophysiologie cérébrale corroborent celles obtenues en neuropsychologie (McGlone, 1977, 1978). Chez les hommes, une lésion de l'hémisphère gauche perturbait la réalisation de tâches verbales et une lésion de l'hémisphère droit perturbait celle de tâches non verbales. A l'inverse, les

¹⁸ Dans le test de clôture de visages de Mooney, des formes irrégulières apparaissent, à première vue, sans signification et doivent être recomposées en une forme de visage. Ce test exige un traitement visuo-spatial synthétique (ou holistique).

performances de femmes cérébro-lésées unilatérales à droite ou à gauche semblaient moins prédisposées à une spécialisation hémisphérique.

Cependant, un examen minutieux de la littérature montre que certaines études ne révèlent pas d'effet du genre. Hellige et al. (1994) n'ont observé aucune influence du sexe dans les tâches suivantes : tâche d'écoute dichotique verbale, tâche de reconnaissance des émotions sur des visages, tâche de traitement spatial de relations catégorielles et de relations coordonnées ou tâche d'identification visuelle de syllabes dénuées de sens. Le fait que certaines études aient révélé un effet du genre alors que d'autres ont échoué à le démontrer peut être dû à des sources de variations fonctionnelles rarement contrôlées :

- les différences anatomiques cérébrales entre hommes et femmes,
- les fluctuations hormonales au cours du cycle menstruel des femmes,
- mais aussi, la répétition dans le temps de l'exécution d'une tâche.

1.3. Différences sexuelles et anatomie cérébrale

Un certain nombre de différences anatomiques cérébrales ont été observées entre les hommes et les femmes. Est-il alors possible de parler d'un "dimorphisme cérébral sexuel" qui influencerait sur les ACF spécifiques à chaque sexe ?

Les différences anatomiques les plus remarquables se situent au niveau du corps calleux. Ainsi, Allen, Richey, Chai, & Gorski (1991) ont observé des différences sexuelles dans la forme du splénium (région postérieure du corps calleux). Cette structure était plus bulbaire chez la femme et plus tubulaire chez l'homme. De plus, elle était plus large chez la femme que chez l'homme suggérant une densité plus importante de fibres calleuses chez les femmes que chez les hommes. Les études anatomiques post-mortem réalisées par Sandra Witelson et ses collaborateurs (cf. Springer & Deutsch, 2000) ont montré que la taille de l'isthme (région du corps calleux en avant du splénium) rapportée au poids total du cerveau était plus importante chez les femmes que chez les hommes. De ces deux observations, il est possible de supposer des relations inter-hémisphériques plus importantes chez les femmes que chez les hommes, ce qui rendrait compte des différences de patterns d'ACF en fonction du sexe (symétrie pour les femmes vs. asymétrie pour les hommes).

Concernant les structures anatomiques liées au langage, Sandra Witelson et ses collaborateurs ont observé que le segment horizontal de la scissure sylvienne était deux fois plus large dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit. De plus, sa taille dans l'hémisphère gauche était plus importante pour les hommes que pour les femmes. Enfin, ils ont observé que les femmes avaient une plus grande densité de neurones dans le cortex temporal postérieur. Ces différences anatomiques localisées dans une région cérébrale en lien avec les aptitudes langagières pourraient rendre compte d'une spécialisation hémisphérique de l'hémisphère gauche pour le langage, plus souvent observée chez les hommes que chez les femmes.

Les hommes et les femmes présentent donc des différences sur certaines structures anatomiques susceptibles de mener à des ACF différentes. Mais d'autres facteurs, tels que les hormones sexuelles qui accentuent très tôt le dimorphisme sexuel, semblent avoir un impact fondamental sur les différences d'ACF en fonction du sexe.

1.4. Fluctuations du taux d'hormones sexuelles féminines et ACF

Les hormones sexuelles stéroïdiennes regroupent les œstrogènes, la progestérone et la testostérone. Chez l'homme, il y a une plus grande concentration de testostérone alors que chez la femme, il y a une plus grande concentration d'œstrogènes et de progestérone. Il est possible que les différences d'ACF entre les hommes et les femmes résultent, en fait, du taux différentiel d'hormones sexuelles stéroïdiennes entre les deux sexes. Plus précisément, les femmes produisent des hormones à des concentrations relatives variables selon la période du cycle menstruel et de nombreuses recherches ont rapporté des modulations fonctionnelles hémisphériques au cours de ce cycle. Altemus, Wexler, & Boulis (1989) ont montré, par exemple, que la supériorité de l'oreille droite/hémisphère gauche dans une tâche d'écoute dichotique diminuait en phase prémenstruelle. Heister, Landis, Regard, & Schroeder-Heister (1989) ont observé que la large supériorité de l'hémisphère droit observée durant les menstruations dans une tâche induisant la perception de visages se transformait en une petite supériorité de l'hémisphère gauche en phase pré-menstruelle. Les auteurs ont remarqué que les différences caractérisant ces deux phases était le taux hormonal, le taux de progestérone étant relativement bas pendant les menstruations et particulièrement élevé durant la période pré-menstruelle. Ainsi, les femmes présenteraient un pattern d'ACF similaire à celui des hommes lorsqu'elles sont testées au cours de leurs

menstruations (i.e. lorsque le taux d'hormones sexuelles féminines, notamment, le taux de progestérone, est relativement bas).

L'impact du niveau de progestérone sur la modulation de l'ACF des femmes a également été identifié dans deux études conduites par Hausman et ses collaborateurs (Hausmann, Becker, Gather, & Güntürkün, 2002; Hausmann & Güntürkün, 2000). Pour cela, ces auteurs ont utilisé une tâche verbale de décision lexicale¹⁹ pour laquelle l'hémisphère gauche est connu comme dominant et deux tâches spatiales (dominance hémisphérique droite), l'une de discrimination de visages et l'autre de comparaison de figures géométriques. Sur l'ensemble des tâches, l'amplitude de l'ACF était plus importante au cours des menstruations (taux de progestérone bas) qu'en phase pré-menstruelle (taux de progestérone élevé) (Hausmann & Güntürkün, 2000). Ces résultats ont été, dans l'ensemble, corroborés par la même étude conduite longitudinalement (Hausmann et al., 2002).

Dans cette dernière étude, les auteurs ont observé principalement une réduction de l'avantage de l'hémisphère droit pour la tâche de comparaison de figures en phase pré-menstruelle, l'augmentation de progestérone ayant pour effet principal d'améliorer les performances de l'hémisphère gauche moins spécialisé. Selon les auteurs, la présence de cette hormone en forte concentration aurait comme effet de réduire le transfert d'information inter-hémisphérique en supprimant les réponses excitatrices des neurones glutaminergiques et en amplifiant les réponses inhibitrices des neurones gabaergiques sur les connexions calleuses. En conséquence, le taux de progestérone affecterait principalement l'hémisphère le moins spécialisé. Cependant, cette interprétation explique difficilement pourquoi les performances de l'hémisphère le moins spécialisé sont améliorées par une réduction du transfert inter-hémisphérique, si ce n'est qu'elle suggère que, dans des conditions de transfert inter-hémisphérique optimales, l'hémisphère spécialisé inhiberait celui qui ne l'est pas.

Par ailleurs, Hausmann & Güntürkün (2000) ont, d'une part, observé que les ACF identifiées chez des hommes et des femmes ménopausées restaient stables à travers le temps et, d'autre part, que ces patterns d'asymétrie étaient identiques à ceux de femmes en période de menstruation. L'ensemble de ces résultats supporte l'hypothèse d'un effet du

¹⁹ La tâche de décision lexicale est utilisée dans l'étude de la reconnaissance visuelle de mots. Les sujets doivent décider le plus rapidement et précisément possible si une série de lettres est un mot ou non.

niveau de progestérone sur les modulations des patterns de latéralisation au cours du cycle menstruel des femmes.

Enfin, Hausmann et al. (2000) ont mis en évidence que d'autres hormones sexuelles, connues pour fluctuer au cours du cycle menstruel, influeraient les compétences cognitives des femmes. En effet, les auteurs ont observé que les performances des femmes en phase pré-menstruelle à une tâche spatiale de rotation mentale diminuaient relativement à la phase menstruelle. L'œstradiol (qui est un œstrogène) et la testostérone seraient responsables de ce résultat. Ces deux stéroïdes influeraient sur la performance, indépendamment et de manière inverse. Une concentration élevée d'œstradiol diminuerait la performance alors qu'une forte concentration de testostérone l'améliorerait. De plus, il semblerait que l'œstradiol ait un effet complexe sur les ACF et, de ce fait, son effet est encore mal connu.

Il semble donc que les hormones sexuelles influencent d'une manière ou d'une autre les ACF. Leurs effets suggèrent une organisation cérébrale fonctionnelle dynamique plutôt que statique, cette dynamique étant plus importante pour les femmes puisque le cycle menstruel est un facteur très important de changements hormonaux.

1.5. Différences sexuelles, répétition de la tâche et ACF

Un autre facteur semble rendre compte d'une organisation cérébrale fonctionnelle plus dynamique chez les femmes que chez les hommes. Ce facteur, identifié par une étude de Hausmann & Güntürkün (1999), concerne les différences sexuelles dans la répétition de tâches. Le but de cette étude était d'identifier si la répétition d'une même tâche, lors de deux sessions expérimentales espacées de deux semaines, induisait une altération des performances spécifique au sexe. Un effet de la session expérimentales sur les ACF n'a été observé que chez les femmes. Alors que dans la première session, l'hémisphère droit était supérieur au gauche dans des tâches telles que la décision lexicale ou la comparaison de figures, la supériorité hémisphérique s'inversait, ou disparaissait, uniquement pour les femmes lors de la deuxième session. Le taux hormonal avait été contrôlé. Les femmes auraient donc une organisation cérébrale fonctionnelle plus symétrique en ce sens que les processus cognitifs ne dépendraient pas plus d'un hémisphère que d'un autre. Elles posséderaient également une organisation cérébrale plus dynamique, les différences

d'asymétries hémisphériques dépendant des contraintes de résolution de la tâche (e.g., la rapidité d'exécution).

En raison de l'aspect dynamique de la latéralisation hémisphérique chez les personnes de sexe féminin et des nombreux facteurs, non aisés à contrôler, qui semblent modifier cette dynamique, notre étude comportementale princeps n'a porté que sur des sujets de sexe masculin.

1.6. Différences culturelles et ACF

On peut également ajouter en complément de ces facteurs biologiques l'influence de la culture sur l'organisation cérébrale (Eviatar, 2000). Eviatar (1997) a démontré que la spécialisation de l'hémisphère droit habituellement observée dans le traitement de l'émotion sur des visages chimériques est affectée par les habitudes de lecture. Les visages chimériques sont construits à partir de deux moitiés de visages (une moitié présentant une expression émotive positive et l'autre moitié une expression neutre) d'une même personne (Levy, Heller, Banich, & Burton, 1983). La tâche consiste à présenter aux sujets, en vision libre, une paire de visages chimériques, l'un en dessous de l'autre dans le plan sagittal médian. L'un des visages présente un coté gauche heureux et un coté droit neutre et l'autre visage montre l'inverse. Les sujets doivent décider lequel de ces deux visages chimériques apparaît comme le plus heureux. Les résultats habituellement obtenus sur cette tâche de perception d'émotions faciales montrent que le visage chimérique dont le coté heureux est présenté à gauche est plus souvent jugé comme le plus heureux. Un biais significatif des réponses en faveur de l'hémisphère droit est donc observé (Luh, Rueckert, & Levy, 1991). Cependant, les habitudes de balayage oculaire en lecture semblent affecter ce pattern d'ACF obtenu sur la tâche des visages chimériques. Dans l'étude d'Eviatar (1997), les lecteurs lisant de gauche à droite (de langue maternelle anglaise) ont montré une supériorité classique de l'hémisphère droit alors qu'aucune ACF n'a été observée chez les sujets lisant de droite à gauche (de langue maternelle hébreu).

Selon Eviatar (2000), il existerait certainement de nombreuses stratégies cognitives, autres que celles utilisées en lecture, variant à travers les cultures et susceptibles de modifier la spécialisation hémisphérique. La liste est à faire ...

Pour toutes les raisons précédemment évoquées, notre étude neurocognitive (excepté notre étude de cas présentée dans le Chapitre 6) portait sur des personnes de sexe masculin et de langue maternelle française. Voyons maintenant les problèmes posés, dans les travaux sur la spécialisation hémisphérique, par le choix de la modalité de réponse.

2. Le choix de la modalité de réponse

2.1. Une réponse manuelle ?

L'étude des ACF peut-être biaisée par l'utilisation d'une réponse pour laquelle un hémisphère est spécialisé. Par exemple, le choix de la modalité verbale comme modalité de réponse (e.g., tâche de dénomination) implique les capacités langagières de l'hémisphère gauche (Hellige & Sergent, 1986; Polich, 1978). Afin d'éviter que ces dernières n'interfèrent sur les asymétries cérébrales visuelles, il est courant de privilégier une réponse motrice à une réponse verbale en adoptant la procédure ordinaire qui est de demander aux participants de donner une réponse avec l'index de leur main droite et de donner l'autre réponse avec l'index de leur main gauche, l'association réponse-main étant contrebalancée d'un sujet à l'autre. Cette technique de réponse bimanuelle possède l'avantage de pouvoir inclure le contrebalancement réponse-main dans l'analyse statistique comme variable indépendante (Hellige & Sergent, 1986). Si cette variable entre en interaction avec les autres variables, c'est qu'elle doit être prise en compte dans l'interprétation des résultats. Dans le cas contraire, il est courant de conclure que la différence de traitement inter-champ visuel n'est pas imputable à la modalité de réponse (même si cela revient à accepter l'hypothèse "nulle"). Cependant, cette association réponse-main est susceptible d'entraîner un biais expérimental que nous détaillerons ci-après et qui nous a amené à utiliser une réponse unimodale de type 'go/no-go' dans nos propres recherches.

2.2. Une réponse 'go/no-go' ?

L'objectif principal de nos recherches était d'étudier la SHFs dans le cadre de la reconnaissance des scènes naturelles. Dans une première étude comportementale, nous avons utilisé le protocole expérimental de Kitterle et al. (1990) (présentation latéralisée de

réseaux sinusoïdaux en différentes fréquences spatiales) dans le but de nous assurer de la répliquabilité des résultats et de pouvoir, par la suite, adapter ce protocole à des stimuli plus complexes que sont les scènes naturelles.

Comme nous l'avons vu au Chapitre 2, Kitterle et al. (1990) ont observé une SHFs classique par l'intermédiaire d'une tâche d'identification de la fréquence spatiale de réseaux sinusoïdaux. Les réseaux se composaient soit de BFs (1 cpd), soit de HFs (9 cpd) et étaient présentés de manière latéralisée, à différents niveaux de contraste (10%, 20% et 40%). Les participants avaient pour tâche d'appuyer sur un bouton réponse avec l'index d'une main lorsque le réseau en BFs leur était présenté et sur un autre bouton réponse avec l'index de l'autre main pour le réseau en HFs. La main de réponse était contrebalancée d'un sujet à l'autre. Avec une telle procédure, les auteurs ont observé une interaction entre les champs visuels de présentation et les fréquences spatiales. L'identification des réseaux sinusoïdaux en BFs était plus rapide dans le champ visuel gauche/hémisphère droit (chpVG/HD) que dans le champ visuel droit/hémisphère gauche (chpVD/HG), cette différence inter-champ visuel s'inversant pour les HFs.

Si ce résultat est logique sur le plan théorique, nous avons été étonnés par le fait que les auteurs n'aient, à aucun moment, évoqué un facteur décrit dans la littérature comme une source de variation majeure, biaisant les données expérimentales : l'effet Simon. Il était important, pour mettre au point notre protocole expérimental, d'étudier ce type d'effet. C'est pourquoi, nous avons débuté nos recherches par une étude pilote où nous avons reproduit l'expérience originale de Kitterle et al. (1990).

a. L'effet Simon

De notre point de vue, la modalité de réponse utilisée dans l'étude de Kitterle et al. (1990) pouvait entraîner un biais expérimental qui n'a pas été considéré par les auteurs et auquel nous devons faire attention dans nos recherches. Rappelons que les sujets utilisaient leurs deux mains pour répondre, chacune associée à une fréquence spatiale particulière de sorte que la réponse était latéralisée dans l'espace corporel des sujets. Similairement, la présentation des réseaux était latéralisée. Sur certains essais, le réseau était donc présenté dans l'hémi-champ visuel en correspondance directe avec l'hémi-espace corporel (la main) détenant la réponse exacte à la fréquence spatiale du réseau. Cette situation de correspondance spatiale "stimulus-réponse" est rapportée dans la littérature

comme susceptible d'engendrer un effet Simon (Simon, 1969). Selon cet effet, les sujets sont plus rapides et plus précis lorsque la position du stimulus dans le champ visuel correspond à la position de la réponse dans l'espace corporel. Pour une meilleure compréhension de cet effet, nous rappelons ci-dessous la méthode expérimentale et les résultats de notre étude pilote où cet effet a été effectivement observé.

➤ *Méthode*

- La population

Douze étudiants droitiers, de l'université Pierre Mendès France de Grenoble, ont participé à l'expérience. Tous avaient une vue normale ou corrigée. Ils recevaient un crédit en échange de leur participation. Aucun n'était informé du but de l'expérience.

- Les stimuli

Les réseaux sinusoïdaux présentés étaient verticaux en BFs (1cpd) ou en HFs (9cpd) avec différents niveaux de contraste entre les bandes claires et sombres : 10%, 20% et 40%. Ces réseaux avaient un contour circulaire et une taille angulaire de $6,8^\circ$ d'angle visuel (cf. Figure 33). Le filtrage, le contraste et le découpage circulaire ont été réalisés à l'aide du logiciel Scion. Les réseaux étaient présentés soit dans le chpVG/HD, soit dans le chpVD/HG, le bord interne des stimuli se situant à une excentricité rétinienne de 3° d'angle visuel.

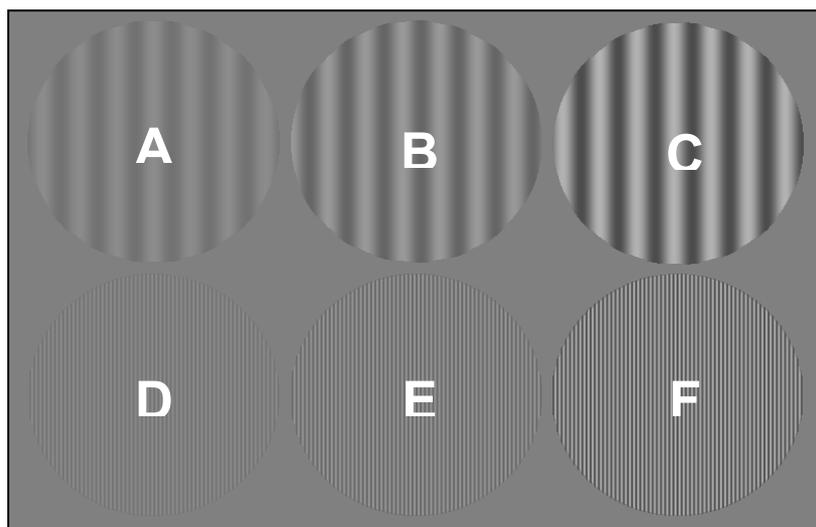


Figure 33 : Réseaux sinusoïdaux. Sur la ligne supérieure, les réseaux sinusoïdaux sont en BFs (1cpd) et sur la ligne inférieure, les réseaux sinusoïdaux sont en HFs (9 cpd). Le contraste entre les bandes claires et sombres est de 10% pour les réseaux A et D, 20% pour les réseaux B et E et 40% pour les réseaux C et F.

- La procédure expérimentale

Les sujets ont été testés individuellement. Chaque participant était installé dans une pièce sombre à une distance de 106 cm de l'écran (17" TM Ultra Scan P790 de résolution 1024 par 768 pixels). Chaque essai débutait par un point de fixation présenté au centre de l'écran durant 1 seconde, suivi d'un stimulus réseau présenté 20 ms. L'intervalle inter-stimuli était fixé à 3 secondes. La tâche des participants était identique à celle utilisée par Kitterle et al. (1990), la moitié d'entre eux appuyant sur un bouton réponse de la main droite pour les réseaux aux bandes larges (BFs) et sur un autre bouton réponse de la main gauche pour les réseaux au bandes étroites (HFs). La latéralisation de la réponse était inversée pour l'autre moitié des participants.

A la fin de chaque essai, le temps de réponse (TR) en ms ainsi que l'exactitude de la réponse étaient enregistrés. L'expérience comprenait 240 essais (20 essais par fréquence spatiale, champ visuel de présentation et niveau de contraste). Elle était précédée par un court apprentissage de 24 essais afin d'habituer les sujets à la tâche. La durée de l'expérience était d'environ 20 minutes par sujet.

- Le plan expérimental

Le plan d'expérience comportait trois facteurs intra-sujet : le champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVD/HG), la fréquence spatiale des réseaux sinusoïdaux (BFs vs. HFs) et le niveau de contraste (10% vs. 20% vs. 40%). Il comprenait également un facteur inter-sujets : le contrebalancement de la latéralisation de la réponse (groupe n°1 : main droite => réponse "large" et main gauche => réponse "étroit" vs. groupe n°2 : main droite => réponse "étroit" et main gauche => réponse "large").

➤ *Hypothèses et prédictions*

Les hypothèses ont été formulées conformément à celles de Kitterle et al. (1990). Ainsi, nous nous attendions à une interaction entre le champ visuel de présentation et la fréquence spatiale des réseaux de la forme suivante : l'identification des BFs serait plus rapide dans le chpVG/HD que dans le chpVD/HG et, inversement, l'identification des HFs serait plus rapide dans le chpVD/HG que dans le chpVG/HD.

➤ *Résultats*

• Analyse des erreurs

Les pourcentages d'erreurs moyens par condition expérimentale sont présentés dans le Tableau I. Sur l'ensemble des sujets et des conditions expérimentales, le pourcentage d'erreurs était de 12%. Nous avons observé que l'identification des réseaux sinusoïdaux en HF's à un niveau de contraste de 10% entraînait une chute des performances. Certains sujets présentaient 100% d'erreurs dans cette condition de contraste. C'est pourquoi, une analyse de variance-ANOVA (2x2x3x2) a été réalisée sur les pourcentages d'erreurs moyens.

Celle-ci a fait apparaître un effet principal de la fréquence spatiale des réseaux, l'identification des réseaux en HF's (3,5%) entraînant plus d'erreurs que celle des réseaux en BF's (1,1%), ($F(1,10) = 9,3$, $CMe = 23,0$, $p < 0,5$). De même, l'effet principal du niveau de contraste était significatif ($F(2,20) = 10,4$, $CMe = 25,6$, $p < 0,001$). Le pourcentage d'erreurs moyen pour un niveau de contraste de 10 % (5,0%) était significativement supérieur à celui enregistré pour les niveaux de contraste 20 % (1,0%) et 40% (0,9%) ($F(1,10) = 11,2$, $CMe = 34,7$, $p < 0,001$ et $F(1,10) = 10,3$, $CMe = 40,1$, $p < 0,01$, respectivement), ces deux derniers niveaux de contraste ne différant pas entre eux ($F(1,10) < 1$). Les facteurs "fréquence spatiale" et "niveau de contraste" interagissaient ($F(2,20) = 6,7$, $CMe = 20,4$, $p < 0,01$). Pour les réseaux en HF's, le taux d'erreurs pour un niveau de contraste de 10% (8,2%) était significativement supérieur à celui enregistré pour les niveaux de contraste 20% (1,2%) et 40% (1,2%) ($F(1,10) = 9,6$, $CMe = 61,7$, $p < 0,05$ et $F(1,10) = 9,1$, $CMe = 64,6$, $p < 0,05$, respectivement), sans que ces deux derniers niveaux de contraste ne diffèrent entre eux ($F(1,10) < 1$). Pour les réseaux en BF's, cette baisse des performances pour un niveau de contraste de 10% était moins prononcée, la seule différence significative relevée étant celle entre les niveaux de contraste de 10% et 20%. Le pourcentage d'erreurs moyen pour un niveau de contraste de 10% (1,9%) était significativement supérieur à celui enregistré pour le niveau de contraste 20% (0,9%) ($F(1,10) = 5,7$, $CMe = 2,3$, $p < 0,05$). D'autre part, le facteur "niveau de contraste" interagissait également avec le champ visuel de présentation ($F(2,20) = 5,4$, $CMe = 1,2$, $p < 0,05$). Le pourcentage d'erreurs moyen à un niveau de contraste de 10% était significativement supérieur aux niveaux 20% et 40%, que les stimuli soit présentés dans le chpVD/HG (4,4% pour le contraste 10% contre 0,9% pour le contraste 20% : ($F(1,10) =$

8,7, CMe = 17,2, $p < 0,05$ et contre 1% pour le contraste 40% : $F(1,10) = 8,2$, CMe = 17,0, $p < 0,05$) ou dans le chpVG/HD (5,7 % pour le contraste 10% contre 1,2% pour le contraste 20 % : $F(1,10) = 13,3$, CMe = 18,2, $p < 0,005$ et contre 0,8% pour le contraste 40% : $F(1,10) = 11,6$, CMe = 24,6, $p < 0,01$).

Le taux important d'erreurs pour un contraste de 10% relativement aux deux autres niveaux de contraste nous a conduit à exclure les temps de réponses de la condition 10% de l'analyse statistique des temps de réponses correctes moyens (TRm) de l'expérience.

			groupe n°1		groupe n°2	
			main droite	main gauche	main gauche	main droite
			BFs	BFs	BFs	BFs
			1 cpd	9 cpd	1 cpd	9 cpd
niveau de contraste	10%	chpVD/HG %er	5,8	41,7	10,0	30,8
		σ	9,7	38,9	10,0	35,4
	chpVG/HD %er	14,2	57,5	7,5	34,2	
		σ	20,4	45,1	10,4	42,2
	20%	chpVD/HG %er	1,7	4,2	1,7	5,0
		σ	2,6	4,9	2,6	5,5
chpVG/HD %er	6,7	5,8	1,7	9,2		
	σ	11,7	9,7	2,6	6,6	
40%	chpVD/HG %er	0,8	6,7	3,3	9,2	
	σ	2,0	7,5	4,1	5,8	
chpVG/HD %er	5,0	0,8	2,5	7,5		
	σ	4,5	2,0	2,7	6,9	

Tableau I : Pourcentages d'erreurs moyens (%er) et écart-types (σ) en fonction de la fréquence spatiale des réseaux sinusoïdaux (BFs vs. HFs), de leur niveau de contraste (10% vs. 20% vs. 40%), et du champ visuel de présentation (chpVD/HG vs. chpVG/HD) pour le groupe expérimental n°1 (main droite associée à la réponse "large" et main gauche associée à la réponse "étroit") et le groupe expérimental n°2 (main gauche associée à la réponse "large" et main droite associée à la réponse "étroit").

Enfin, l'interaction entre le contrebalancement de la latéralisation de la réponse et le champ visuel de présentation était également significative ($F(1,10) = 5,9$, CMe = 1,7, $p < 0,05$) et rendait compte d'un pourcentage plus important d'erreurs pour une présentation dans le chpVG/HD (3%), par rapport au chpVD/HG (2%), seulement pour le groupe n°1 ($F(1,10) = 10,1$, CMe = 1,7, $p < 0,01$ pour le groupe n° 1 et $F(1,10) < 1$ pour le groupe n°2).

• Analyse des temps de réponses

Les temps de réponses corrects moyens (TRm) pour chaque condition expérimentale, excepté la condition où le niveau de contraste était de 10%, sont présentés dans le Tableau II. Une ANOVA (2x2x2x2) a été conduite. Cette analyse a révélé un effet principal du facteur "niveau de contraste", les réseaux dont le contraste était de 40% (433 ms) étant identifiés plus rapidement que les réseaux à un contraste de 20% (446 ms) ($F(1,10) = 11,7$, $CMe = 362.7$, $p < 0,01$). Cette variable n'interagissait pas avec les autres facteurs. Ni l'effet de la fréquence spatiale, ni l'effet du champ visuel de présentation n'étaient significatifs ($F(1,10) < 1$). De plus, l'interaction attendue entre la fréquence spatiale et le champ visuel de présentation n'était pas significative ($F(1,10) = 1,5$, $CMe = 580,1$, $p = 0,25$). Comme nous allons le voir, l'effet Simon peut expliquer l'absence de cette interaction.

			groupe n°1		groupe n°2		
			main droite	main gauche	main gauche	main droite	
			BFs 1 cpd	BFs 9 cpd	BFs 9 cpd	BFs 1 cpd	
niveau de contraste	20%	chpVD/HG	TRm	431	474	457	433
			σ	64	74	67	52
	40%	chpVG/HD	TRm	460	438	410	467
			σ	52	72	54	54
	20%	chpVD/HG	TRm	422	446	452	410
			σ	78	76	64	44
	40%	chpVG/HD	TRm	433	427	427	446
			σ	54	79	69	50

Tableau II : Temps de réponses corrects moyens (TRm) en ms et écart-types (σ) pour juger de la largeur des bandes des réseaux sinusoïdaux en fonction de la fréquence spatiale des réseaux sinusoïdaux (BFs vs. HFs), de leur niveau de contraste (20% vs. 40%) et du champ visuel de présentation (chpVD/HG vs. chpVG/HD) pour le groupe expérimental n°1 (main droite associée à la réponse "large" et main gauche associée à la réponse "étroit") et le groupe expérimental n°2 (main gauche associée à la réponse "large" et main droite associée à la réponse "étroit"). Les cases grisées correspondent à la situation de correspondance spatiale entre l'hémi-champ visuel de présentation et la main donnant la réponse correcte.

Nous n'avons pas observé d'effet simple lié au contrebalancement de la latéralisation de la réponse ($F(1,10) < 1$), mais ce facteur interagissait avec les facteurs fréquence spatiale et champ visuel de présentation (interaction de second ordre : $F(1,10) = 36,2$, $CMe = 580$, $p < 0,0005$). Une analyse par la méthode des contrastes a révélé une interaction significative entre la fréquence spatiale et le champ visuel de présentation pour

chaque groupe expérimental (groupe n°1 : $F(1,10) = 11,5$, $CMe = 580$, $p < 0,007$ - groupe n°2 : $F(1,10) = 26,2$, $CMe = 580$, $p < 0,0005$). Pour le groupe n°1, cette interaction désignait un TRm inférieur, proche de la significativité, dans le chpVD/HG (426 ms) par rapport au chpVG/HD (446 ms) pour les BFs ($F(1,10) = 4,1$, $CMe = 582$, $p = 0,07$) et inversement, un TRm significativement inférieur dans le chpVG/HD (433 ms) par rapport au chpVD/HG (460 ms) pour les HFs ($F(1,10) = 20,9$, $CMe = 212$, $p < 0,005$). Pour le groupe n°2, l'interaction entre la fréquence spatiale et le champ visuel de présentation révélait un TRm significativement inférieur dans le chpVG/HD (419 ms) que dans le chpVD/HG (455 ms) pour les BFs ($F(1,10) = 13,41$, $CMe = 582$, $p = 0,005$) et inversement, un TRm significativement inférieur dans le chpVD/HG (422 ms) que dans le chpVG/HD (457 ms) pour les HFs ($F(1,10) = 34,8$, $CMe = 212$, $p < 0,0005$). Ces résultats suggéraient donc une inversion de la SHFs en fonction du groupe expérimental. Le groupe n°2 présentait une SHFs classique, qui s'inversait pour le groupe n°1 (cf. Figure 34).

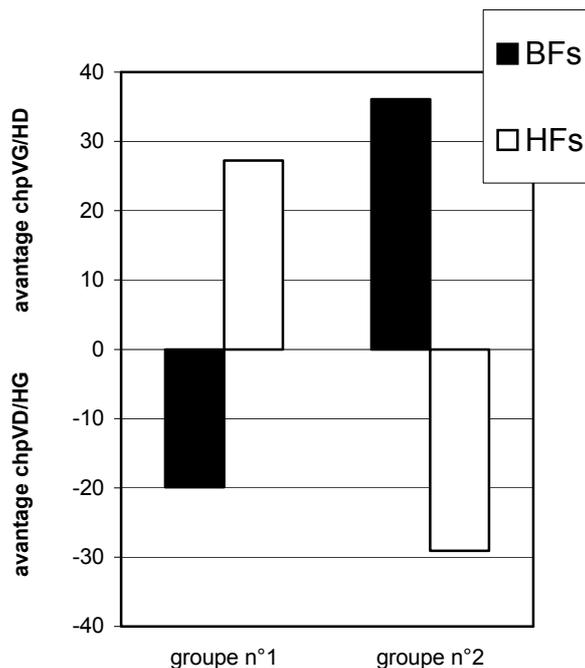


Figure 34 : Avantage d'un champ visuel/hémisphère de présentation (chpVD/HG vs. chpVG/HD) en fonction de la fréquence spatiale des réseaux (BFs vs. HFs) et du groupe expérimental (groupe n°1 vs. groupe n°2). Les TRm pour identifier la largeur des réseaux dans le chpVG/HD sont soustraits aux TRm pour identifier la largeur des réseaux dans le chpVD/HG. Ce graphique met en évidence une inversion des profils de TRm corrects en fonction du contrebalancement de la réponse. Le groupe n°2 présente une SHFs classique et le groupe n°1 une SHFs inverse

➤ *Interprétation des résultats et discussion*

L'analyse des résultats a mis en évidence une inversion des profils de TRm en fonction du contrebalancement de la réponse. Pour le premier groupe, lorsque les sujets répondaient avec la main droite pour les réseaux en BFs et avec la main gauche pour les HFs, l'identification des BFs était plus rapide dans le chpVD (avantage de l'HG) et celle des HFs était plus rapide dans le chpVG (avantage de l'HD). A l'inverse, pour le second

groupe, les sujets répondaient avec leur main gauche pour les BF et avec leur main droite pour les HF. L'identification des BF était alors plus rapide dans le chpVG (avantage de l'HD), alors que celle des HF était plus rapide dans le chpVD (avantage de l'HG). Le second groupe présentait une SHFs classique et conforme à celle rapportée par (Kitterle et al., 1990), alors que le premier groupe montrait une SHFs inverse. Ce pattern inversé de la spécialisation hémisphérique peut s'expliquer par un phénomène cognitif puissant intervenant dans l'étape de sélection de la réponse : l'effet Simon au niveau spatial (Ansorge, 2003; Kunde & Stöcker, 2002).

L'effet Simon "spatial" indique les effets de correspondance "stimulus-réponse" d'une dimension spatiale non pertinente pour la réalisation de la tâche à une dimension spatiale pertinente. Dans notre expérience, la dimension spatiale non pertinente pour la réalisation de la tâche était le champ visuel d'apparition de la cible sur l'écran et la dimension pertinente pour la réalisation effective de la tâche était la latéralisation de la réponse dans l'espace corporel. L'effet Simon s'explique alors sous la forme suivante : les sujets étaient plus rapides et plus précis lorsque la position du stimulus dans le champ visuel correspondait à la position de la réponse dans l'espace corporel (cf. Tableau II). Cet effet expliquerait ainsi la raison d'une identification plus rapide d'un réseau en HF apparaissant dans le l'hémi-champ visuel gauche que dans l'hémi-champ visuel droit pour les sujets du groupe n°1. Le réseau en HF apparaissait dans l'hémi-champ visuel (hémi-champ visuel gauche) qui correspondait à l'hémi-espace corporel (main gauche) de la réponse correcte ("étroit").

Le contrebalancement de la main de réponse dans notre étude pilote nous a permis de mettre en évidence un effet Simon, non rapporté par Kitterle et al. (1990). Cependant, ces auteurs n'ont pas intégré le facteur contrebalancement de la main de réponse à leur analyse statistique. Par conséquent, ils n'ont pas été en mesure de tester si les différences de traitement entre les champs visuels de présentation résultaient d'une SHFs, d'un effet Simon ou de la combinaison des deux. Notre étude pilote nous a permis de montrer que, lorsqu'on travaille sur des stimuli latéralisés, il est important de limiter la correspondance spatiale "stimulus-réponse" afin de prévenir d'un éventuel effet Simon.

b. Une réponse 'go/no-go' pour limiter l'effet Simon

Il est possible d'atténuer l'effet Simon, i.e. la correspondance de la réponse à un héli-champ visuel, en conservant, par exemple, une tâche à réponses multiples où les réponses ne seraient données que d'une main. Dans ce cas, chaque réponse est donnée par des doigts différents de la main dominante du sujet, alignés sur le plan sagittal médian. L'association réponse-doigt est contrebalancée d'un sujet à l'autre. Une autre alternative serait d'utiliser une tâche où une réponse unique, donc unimanuelle, est demandée au sujet. C'est la réponse 'go/no-go'. Ce type de réponse implique que les sujets appuient sur un bouton, positionné dans le plan sagittal médian, pour une réponse particulière et ne fassent rien sinon. Dans ce dernier cas, la moitié des participants répondent avec l'index de la main droite et l'autre moitié avec l'index de la main gauche.

La différence fondamentale entre une réponse à choix multiple et une réponse de type 'go/no-go' semble concerner les opérations mentales impliquées lors de la sélection de la réponse qui succède à la prise de décision. Pour une réponse à choix multiple, les sujets doivent choisir une des deux réponses alternatives alors que pour une réponse 'go/no-go', le processus de sélection de la réponse est apparemment plus simple puisque le stimulus non pertinent n'exige pas une réponse motrice manifeste. Il est courant d'entendre les commentaires suivants des sujets exécutant une tâche où deux réponses distinctes, associées à deux boutons de réponse distincts (que la réponse soit bimanuelle ou unimanuelle) : "Avec cette main/ce doigt, associé à ce bouton, je dois donner cette réponse. Par contre avec cette main/ce doigt associé à ce bouton, je dois donner cette autre réponse". Dans le cadre d'une réponse 'go/no-go', les commentaires sont souvent libérés de l'association d'une réponse à une main : "J'appuie lorsqu'une condition particulière est respectée, sinon je n'appuie pas". Une réponse de type 'go/no-go' semble plus aisée en terme de programmation motrice et s'affranchit de la surcharge cognitive induite par la multiplication des associations stimuli-réponse.

Perea, Rosa, & Gomez (2002) ont démontré les avantages d'une réponse 'go/no-go' sur une réponse bimanuelle 'oui/non' dans une tâche de décision lexicale : les temps de réponse étaient plus rapides, les réponses étaient plus précises et les exigences de traitement étaient moins importantes. Measso & Zaidel (1990) ont observé, quant à eux, que le type de réponse unimanuelle ('oui/non' vs. 'go/no-go') n'affectait pas les patterns d'asymétrie hémisphérique identifiés lors d'une tâche de décision lexicale en champs visuels divisés.

Par ailleurs, une réponse de type 'go/no-go' permettrait de minimiser la dénomination volontaire ou non des stimuli par les sujets au cours de la réponse. En effet, bien que l'utilisation d'une réponse manuelle réduise fortement l'utilisation du langage, Polich (1978) note que lorsque les stimuli (verbaux ou non verbaux) possèdent un label verbal, les sujets utiliseraient involontairement ce label. Par conséquent, des capacités langagières de l'hémisphère gauche subsisteraient dans la réponse, interférant peut-être sur les patterns d'asymétrie cérébrale fonctionnelle observés. Dans les tâches d'identification où la réponse manuelle associe différents stimuli à différentes réponses, on observe couramment que les sujets nomment explicitement les items à identifier (lorsque cela est possible) afin de l'associer au bouton réponse correct. Il est probable que la surcharge cognitive induite par ces nombreuses associations stimuli-réponse incite les sujets à utiliser cette stratégie de dénomination. Ainsi, dans les tâches d'identification par réponse manuelle d'items dénommables, il semble préférable d'utiliser une réponse 'go/no-go'.

III. LES CONTRAINTES LIEES A L'ETUDE COMPORTEMENTALE DE LA SHFs

Dans notre étude princeps, les sujets devaient reconnaître, par une réponse de type 'go/no-go', une scène naturelle cible, déterminée en début d'expérience (scène de ville, d'autoroute, de plage, de montagne...), filtrée (passe-bas ou passe-haut) et présentée de manière latéralisée dans un héli-champ visuel (chpVG/HD ou chpVD/HG). Cette tâche, en apparence relativement simple, a nécessité de contrôler de nombreux aspects méthodologiques. Les contrôles effectués et les raisons qui nous y ont contraint sont détaillés dans les différents points qui suivent.

- Afin d'étudier une population la plus susceptible de présenter une spécialisation hémisphérique, les sujets étaient tous droitiers, de sexe masculin et de langue maternelle française. Ils avaient une acuité visuelle normale ou corrigée, aucun antécédent de lésions ou de déficits neurologiques. La latéralité a été estimée par un bref questionnaire adapté du test d'Edinburgh (Oldfield, 1971). Les sujets recevaient un crédit en échange de leur participation. Aucun n'était informé du but de l'expérience.

- Des scènes naturelles ont été substituées aux réseaux ou formes hiérarchiques habituellement utilisées dans l'étude de la SHFs pour les raisons évoquées plus haut (e.g., stimuli plus écologiques, permettant une manipulation explicite des composantes fréquentielles).
- Les sujets devaient reconnaître une scène naturelle cible par une réponse de type 'go/no-go', en appuyant sur un bouton réponse positionné dans leur plan sagittal si cette scène appartenait à une catégorie déterminée au début de l'expérience (scène de ville, d'autoroute, de plage, de montagne...). Les avantages de cette modalité de réponse ont été largement discutés auparavant. Rappelons simplement qu'elle a pour intérêt principal de limiter l'effet Simon, ainsi que de réduire la charge cognitive induite par les réponses à choix multiples.
- Ces scènes étaient présentées aux sujets conformément à la technique de latéralisation en champs visuels divisés. Deux conditions *sine qua non* ont dû être respectées pour s'assurer que l'information d'un héli-champ visuel soit initialement projetée sur l'hémisphère controlatéral.
 - (1) Le stimulus visuel devait être présenté à droite ou à gauche d'un point de fixation situé au centre de l'écran sur lequel les sujets devaient maintenir leur regard. La tête des sujets était maintenue par un casque positionné dans l'axe sagittal médian afin de les placer dans une situation idéale à la fixation du centre de l'écran (cf. Figure 35).
 - (2) Le temps de présentation du stimulus visuel devaient être assez court afin de prévenir des mouvements oculaires qui redirigeraient l'information vers l'hémisphère non désiré et exposerait le stimulus visuel aux deux hémisphères. Le pic de distribution du temps de déclenchement d'une saccade oculaire sur une cible excentrée présentée à la disparition d'un point de fixation central se situe aux alentours de 180 ms (e.g., Saslow, 1967). Certaines saccades oculaires se déclenchent plus rapidement au bout de 150 ms. Par conséquent, nos temps de présentation étaient inférieurs à 150 ms. Afin d'éviter les mouvements oculaires express (Saslow, 1967), il n'y avait pas d'intervalle temporel entre la disparition du point de fixation et la présentation du stimulus "cible".



Figure 35 : Dispositif expérimental. Les scènes naturelles étaient présentées sur un écran d'ordinateur soit à droite, soit à gauche d'un point de fixation central. Le sujet était assis face à l'écran et devait maintenir son regard sur le point de fixation. Sa tête était maintenue par un casque dans l'axe sagittal médian. La tâche du sujet était d'appuyer sur un bouton réponse, également positionné dans l'axe sagittal médian, uniquement si une scène naturelle particulière (scène "cible") était présente.

- Dans la littérature, l'excentricité rétinienne des stimuli visuels latéralisés est généralement comprise entre 0° et 10° d'angle visuel. Le centre des formes hiérarchiques utilisées par Sergent (1982b) apparaissait en condition latéralisée à $1,4^\circ$ du point de fixation. La largeur des formes hiérarchiques étant fixée à $1,3^\circ$, les bords interne et externe des formes se situaient respectivement à $0,75^\circ$ et $2,05^\circ$ d'angle visuel. Kitterle et al. (1990) latéralisaient leurs réseaux sinusoïdaux à une excentricité rétinienne de 3° d'angle visuel. L'excentricité rétinienne choisie dans ces deux études était relativement petite afin de limiter les effets de la baisse de la sensibilité au contraste liée à la présentation des stimuli en vision périphérique. En effet, la courbe de sensibilité au contraste en fonction de l'excentricité rétinienne montre que la sensibilité au contraste diminue de manière quasi-exponentielle avec l'excentricité rétinienne (Chapitre 1). La conséquence directe est que les formes qui se distinguaient dans un faible contraste en vision centrale, ne se distinguaient plus en vision périphérique. Par ailleurs, les plus hautes fréquences spatiales perçues en vision

centrale, à un niveau de contraste maximum, ne le seraient plus en vision périphérique.

Le modèle RNH (Résolution Non Homogène) élaboré par Seré, Marendaz, & Héroult (2000) est capable de simuler cette perte de résolution visuelle en fonction de l'excentricité rétinienne dans la perception d'images de scènes naturelles. Les simulations réalisées à partir de ce modèle ont principalement montré qu'une image non-filtrée a rapidement tendance à être perçue comme filtrée passe-bas à mesure qu'elle s'étend en vision périphérique (cf. Figure 36). Ainsi, une scène naturelle filtrée passe-bas ou passe-haut présentée en vision périphérique aura tendance à perdre en résolution spatiale. La Figure 37 illustre la perte de résolution spatiale en fonction de l'excentricité rétinienne, simulée à l'aide du modèle RNH, sur les scènes présentées dans nos recherches.

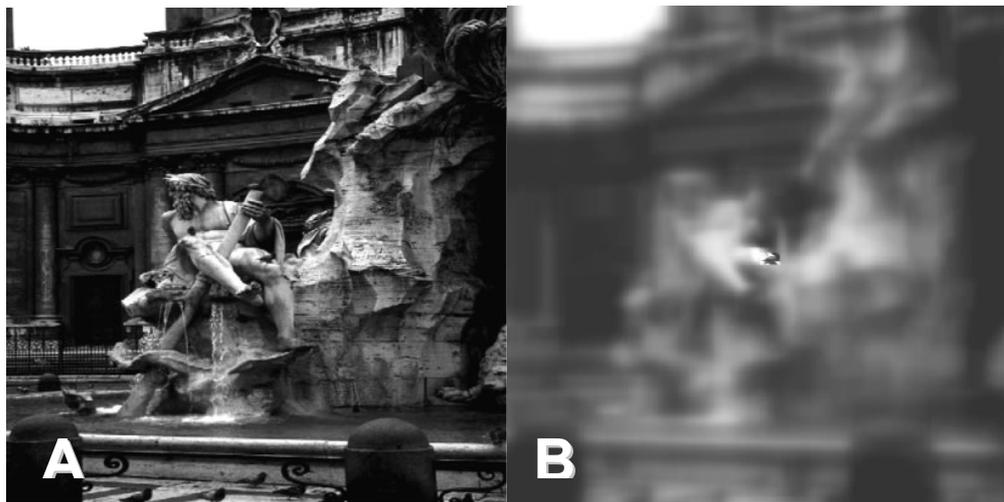


Figure 36 : Simulation à partir du modèle RNH. L'image B reproduit ce que l'œil devrait percevoir suivant le modèle RNH de la scène A non-filtrée si la taille de l'image était de $120^{\circ} \times 135^{\circ}$ d'angle visuel (Figures adaptées de Seré et al., 2000).

Cette manipulation indirecte du contenu fréquentiel n'est pas problématique en soi puisque la spécialisation hémisphérique porte sur le traitement de fréquences spatiales relatives. Cependant, Polich (1978) a observé que l'augmentation de la distance angulaire du stimulus visuel au point de fixation entraîne une diminution des performances. Il semble donc important de réduire, autant que possible, l'excentricité rétinienne.

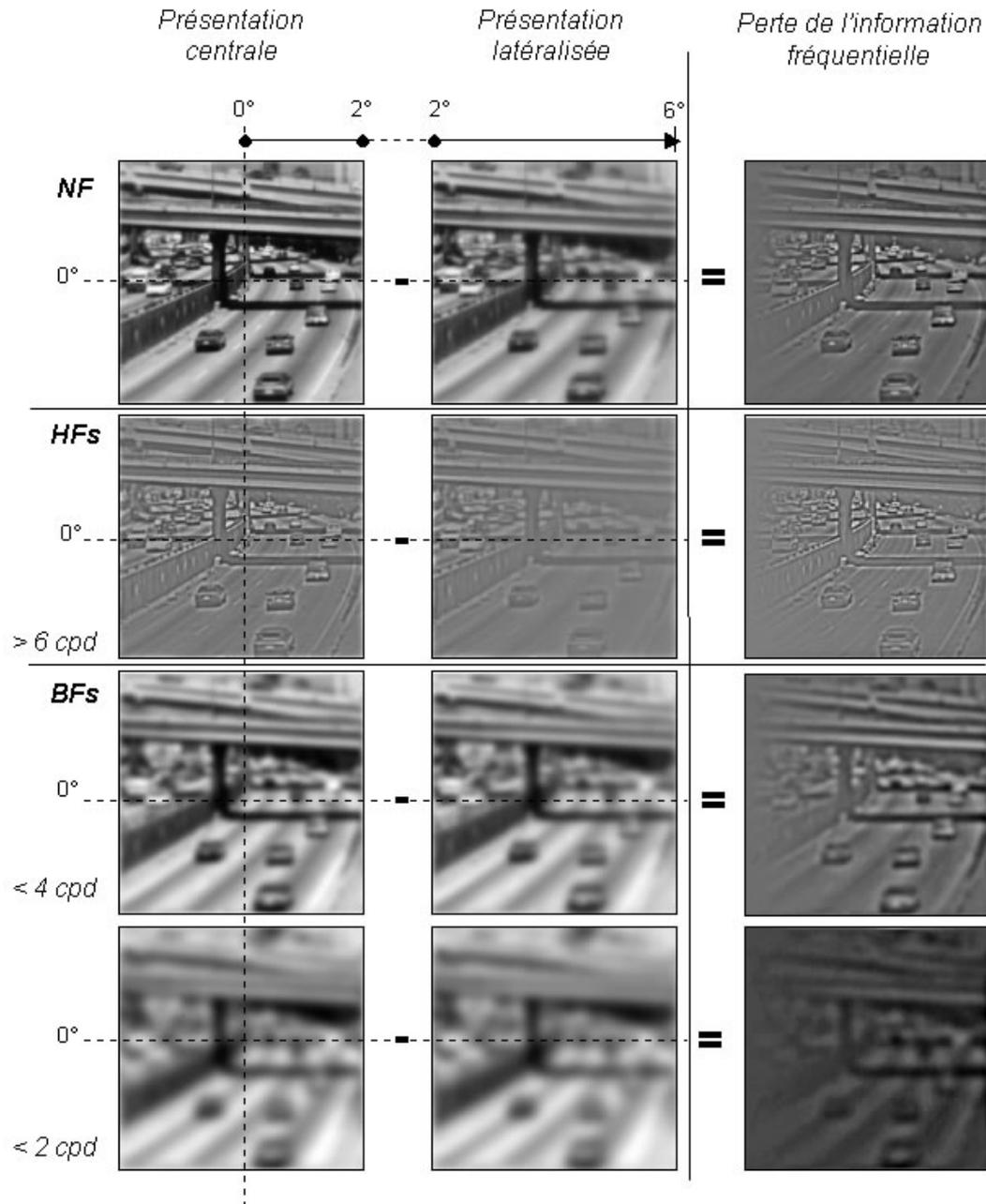


Figure 37 : Simulation à partir du modèle RNH de la perte de résolution spatiale en fonction de l'excentricité rétinienne et des composantes fréquentielles des scènes. Dans la première et la deuxième colonne, la scène "autoroute" est présentée respectivement en vision centrale et latéralisée à 2° d'angle visuel dans le chpVD. La troisième colonne montre la perte d'information fréquentielle entre la présentation centrale et la présentation latéralisée. En ligne est représentée la scène "autoroute" en fonction de son contenu fréquentiel (Non-Filtrée, HFs $> 6 \text{ cpd}$, BFs $< 4 \text{ cpd}$ et BFs $< 2 \text{ cpd}$). Cette figure montre qu'en vision centrale, la résolution spatiale n'est pas homogène et diminue à mesure que la distance au point de fixation (coordonnées 0°) augmente. La perte de résolution est de plus en plus importante à mesure qu'on s'éloigne du point de fixation (présentation latéralisée).

Par ailleurs, du fait de la superposition verticale médiane visuelle (cf. Chapitre 2 : I 2. Méthodes d'étude de la spécialisation hémisphérique), lorsque les stimuli visuels sont centrés sur le point de fixation, l'information contenue dans une bande centrale de 4° d'angle visuel est projetée sur les deux hémisphères. C'est pourquoi, dans nos recherches, nous avons choisi de présenter le bord interne de nos scènes à une excentricité rétinienne de 2° d'angle visuel, le centre de la scène apparaissant alors à 4° d'angle visuel du point de fixation.

- La taille angulaire de nos scènes naturelles a été fixée à 4° d'angle visuel. Cette taille se situe dans la rangée moyenne des tailles utilisées dans les études précédemment citées rapportant une spécialisation hémisphérique. Kitterle et al. (1990) ont, par exemple, utilisé des réseaux sinusoïdaux d'environ 6° d'angle visuel et Sergent (1982b) a utilisé des formes hiérarchiques dont la forme globale approche les 2° d'angle visuel. Cette taille permet, par ailleurs, un traitement simultané par les deux hémisphères lorsque les scènes sont présentées en vision centrale (effet de superposition verticale médiane visuelle).
- Les scènes étaient soit non-filtrées, soit filtrées 'passe-haut', soit filtrées 'passe-bas'. Dans l'étude de Schyns & Oliva (1994), les scènes naturelles en BFs étaient composées des fréquences spatiales inférieures à 2 cycles par degré (cpd) et les scènes en HFs contenaient toutes les fréquences spatiales supérieures à 6 cpd. Ces valeurs seuil correspondent aux fréquences de coupure. Elles ont été choisies en fonction de la courbe de sensibilité au contraste qui présente une symétrie approximative entre les fréquences spatiales inférieures à 2 cpd et les fréquences spatiales supérieures à 6 cpd (cf. Oliva, 1995).

Cependant, une de nos études pilotes, non rapportée dans cette thèse, a montré la difficulté des sujets de catégoriser des scènes naturelles latéralisées de fréquences spatiales inférieures à 2 cpd. Ce résultat, logique avec le modèle RNH, (cf. Figure 37), nous a conduit à augmenter la fréquence de coupure à 4 cpd. Une fréquence de coupure de 6 cpd pour le filtrage passe-haut a été conservée. Le filtrage des images a été réalisé à partir du logiciel MATLAB. La technique de filtrage des scènes naturelles est présentée en Annexe 1.

Par ailleurs, du fait des propriétés physiologiques des voies magnocellulaires et parvocellulaires (le gain de contraste de l'information véhiculée par la voie

magnocellulaire étant plus grand que celui de la voie parvocellulaire), les BFs bénéficient d'un gain de contraste supérieur aux HFs (Bullier, 1998; Hughes, 1986). Ainsi, à un même niveau de contraste, les BFs sont plus visibles que les HFs. C'est pourquoi, nous avons rehaussé empiriquement le contraste des HFs afin qu'il soit apparié au contraste des BFs (cf. Annexe 1).

Voyons à présent les résultats obtenus dans notre étude princeps.

Chapitre 4 : ETUDE EN PSYCHOLOGIE COGNITIVE EXPERIMENTALE

Le but de cette étude princeps était d'étudier la spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs) dans un cadre paradigmatique qui nous semblait le plus approprié (cf. Chapitre 3) : la reconnaissance de scènes visuelles.

I. METHODE

1. La population

Vingt étudiants droitiers de sexe masculin de l'Université Pierre Mendès-France (Grenoble) ont participé à l'expérience.

2. Les stimuli

Les stimuli utilisés représentaient 2 scènes naturelles appartenant à des catégories perceptives/sémantiques différentes (une ville et une autoroute, cf. Figure 38). Ces scènes ont été choisies avec la contrainte que leurs orientations dominantes soient similaires dans le domaine de Fourier (cf. Figure 38) afin que leur reconnaissance ne puisse être réalisée sur la base de cette information (Guyader, Chauvin, Peyrin, Hérault, & Marendaz, submitted).

Ces scènes étaient des photographies en 256 niveaux de gris. Leur taille réelle était 256 par 256 pixels et leur taille angulaire était de 4° d'angle visuel. Ces scènes étaient soit non-filtrées (NF), soit filtrées en BF (fréquences spatiales inférieures à 4 cpd) ou en HF (fréquences spatiales supérieures à 6 cpd). Un masque a été utilisé afin d'empêcher la rémanence rétinienne d'une image et de masquer sa valeur spectrale avant de présenter

l'image suivante. Ce masque a été construit en sommant de manière aléatoire des images de scènes naturelles appartenant à huit catégories différentes de sorte à obtenir un masque non significatif dont le spectre d'amplitude correspond à celui des scènes naturelles ($1/f$). Les scènes étaient présentées soit dans le champ visuel central (chpVC), soit dans le champ visuel gauche (chpVG), soit dans le champ visuel droit (chpVD). Lorsque la présentation était latéralisée (chpVG ou chpVD), les bords interne et externe du stimulus se situaient respectivement à 2° d'angle visuel et 6° d'angle visuel d'excentricité rétinienne.

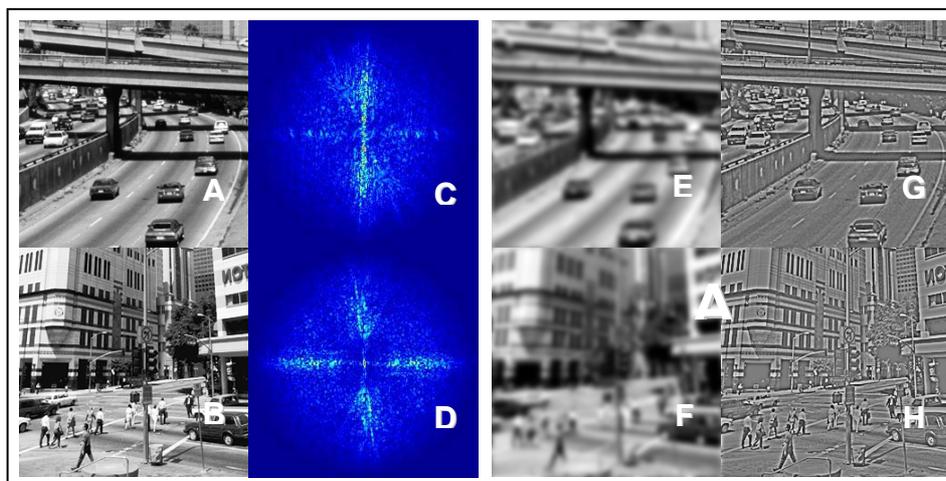


Figure 38 : Les scènes naturelles. Les images A et B représentent respectivement une scène d'autoroute et de ville, non filtrées, les images C et D leur spectre d'amplitude bidimensionnel respectif, les images E et F la version passe-bas des scènes (fréquence de coupure < 4 cpd) et les images G et H la version passe-haut des scènes (fréquence de coupure > 6 cpd). Les spectres d'amplitude montrent que les orientations dominantes de ces deux scènes sont similaires.

3. La procédure expérimentale

Les sujets ont été testés individuellement. Chaque sujet était installé dans une pièce sombre face à un écran d'ordinateur (17' TM Ultra Scan P790 de résolution 1024 par 768 pixels). La distance du sujet à l'écran était fixée à 110 cm afin de garantir une taille angulaire des stimuli de 4° d'angle visuel. Le sujet était assis, la tête maintenue dans un dispositif. L'expérience a été réalisée à l'aide du logiciel E-Prime. Un essai débutait par la présentation centrale d'un point de fixation durant 500 ms afin de diriger le regard du sujet au centre de l'écran. Il était immédiatement suivi de la présentation du stimulus durant 100 ms, puis du masque durant 30 ms. L'ensemble de ces éléments était présenté sur un fond

gris moyen. L'intervalle inter-essais était de 2 secondes pendant lesquelles un écran gris moyen était présenté.

A chaque essai, les sujets avaient pour tâche de reconnaître, le plus rapidement et le plus précisément possible, une scène cible (soit l'autoroute, soit la ville) déterminée en début d'expérience. Pour cela, ils devaient appuyer sur un bouton réponse, positionné dans le plan sagittal médian, si le stimulus qui s'affichait à l'écran était la scène cible et ne rien faire dans le cas contraire (réponse 'go/no-go'). La moitié des sujets était assignée à la scène cible "autoroute" et l'autre moitié à la scène cible "ville". De plus, dans chacune de ces conditions, la moitié des sujets utilisait la main dominante (main droite) pour répondre tandis que l'autre moitié utilisait la main non dominante (main gauche). La scène cible était présentée dans la moitié des essais. A la fin de chaque essai, le temps de réponse (TR) en ms et l'exactitude de la réponse étaient enregistrés.

L'expérience se composait d'une phase d'apprentissage immédiatement suivie de trois phases expérimentales. Ces phases différaient les unes des autres par leur champ visuel de présentation et par le type de filtrage des stimuli. Dans la phase d'apprentissage, les scènes n'étaient pas filtrées et leur présentation se limitait au centre de l'écran, ceci dans le but d'habituer les participants à la tâche. Dans la première phase expérimentale, les scènes non-filtrées étaient présentées aléatoirement soit dans le chpVD/HG, soit dans le chpVG/HD. Dans la seconde et la troisième phase, les scènes filtrées soit en BF, soit en HF étaient présentées soit dans le chpVC (phase 2), soit latéralement dans chaque champ visuel (phase 3). La troisième phase, primordiale pour nos recherches, était la plus difficile. Les deux autres phases expérimentales, d'un niveau de difficulté croissant, ont donc été élaborées afin d'adapter les sujets à la réalisation de la troisième phase et de nous apporter de l'information complémentaire sur la reconnaissance des scènes naturelles. Par conséquent, l'ordre de passation de ces 3 phases expérimentales était fixe.

L'expérience comprenait 32 essais d'apprentissage et 256 essais expérimentaux :

- 64 essais présentant des scènes non-filtrées pour la première phase (16 essais "scène cible" et 16 essais "scène non-cible" dans chaque champ visuel de présentation),
- 64 essais présentant des scènes filtrées pour la seconde phase (16 essais "scène cible" et 16 essais "scène non-cible", en BF et HF),
- 128 essais pour la troisième phase (16 essais "scène cible" et 16 essais "scène non-cible", en BF et HF, dans chaque champ visuel de présentation).

La durée de l'expérience était d'environ 30 minutes par sujet.

4. Le plan expérimental

Le plan d'expérience comportait trois facteurs intra-sujet : le champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG), le type de filtrage des scènes naturelles (Non-filtré vs. BFs vs. HF) et la présence de la scène cible (présente vs. absente), et deux facteurs inter-sujets : la catégorie de la scène cible (autoroute vs. ville) et la main avec laquelle les sujets devaient répondre (main droite vs. main gauche).

5. Objectifs théoriques

La première phase expérimentale avait pour but de déterminer s'il existe une supériorité d'un hémisphère sur l'autre dans la reconnaissance de scènes cibles non-filtrées. La deuxième phase expérimentale visait à examiner si la reconnaissance de scènes cibles filtrées présentées en vision centrale est plus rapide en BFs qu'en HF, ou inversement. Cette phase avait donc pour objectif d'étudier la vitesse de traitement relative des différentes bandes de fréquences spatiales, ce que nous avons appelé la précedence fréquentielle, lorsque les deux hémisphères ont accès à la même information visuelle. La dernière phase manipulait à la fois les fréquences spatiales contenues dans les scènes naturelles et le champ visuel de présentation. Les hypothèses étaient les suivantes :

- (1) La première hypothèse concernait l'idée d'une SHFs similaire à celle observée par Sergent (1982b). Nous nous attendions à une interaction entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation sous la forme d'une reconnaissance plus rapide de la scène cible en BFs dans le chpVG/HD que dans le chpVD/HG et d'une reconnaissance plus rapide de la scène cible en HF dans le chpVD/HG que dans le chpVG/HD.
- (2) La seconde hypothèse portait sur l'idée d'une précedence fréquentielle (la vitesse de traitement relative des BFs et HF) asymétrique initialement rapportée par Sergent (1982b). Nous nous attendions à une précedence du traitement des BFs sur celui des HF dans le chpVG/HD et à une précedence des HF sur les BFs dans le chpVD/HG.

II. RÉSULTATS

Les temps de réponses moyens (TRm) corrects, les écart-types (σ) et les pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour chaque condition expérimentale des phases 1, 2 et 3 sont présentés dans le Tableau III. Afin de réduire l'effet des valeurs extrêmes et aberrantes, les TR correctes supérieurs ou inférieurs à deux écart-types des TRm obtenus par sujet et par condition expérimentale ont été ôtés de l'analyse. Sur ce critère, 2,47% des réponses correctes ont été exclus.

		Phase 1		Phase 2		Phase 3			
		Non-Filtrées		BFs	HF	BFs		HF	
		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVC		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVG/HD	chpVD/HG
main droite	TRm	366	363	390	363	366	412	389	373
	σ	42	49	84	60	63	92	72	56
	%er	1,88	0,63	1,88	1,88	1,56	0,94	1,25	0,31
	%DC	100	100	98,75	100	99,38	100	100	100
%FA	3,75	1,25	2,50	2,50	2,50	1,88	2,50	0,63	
d'	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0
main gauche	TRm	454	445	462	430	441	445	424	429
	σ	86	71	95	83	128	116	102	115
	%er	1,56	0,63	0,63	1,25	0,00	0,63	1,25	0,94
	%DC	100	100	99,38	99,38	100	100	99,38	99,38
%FA	1,13	1,88	0,63	1,88	0	1,25	1,88	1,25	
d'	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	

Tableau III : Temps de réponses correctes moyens (TRm) en ms, écart-types (σ) et pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour reconnaître une scène cible lorsqu'elle était présente en fonction du type de filtrages des scènes naturelles (Non-Filtrées vs. BFs vs. HF), du champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG) et de la main de réponse des sujets (main droite vs. main gauche). Les pourcentages moyens de détection correctes (%DC), de fausses alarmes (%FA) et les valeurs du d' sont également présentés²⁰.

Le pourcentage d'erreurs moyen par condition expérimentale était très faible, variant de 0% à 1,88%, avec un taux d'erreurs moyen global de 1,07 %. Par ailleurs, l'indice d' a été calculé pour chaque condition expérimentale. Cet indice est utilisé par la Théorie de la Détection du Signal afin d'estimer les capacités sensorielles des sujets (Bonnet, 1986). Dans l'étude présente, il nous renseignait sur la capacité des sujets à

²⁰ La valeur de d' est déterminée à partir des pourcentages de détections correctes (%DC) et des pourcentages de fausses alarmes (%FA).

discriminer la scène cible de la scène non cible. Quelle que soit la condition expérimentale, les valeurs de d' étaient toujours supérieures à 3,0 (cette valeur limite de d' traduit de très bonnes capacités de discrimination des sujets) indiquant que les sujets distinguaient aisément la scène cible de la scène non-cible. En raison du faible pourcentage d'erreurs et des valeurs élevées de d' , une analyse de la variance (ANOVA) a seulement été conduite que sur la variable de traitement principale : TRm. Des ANOVA distinctes ont été effectuées pour chaque phase expérimentale.

– Traitement hémisphérique des scènes non-filtrées (phase 1)

Une ANOVA (2x2x2) a été conduite sur les TRm pour reconnaître la scène cible lorsqu'elle était présente. Ceux-ci ont été enregistrés lors de la première phase expérimentale. Cette analyse comprenait le facteur intra-sujet champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVD/HG) et les facteurs inter-sujets catégorie de la scène cible (autoroute vs. ville) et main de réponse (droite vs. gauche). Le champ visuel de présentation n'affectait pas significativement la reconnaissance des scènes cibles non-filtrées ($F(1,16) < 1$). Nous avons observé un effet principal du facteur main de réponse, le TRm des sujets répondant avec la main droite (364 ms) étant significativement plus rapide que celui des sujets utilisant la main gauche (450 ms) ($F(1,16) = 8,99$, $CMe = 8091,02$, $p < 0,01$). Ce facteur n'interagissait pas avec le champ visuel de présentation ($F(1,16) < 1$), la réponse donnée par la main droite étant plus rapide que celle donnée par la main gauche, que les scènes cibles soient présentées dans le chpVD/HG ($F(1,16) = 8,92$, $CMe = 3803,08$, $p < 0,01$) ou dans le chpVG/HD ($F(1,16) = 7,78$, $CMe = 50003,22$, $p < 0,05$).

Ainsi, il n'y aurait pas de dominance d'un hémisphère sur l'autre lors du traitement des scènes naturelles non-filtrées et la main de réponse n'interfererait par sur ce traitement visuel (cf. Figure 39).

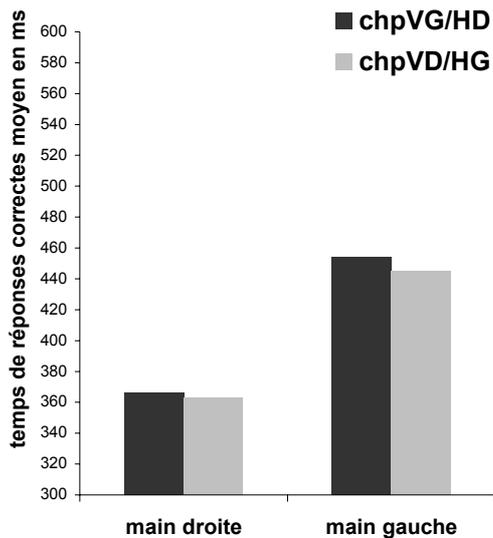


Figure 39 : Temps de réponses correctes moyens en ms pour reconnaître une scène cible non-filtrée lorsqu'elle était présente en fonction du champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVD/HG) et de la main de réponse des sujets (main droite vs. main gauche).

– Vitesse de traitement relative des fréquences spatiales en vision centrale (phase 2)

Une ANOVA (2x2x2) a été conduite sur les TRm pour reconnaître la scène cible lorsqu'elle était présente. Ces TRm ont été recueillis lors de la seconde phase expérimentale où les scènes filtrées étaient présentées en vision centrale. Cette analyse intégrait le facteur intra-sujet fréquences spatiales (BFs vs. HF) et les facteurs inter-sujets catégorie de la scène cible (autoroute vs. ville) et main de réponse (droite vs. gauche).

L'effet du facteur principal "fréquences spatiales" était significatif ($F(1,16) = 5,99$, $CMe = 1473,01$, $p = 0,05$). Les HF (397 ms) étaient traitées plus rapidement que les BF (426 ms). Cette analyse a révélé à nouveau un effet principal du facteur main de réponse, les réponses données de la main droite (377 ms) étant plus rapides que celles données par la main gauche (446 ms) ($F(1,16) = 4,39$, $CMe = 10866,43$, $p = 0,05$). Ce facteur n'interagissait pas sur la vitesse de traitement des fréquences spatiales ($F(1,16) < 1$).

Les résultats ont donc montré, en vision centrale, une préférence du traitement des HF sur les BF indépendamment de la main de réponse (cf. Figure 40).

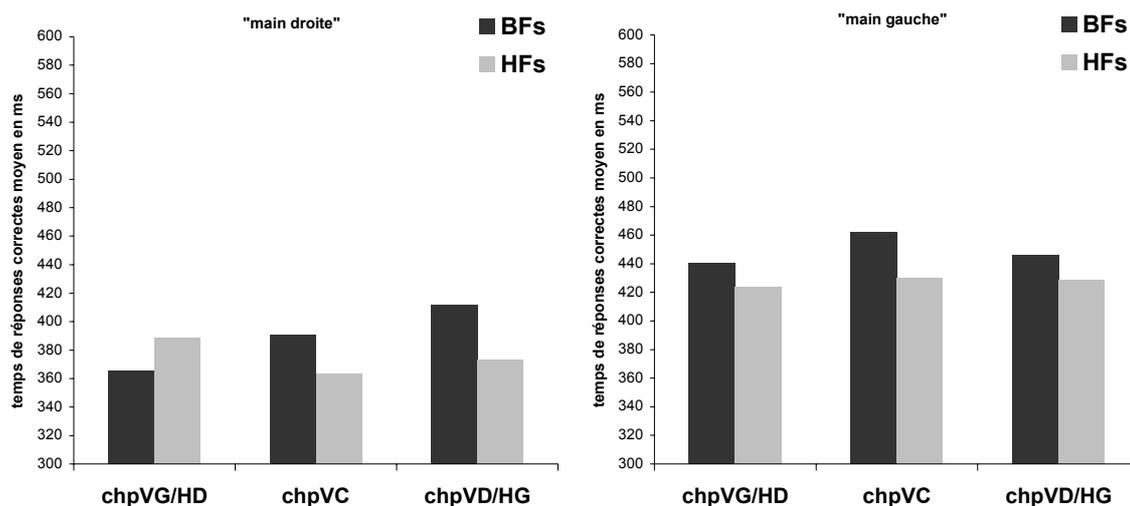


Figure 40 : Temps de réponses correctes moyens en ms pour reconnaître une scène cible lorsqu'elle était présente en fonction des fréquences spatiales (BFs vs. HFs), du champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG) et de la main de réponse des sujets (main droite vs. main gauche).

– Asymétrie cérébrale et préférence fréquentielle (phase 3)

Une ANOVA (2x2x2x2) a été conduite sur les TRm pour reconnaître la scène cible lorsqu'elle est présente. Cette analyse concernait les résultats recueillis lors de la troisième phase expérimentale. Elle intégrait les facteurs intra-sujet fréquences spatiales (BFs vs. HFs), champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVD/HG) et les facteurs inter-sujets catégorie de la scène cible (autoroute vs. ville) et main de réponse (droite vs. gauche).

Les effets principaux des facteurs fréquences spatiales ($F(1,16) = 1,05$, $CMe = 2910,80$, $p = 0,32$), champ visuel de présentation $F(1,16) = 1,89$, $CMe = 1085,90$, $p = 0,19$), catégorie de la scène cible ($F(1,16) = 1,25$, $CMe = 32063,52$, $p = 0,28$) et main de réponse ($F(1,16) = 1,55$, $CMe = 32063,52$, $p = 0,23$) n'étaient pas significatifs.

Cette analyse a révélé une interaction significative entre les fréquences spatiales des scènes cibles et le champ visuel de présentation ($F(1,16) = 5,18$, $CMe = 910,74$, $p < 0,04$). D'autre part, bien que l'effet simple du facteur main de réponse ne soit pas significatif ($F(1,16) = 1,55$, $CMe = 32063,52$, $p = 0,23$), ce facteur interagissait sur l'interaction simple précédemment énoncée ($F(1,16) = 5,11$, $CMe = 910,74$, $p < 0,05$).

Concernant les sujets répondant avec la main droite, l'analyse statistique a révélé à nouveau une interaction entre les facteurs fréquences spatiales et champ visuel de présentation ($F(1,16) = 10,29$, $CMe = 910,74$, $p < 0,01$). Lorsque les sujets répondaient

avec leur main gauche, l'interaction entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation n'était plus significative ($F(1,16) < 1$).

C'est pourquoi, dans un premier temps, (1) le traitement hémisphérique des fréquences spatiales et (2) la précédence fréquentielle en fonction du champ visuel de présentation ont tout d'abord été analysés indépendamment de la main de réponse. Dans un deuxième temps, les TRm corrects des sujets répondant de leur main droite ont été analysés séparément de ceux des sujets utilisant leur main gauche.

– Traitement hémisphérique des fréquences spatiales

Pour le traitement des BF, l'avantage du chpVG/HD (403 ms) sur le chpVD/HG (429 ms) était significatif ($F(1,16) = 4,29$, CMe = 1512,30, $p = 0,05$). Au contraire, aucune différence entre les champs visuels de présentation n'a été observée pour le traitement des HF ($F(1,16) < 1$).

– Main de réponse droite

Lorsque les sujets répondait de la main dominante droite, les TRm des scènes cibles en BF étaient plus rapides dans le chpVG/HD (366 ms) que dans le chpVD/HG (412 ms) ($F(1,16) = 7,00$, CMe = 1512,30, $p < 0,05$). Pour la reconnaissance des scènes cibles en HF, les TRm étaient plus rapides dans le chpVD/HG (373 ms) que dans le chpVG/HD (389 ms), mais cette différence n'atteignait pas le seuil de significativité ($F(1,16) = 2,39$, CMe = 484,34, $p = 0,14$).

– Main de réponse gauche

Lorsque les sujets répondait de la main non-dominante gauche, le champ visuel de présentation n'affectait pas significativement la reconnaissance des scènes cibles en BF ($F(1,16) < 1$) et en HF ($F(1,16) < 1$).

Une SHF classique n'a donc été observée que pour les sujets qui utilisaient leur main dominante droite pour répondre (cf. Figure 41).

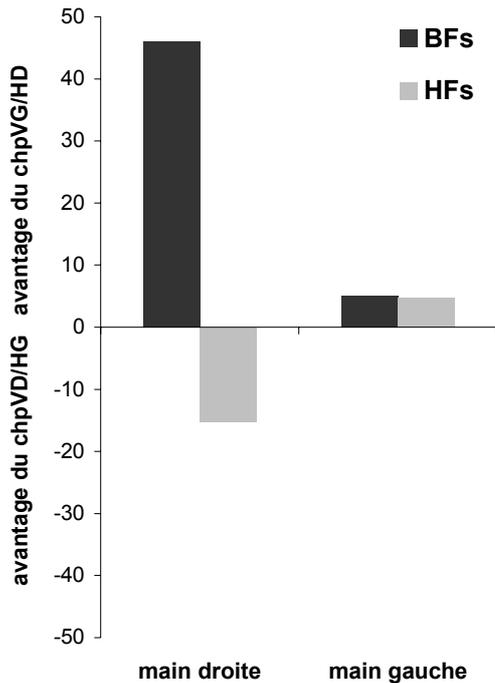


Figure 41 : Spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales. Avantage en ms d'un champ visuel/hémisphère sur l'autre en fonction des fréquences spatiales (BFs vs. HFes) et de la main de réponse des sujets (main droite vs. main gauche). Ces temps ont été obtenus par la soustraction des TRm pour reconnaître une scène cible présente dans le chpVG/HD aux TRm lorsque la scène cible était présentée dans le chpVD/HG. En conséquence, les temps positifs correspondent à un avantage du traitement d'une gamme spécifique de fréquences spatiales dans chpVG/HD et les temps négatifs à un avantage dans le chpVD/HG.

– Précédence fréquentielle en fonction du champ visuel de présentation

Indépendamment de la main de réponse utilisée par les sujets, la scène cible en HFes (401 ms) était reconnue significativement plus rapidement qu'en BFes (429 ms) dans le chpVD/HG ($F(1,16) = 5,38$, $CMe = 1430,91$, $p < 0,05$). La vitesse de traitement des BFes et des HFes ne différait pas significativement dans le chpVG/HD ($F(1,16) < 1$).

– Main de réponse droite

Pour la condition "main de réponse droite", les HFes (373 ms) étaient traitées significativement plus rapidement que les BFes (412 ms) dans le chpVD/HG ($F(1,16) = 5,20$, $CMe = 1430,91$, $p < 0,05$). Dans le chpVG/HD, les BFes (366 ms) étaient traitées plus rapidement que les HFes (389 ms), mais cette différence n'était pas significative ($F(1,16) = 1,08$, $CMe = 2390,63$, $p = 0,32$).

– Main de réponse gauche

Pour la condition "main de réponse gauche", la vitesse de traitement des BFes ne différait pas significativement de celle des HFes, quel que soit le champ visuel de présentation (chpVG/HD : $F(1,16) < 1$, $CMe = 2390,6$, $p = 0,46$; chpVD/HG : $F(1,16) = 1$, $CMe = 1430,9$, $p = 0,33$).

Les sujets qui répondaient avec leur main dominante droite présentaient une précedence fréquentielle asymétrique (i.e. une précedence des BFs dans le chpVG/HD et une précedence des HFes dans le chpVD/HG) non observée chez les sujets répondant avec leur main non-dominante gauche (cf. Figure 40).

III. DISCUSSION

Les deux objectifs principaux de cette expérience comportementale étaient d'étudier la SHFs et la précedence fréquentielle susceptibles de survenir lors de la reconnaissance de scènes naturelles. Tout d'abord, lorsque le spectre entier des fréquences spatiales était présent dans les scènes naturelles (scènes cibles non-filtrées), il n'y avait aucune supériorité hémisphérique dans la reconnaissance de la scène cible. Ce résultat suggère que les scènes naturelles sont traitées également par les deux hémisphères.

Par ailleurs, les résultats ont montré que les deux hémisphères différaient dans le traitement des fréquences spatiales lorsque les sujets utilisaient leur main dominante droite pour répondre. En accord avec les résultats de Sergent (1982b), nous avons observé une supériorité significative de l'hémisphère droit lors du traitement des BFs et une supériorité de l'hémisphère gauche pour le traitement des HFes. Ce dernier pattern d'asymétrie était, cependant, non significative sans doute en raison de problèmes méthodologiques telle que la présence de BFs résiduelles dans les scènes naturelles filtrées passe-haut.

Notre étude montre également des effets de 'précedence' similaires à ceux rapportés avec des formes hiérarchiques latéralisées (Sergent, 1982b), lorsque les sujets utilisaient leur main dominante. Nous avons observé une précedence du traitement des BFs lorsque les scènes étaient présentées dans le chpVG/HD et une précedence des HFes lorsqu'elles étaient présentées dans le chpVD/HG. Ces résultats peuvent être interprétés dans le cadre théorique des voies magno- et parvocellulaire. En effet, nous avons vu, dans le Chapitre 2, que l'influence des caractéristiques perceptives visuelles sur les asymétries fonctionnelles cérébrales, ainsi que la précedence asymétrique du traitement de l'information globale vs. locale en fonction du champ visuel de présentation (Sergent, 1982b), peuvent être interprétés en terme de sensibilité différentielle des hémisphères aux caractéristiques fonctionnelles des voies magno- et parvocellulaire. Dans notre étude, la, précedence des

BFs dans l'hémisphère droit et la prééminence des HFs dans l'hémisphère gauche confortent l'hypothèse que l'hémisphère droit est plus sensible aux propriétés de la voie magnocellulaire (i.e. aux réponses de type passe-bas en fréquence spatiale) et que l'hémisphère gauche est, au contraire, plus sensible aux propriétés de la voie parvocellulaire (i.e. aux réponses de type passe-haut en fréquence spatiale).

La prééminence des HFs dans le chpVC n'infirme ni les hypothèses de Sergent (1982b), ni la logique d'analyse CtF. Sergent (1982b) a proposé que les stimuli présentés en vision centrale sont également présentés à la fovéa qui transmet essentiellement des informations en HFs. Ainsi, en accord avec nos résultats, la présentation centrale aurait induit un avantage du traitement des HFs contenues dans les scènes naturelles. De plus, selon la logique CtF et les résultats obtenus par Schyns & Oliva (1994), lorsque la présentation de scènes naturelles en vision centrale est assez longue (environ 150 ms), la catégorisation des scènes naturelles est préférentiellement réalisée sur la base de l'information en HFs. Le temps de présentation utilisé dans notre étude (100 ms) pourrait ainsi rendre compte d'une meilleure reconnaissance des scènes cibles en HFs en vision centrale.

Enfin, les sujets qui répondaient avec leur main non-dominante gauche ne présentaient ni de SHFs, ni de prééminence fréquentielle asymétrique. Nous pensons que l'utilisation de la main non-dominante entraînerait une double tâche pour le sujet. En effet, les sujets n'ont pas l'habitude d'utiliser la main gauche pour effectuer une tâche motrice rapide. A la tâche de reconnaissance se surajouterait alors une tâche motrice contraignante. Les temps de réponse enregistrés dans la condition main de réponse gauche résulteraient de cette double tâche et seraient, par conséquent, difficilement exploitables.

En conclusion, cette étude fournit une preuve empirique d'une SHFs au cours d'une tâche de reconnaissance de scènes naturelles qui manipule explicitement les fréquences spatiales et qui, contrairement aux tâches utilisant des formes hiérarchiques, peut être réalisée quelle que soit la bande de fréquence spatiale disponible. En outre, la prééminence fréquentielle asymétrique suggère une sensibilité différentielle des hémisphères aux caractéristiques fonctionnelles des voies magno- et parvocellulaire. Dans le but d'obtenir des informations anatomiques corroborant une SHFs, une étude en IRMf événementielle a été réalisée.

Chapitre 5 : ETUDE EN IRM FONCTIONNELLE

Nous avons utilisé la technique d'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) afin de localiser les substrats anatomiques spécifiquement impliqués dans le traitement des fréquences spatiales et dans la spécialisation hémisphérique de ce traitement. Deux problématiques principales ont guidé nos travaux :

- (1) La première, plutôt théorique, a trait aux hypothèses contradictoires concernant le niveau hiérarchique des aires corticales impliquées dans la SHFs (aires striées et extra-striées *vs.* aires de la région temporo-pariétale) et à la nature des traitements réalisés (traitement perceptif *vs.* sélection attentionnelle des fréquences spatiales) (cf. Chapitre 2). Par exemple, la spécialisation hémisphérique fonctionnelle des aires striées et extra-striées mise en évidence par Fink et al. (1996) n'a pas été rapportée dans l'étude de Heinze et al. (1998). Notre étude IRMf visait, ainsi, à spécifier à quel niveau de la hiérarchie du traitement visuel les aires corticales se spécialisent dans le traitement des fréquences spatiales
- (2) La deuxième problématique, plutôt méthodologique, ressort du fait que la majorité des études de neuro-imagerie, qui ont rapporté une spécialisation hémisphérique du traitement global *vs.* local, n'ont jamais comparé directement les deux hémisphères sur chaque niveau hiérarchique (cf. Chapitre 2). Elles se sont limitées à comparer les activations lors du traitement d'une échelle spatiale particulière à celles obtenues lors du traitement d'une échelle spatiale différente et à en déduire une spécialisation hémisphérique en fonction de l'hémisphère activé. Cependant, la spécialisation hémisphérique se caractérise par la supériorité d'un hémisphère sur l'autre pour un traitement particulier. C'est pourquoi, dans notre étude en IRMf nous avons comparé directement les deux hémisphères sur chaque échelle spatiale de traitement.

Afin de donner les outils nécessaires à la compréhension de la technique d'IRMf, la première partie de ce chapitre aborde les principes physiques, neurophysiologiques et méthodologiques spécifiques à l'IRMf. Notre étude IRMf sur la SHFs est présentée dans la seconde partie de ce chapitre.

I. L'IMAGERIE PAR RESONANCE MAGNETIQUE FONCTIONNELLE

A la fin du XVIII^e siècle, Franz Gall affirmait que des facultés mentales différentes pouvaient être localisées dans des régions cérébrales différentes (Springer & Deutsch, 2000). Depuis, l'un des objectifs principaux des neurosciences a été de localiser précisément les régions cérébrales impliquées dans l'exécution de fonctions cognitives telles que la perception, la mémoire, le langage ou le raisonnement. Le développement des techniques d'imagerie fonctionnelle de l'activité cérébrale a permis de répondre à cette attente. Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 2, les techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle sont de deux types : les techniques d'imagerie électrophysiologique (l'EEG, la MEG et les PE) et les techniques d'imagerie métabolique et hémodynamique (l'IRMf et, son précurseur, la TEP). Ces dernières, caractérisées par une haute résolution spatiale, permettent de localiser plus précisément l'activité cérébrale en relation avec une tâche cognitive. Ce sont donc les techniques les plus appropriées aux objectifs de notre étude neurocognitive.

Si la TEP a été la technique princeps des années 80, elle a été peu à peu remplacée par l'IRM (qui d'"anatomique" est devenue "anatomo-fonctionnelle") pour les raisons suivantes. Au contraire de la TEP qui nécessite l'injection à plusieurs reprises d'un traceur radioactif, l'IRMf est une technique non-invasive. D'autre part, elle présente de nombreux avantages. Les images obtenues en IRMf présentent une bonne résolution spatiale ($4 \times 4 \times 4 \text{ mm}^3$) et temporelle (environ 3 secondes pour une mesure complète de l'encéphale). La superposition entre les images fonctionnelles et les images anatomiques est aisée à l'inverse de la TEP qui nécessite la superposition des images fonctionnelles sur des images anatomiques acquises par IRM. De plus, l'IRMf offre la possibilité d'obtenir des réponses fonctionnelles statistiquement significatives, non seulement sur la base d'une analyse de

groupe, mais également par une analyse individuelle. Enfin, c'est une technique largement rependue (on la trouve dans tous les hôpitaux du fait de son usage en clinique) et peu coûteuse en fonctionnement, au contraire de la TEP qui requiert un cyclotron produisant l'isotope radioactif. Notons, cependant, que la technique de l'IRMf utilise de nombreuses inférences sur le plan méthodologique et que sur le plan épistémologique, elle pose le problème de la relation entre l'activité neuronale et le comportement (Rainer, Augath, Trinath, & Logothetis, 2001; Sekuler & Bennet, 2002).

L'IRMf associe l'utilisation du phénomène physique de Résonance Magnétique Nucléaire (RMN) à l'exploitation des variations locales de certains paramètres cérébro-vasculaires induites par une activité neuronale.

1. Principe physique de l'IRMf : la Résonance Magnétique Nucléaire (RMN)

La RMN (pour une introduction aux bases physiques de la RMN voir Houdé, Mazoyer, & Tzourio-Mazoyer, 2002) exploite les propriétés magnétiques que possèdent certains noyaux atomiques. Les noyaux atomiques d'intérêt en RMN (e.g., noyau d'hydrogène) possèdent un moment magnétique non nul qui est co-linéaire avec un moment angulaire. L'ensemble s'appelle spin nucléaire. Lorsqu'un système de spins est mis dans un champ magnétique statique B_0 , les spins précessent autour de la direction de ce champ suivant une fréquence de précession déterminée par le type du noyau atomique et l'intensité du champ magnétique. La fréquence de précession est appelée "fréquence de résonance" ou "fréquence de Larmor".

Le recueil du signal RMN passe par trois étapes (Figure 42) : (1) évolution d'un système de spins vers un état plus ou moins proche de l'équilibre thermique, (2) perturbation de cet état à l'aide d'un champ de radiofréquence, (3) détection du signal RMN.

1.1. Equilibre thermique d'un système de spins

La première étape consiste à introduire un système de spins dans un champ magnétique statique B_0 et à acquérir un état d'équilibre thermique (cf. Figure 42 - Etape 1). Dans cet état, la somme des spins individuels génère une aimantation longitudinale ou

moment macroscopique non nul M_0 , aligné le long du champ de polarisation B_0 . De plus, les phases liées à la précession des spins autour de ce champ vont se répartir de manière homogène. Cette absence de cohérence de phase dans les précessions individuelles fait qu'il n'y a pas d'aimantation transversale à l'état d'équilibre thermique.

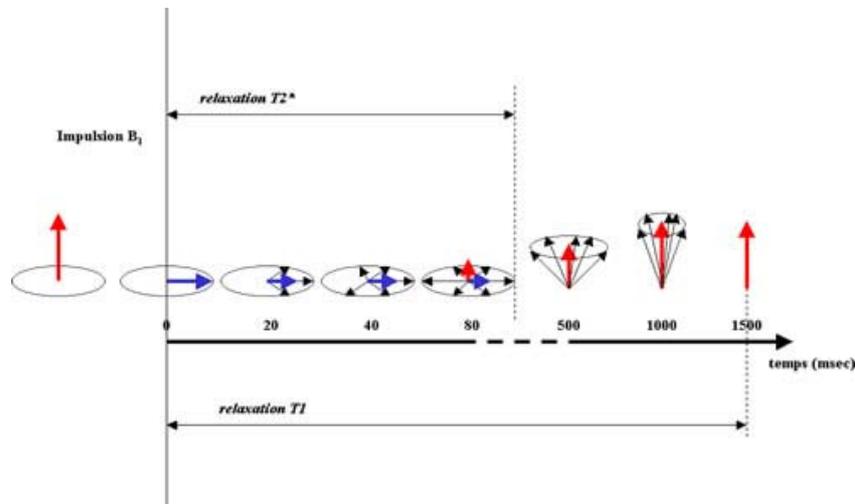


Figure 42 : Recueil du signal RMN. Etape 1 - Equilibre thermique suivant l'introduction d'un système de spins dans un champ magnétique statique B_0 . La flèche rouge indique l'aimantation longitudinale du système. Etape 2 - Perturbation de l'équilibre thermique par une impulsion de radiofréquence B_1 (de 90° dans l'exemple) appliqué au champ magnétique statique B_0 . La flèche bleue indique l'aimantation transversale du système. La disparition de la flèche rouge indique une aimantation longitudinale nulle. Etape 3 – Retour à l'équilibre thermique par arrêt du champ B_1 . Cette étape se caractérise par des relaxations transversale (disparition de la flèche bleue par déphasage des spins individuels représentés par les flèches noires) et longitudinale (réapparition de la flèche rouge par aimantation longitudinale des spins individuels) du système de spins. Notons que la vitesse de relaxation transversale est plus grande, ou à la limite égale à celle de la relaxation longitudinale (Figure tirée de Houdé et al., 2002).

1.2. Perturbation de l'état d'équilibre thermique

Dans un deuxième temps, l'état d'équilibre thermique est perturbé (cf. Figure 42 – Etape 2). Cette perturbation consiste à "exciter", durant un temps limité, les spins *via* un champ de radiofréquence B_1 tournant à une fréquence proche de la fréquence du système de spins étudié, d'où le nom de la "résonance" magnétique. Souvent, le champ de radiofréquence est appliqué pendant le temps qu'il faut pour basculer l'aimantation longitudinale dans le plan transversal, créant ainsi la composante transversale $M_{x,y}$. Cette aimantation transversale précesse alors à son tour autour du champ magnétique statique B_0 à la fréquence de résonance.

1.3. Retour à l'état d'équilibre thermique : les relaxations longitudinale et transversale

A la suite de cette perturbation, le système de spins retourne vers un état d'équilibre thermique (cf. Figure 42 – Etape 3). La troisième phase d'une expérience RMN s'organise autour de l'acquisition du signal observé au cours du retour de l'aimantation transversale vers son état d'équilibre.

Le retour à l'équilibre de l'aimantation longitudinale (alignement de M_0 sur B_0), appelé "relaxation longitudinale", s'effectue généralement de manière mono-exponentielle. La constante de temps associée est appelée T_1 . La relaxation longitudinale est caractérisée par un échange d'énergie entre le système de spins et son environnement, ou "réseau", d'où son autre appellation "relaxation spin-réseau".

Le retour à l'équilibre de l'aimantation transversale, désigné par "relaxation transversale", correspond à la diminution, souvent de façon mono-exponentielle, de l'amplitude de la composante $M_{x,y}$ vers sa valeur d'équilibre (zéro). La constante de temps associée est appelée T_2 . Cette évolution n'implique aucun échange énergétique avec le "réseau", mais concerne une perte de cohérence dans la précession des spins. On parle également d'une "relaxation spin-spin". A l'origine de la relaxation transversale, on observe principalement deux phénomènes. Le premier concerne un déphasage des aimantations transversales lié à l'interaction des spins avec les noyaux environnants. Le second concerne les inhomogénéités du champ statique B_0 .

En effet, le champ magnétique B_0 n'est jamais parfaitement homogène. D'une part, les champs magnétiques générés par les aimants ne sont pas idéaux et présentent donc une certaine inhomogénéité sur le volume étudié. D'autre part, des différences de susceptibilité magnétique au sein du volume mesuré induisent également des variations locales du champ magnétique. La vitesse de précession des spins en un point étant proportionnelle à la valeur du champ en ce point, cette hétérogénéité du champ magnétique statique B_0 induit des écarts de fréquence de résonance entre spins positionnés différemment dans l'espace. Ceci aboutit à un déphasage plus rapide du système de spins et par conséquent, à un accroissement de la vitesse de "relaxation transversale". On décrit alors cette relaxation transversale par un temps caractéristique T_2^* (malgré que, très souvent, la relaxation ne se passe pas de façon mono-exponentielle).

L'exploitation des inhomogénéités locales est fondamentale à la technique de l'IRMf. En effet, cette technique mesure indirectement l'activité neuronale en exploitant les modifications fonctionnelles de la susceptibilité magnétique du sang. Il convient à présent de préciser les bases neurophysiologiques du signal RMN recueilli en IRMf.

2. Principe neurophysiologique de l'IRMf : l'effet BOLD

Au contraire des techniques d'imagerie électrophysiologique, la TEP et l'IRMf ne détectent pas directement l'activité cérébrale, mais exploitent l'existence d'un couplage entre l'activité neuronale et les variations de certains paramètres cérébrovasculaires (Roy & Sherrington, 1890). En effet, l'augmentation de l'activité neuronale s'accompagne localement d'une augmentation du volume sanguin cérébral, du débit sanguin cérébral et de l'oxygénation sanguine. En imagerie fonctionnelle par TEP, on mesure directement l'augmentation fonctionnelle du débit sanguin régional. En IRMf, on exploite généralement les modifications fonctionnelles dans les propriétés magnétiques du sang, au niveau des capillaires et du réseau veineux des neurones activés. Deux éléments majeurs de la réponse cérébro-vasculaire (ou réponse hémodynamique) sont responsables de ces variations fonctionnelles.

(1) Le transporteur d'oxygène dans le sang - l'hémoglobine - possède des propriétés magnétiques différentes selon que l'oxygène est transporté ou non. Les paramètres hémodynamiques sont les suivants. L'oxyhémoglobine (HbO_2) correspond à la fixation de l'oxygène par l'hémoglobine. Cette union est diamagnétique, comme l'ensemble des tissus biologiques, c'est à dire qu'elle ne perturbe pas le champ magnétique externe appliqué à ces tissus. L'hémoglobine dé-oxygénée donne la désoxyhémoglobine (Hb). Cette molécule est paramagnétique. Elle est donc perturbatrice du champ magnétique extérieur appliqué aux tissus.

La désoxyhémoglobine dans le sang induit une différence locale de susceptibilité magnétique entre les espaces intravasculaire et extravasculaire. Plus sa concentration sera élevée, plus la différence de susceptibilité magnétique sera importante. Cette différence de susceptibilité magnétique induit un champ magnétique perturbateur ΔB_0 autour des vaisseaux qui se superpose au champ magnétique statique (cf. Figure 43). Ce champ

perturbateur a comme effet de raccourcir les temps de relaxation transversale T2 et T2* des protons des molécules d'eau dans l'espace extravasculaire.

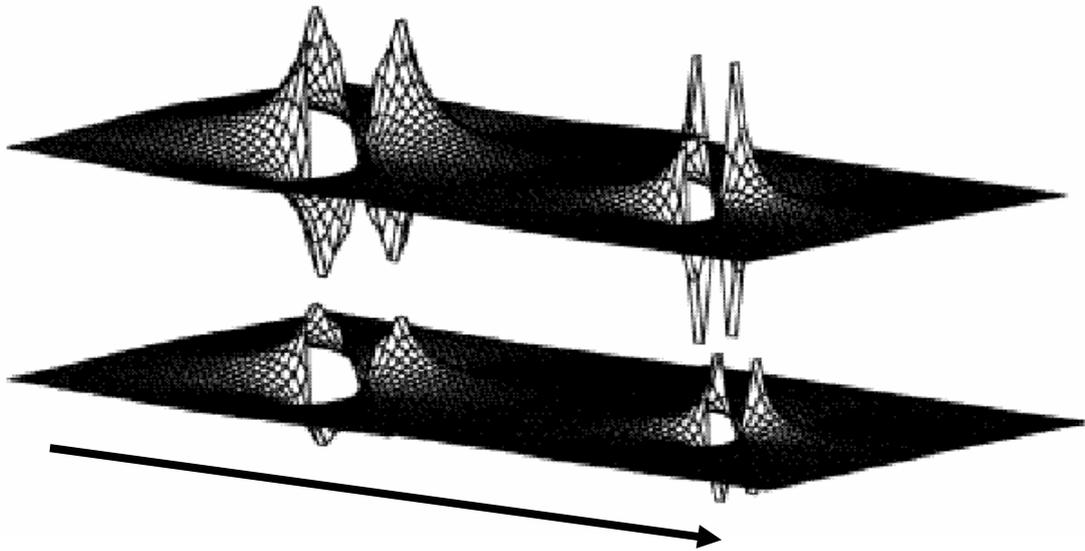


Figure 43 : Intensité de la perturbation du champ magnétique statique induite autour de deux vaisseaux par des différences de susceptibilité magnétique entre les espaces intra- et extravasculaires. Les deux vaisseaux sont orientés verticalement, mais ne sont pas explicités sur ce schéma. La direction du champ magnétique statique (la flèche) est perpendiculaire à l'orientation des deux vaisseaux. La figure du haut représente la condition basale et la figure du bas, la condition d'activation (Figure adaptée de Warnking, Dojat, & Segebarth, 2003).

(2) Le deuxième élément est le "déséquilibre" existant lors d'une activation neuronale entre l'augmentation locale du débit sanguin et la consommation en oxygène. L'augmentation relative du débit sanguin (de l'ordre de quelques dizaines de pourcents) est nettement supérieure à l'augmentation de la consommation en oxygène par les populations neuronales activées. En aval des populations neuronales activées, ce déséquilibre entre ces deux paramètres physiologiques se manifeste par une augmentation de la concentration en oxyhémoglobine, au détriment de la concentration en désoxyhémoglobine.

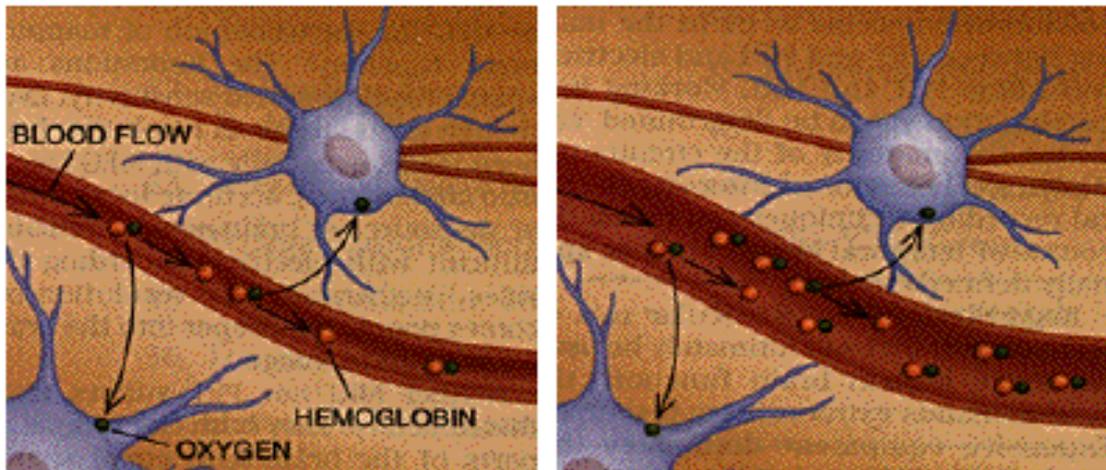


Figure 44 : Couplage entre activité neuronale et paramètres cérébro-vasculaires. Quand des neurones passent d'un état de repos (image de gauche) à un état d'activation (image de droite), le débit sanguin augmente localement, tandis que la consommation en oxygène des neurones augmente plus faiblement. En IRMf, on mesure donc l'augmentation de l'oxygénation sanguine qui résulte de l'activation neuronale (effet BOLD). La diminution relative de la concentration en désoxyhémoglobine induit une diminution de la différence de susceptibilité magnétique entre les espaces intravasculaire et extravasculaire par rapport à l'état de repos, diminution qui entraîne une augmentation de l'intensité du signal RMN (Figure adaptée de Raichle, 1994).

Lors de l'activation d'une population de neurones, le volume sanguin cérébral et le débit sanguin cérébral vers ces neurones augmentent localement tandis que leur consommation en oxygène augmente plus faiblement que le débit sanguin. Ce déséquilibre induit une diminution locale de la concentration en désoxyhémoglobine. Cette dernière suscite une diminution de la différence de susceptibilité magnétique entre les espaces intravasculaire et extravasculaire et par conséquent, une diminution de l'intensité champ magnétique perturbateur ΔB_0 par rapport à l'état de repos. Cette diminution prolonge le temps de relaxation transversale $T2^*$ et entraîne, par conséquent, une augmentation de l'intensité du signal RMN mesuré (réponse RMN positive). La Figure 44 schématise les modifications cérébro-vasculaires entre le repos et l'activation cérébrale. L'effet des variations des propriétés magnétiques du sang, en relation avec les variations des paramètres cérébro-vasculaires, a été baptisé effet BOLD (Blood Oxygen Level Dependent, Ogawa et al., 1993).

3. Principes méthodologiques de l'IRMf

3.1. Les séquences d'acquisition en IRMf

Pour exploiter l'effet BOLD, les séquences²¹ IRMf doivent être sensibles aux inhomogénéités du champ magnétique statique B_0 induites par l'effet BOLD. Ainsi, les séquences d'acquisition pondérées en $T2^*$, très sensibles à ces hétérogénéités, sont alors optimales : les séquences d'acquisition en écho de gradient²². L'acquisition des images en IRMf par une séquence en écho de gradient peut être "rapide" (acquisition d'une coupe en environ 5 secondes – séquence de type FLASH) ou "ultra-rapide" (acquisition d'une coupe en environ 100 ms – séquence d'acquisition de type Echo Planar Imaging, EPI).

3.2. Les protocoles expérimentaux en IRMf

Le protocole expérimental en IRMf conventionnelle est calqué sur celui de la TEP. Le type de paradigme classiquement utilisé est donc le paradigme de type "block" (cf. Figure 45 pour un exemple). Il est basé sur l'alternance de plusieurs "époques", typiquement une époque de "contrôle" et une époque de "tâche". Avec ce type de paradigme, on mesure une différence entre la réponse hémodynamique aux stimuli présentés et aux tâches effectuées pendant l'époque de "tâche" et la réponse hémodynamique aux stimuli présentés et aux tâches effectuées pendant l'époque de "contrôle".

Pendant, l'IRMf conventionnelle comporte certaines limites. Ce paradigme de type "block" nécessite que les sujets travaillent sur des processus longs et répétitifs qui requièrent une attention soutenue et aboutissent souvent à un phénomène d'habituation et, parfois, à une somnolence du sujet. De plus, il limite considérablement l'analyse de

²¹ Le terme séquence fait référence à l'ensemble des impulsions radiofréquence et formes d'onde des gradients linéaires du champ magnétique appliqués pour mesurer le volume d'intérêt considéré.

²² L'écho de gradient consiste à forcer le système de spins à se déphaser plus vite que prévu pendant un certain temps t' après l'arrêt du champ de radiofréquence B_1 . Pour cela, la vitesse de précession des spins est modifiée par application d'un gradient de temps au champ magnétique statique B_0 . Certains spins se trouvent accélérés, tandis que d'autres sont freinés. Au temps t' , on inverse le gradient durant un temps identique t' inversant alors la vitesse relative de précession des spins et provoquant ainsi le rephasage du système de spins. Il s'ensuit que la composante $M_{x,y}$ génère un écho du signal au bout du temps $2t'$ qu'on appelle également le temps d'écho (T_e). Cette technique ne s'affranchissant pas des inhomogénéités du champ magnétique statique B_0 , elle est la technique à utiliser pour exploiter l'effet BOLD.

l'ensemble des phénomènes dynamiques, et par conséquent, restreint l'exploration la plus naturelle du cerveau. L'IRMf événementielle (IRMf-Ev) a alors été élaborée en réponse à une investigation plus poussée et naturelle des phénomènes dynamiques générés lors d'une activation neuronale.

3.3. L'IRMf événementielle (IRMf-Ev)

L'IRMf-Ev consiste, par opposition à l'IRMf conventionnelle, à observer les réponses hémodynamiques intervenant quelques secondes après des événements neuraux relativement brefs, espacés dans le temps. Cette technique permet donc de mettre en oeuvre des protocoles d'un type proche de ceux utilisés en PE. Elle autorise alors le choix d'un protocole expérimental approprié aux objectifs théoriques et ainsi l'exploration de différents types de comportements (pour une revue sur l'IRMf-Ev, voir Rosen, Buckner, & Dale, 1998).

La réponse hémodynamique est enregistrée à chaque événement d'intérêt. Cependant, cette réponse est lente (après un temps de latence de 0-3 secondes, la réponse hémodynamique atteint sa valeur maximale au bout de 5-9 secondes puis revient à sa position initiale d'équilibre après 10-15 secondes). Il est donc difficile de s'intéresser à des aspects temporeux "dynamiques" de l'activité cérébrale.

Deux types de paradigmes sont utilisés en IRMf-Ev (cf. Figure 45 pour des exemples), les paradigmes à intervalles inter-stimuli (IIS) constant appelé "paradigmes périodiques" et les paradigmes à IIS variables appelés paradigmes "pseudo-aléatoires". Les premiers consistent à éviter la superposition des réponses hémodynamiques aux événements successifs en espaçant les événements par des intervalles de temps constants. En raison de la durée de la réponse hémodynamique, l'IIS optimal serait alors de l'ordre d'une quinzaine de secondes. Cet IIS, relativement long, limite le nombre de stimuli qui peuvent être présentés par unité de temps et suscite une habituation et une somnolence des sujets. La puissance statistique des résultats, par unité de temps, est également assez faible. Au contraire, le second type de paradigme consiste à espacer les événements successifs par des intervalles de temps en moyenne plus courts, et à appliquer des méthodes principalement linéaires pour traiter le recouvrement des réponses aux événements successifs. Ainsi, il est possible d'augmenter le nombre de stimuli par unité de temps et d'éviter habituation et somnolence. La puissance statistique des résultats s'en trouve, par

ailleurs, améliorée. C'est pourquoi, dans notre étude IRMf, nous avons opté pour un tel paradigme. Voyons plus en détail la procédure de notre étude IRMf.

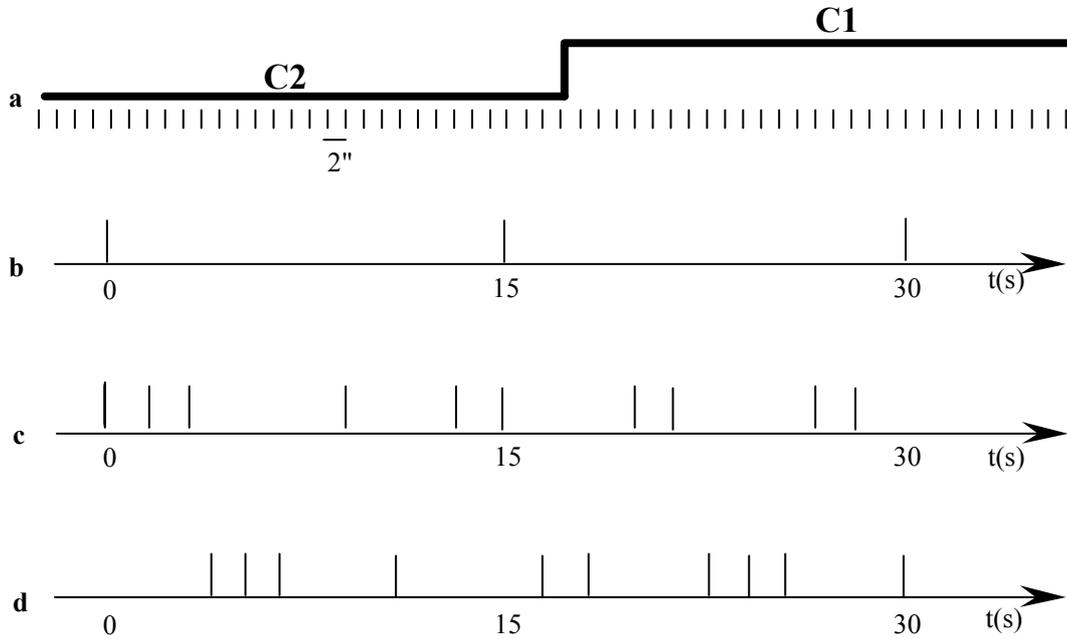


Figure 45 : Paradigme de type "block" vs. paradigme de type événementiel. Les traits verticaux indiquent les événements successifs. Pour les paradigmes de type "block" (exemple a), les événements successifs ont lieu à intervalles inter-événements constants et courts (2 secondes dans cet exemple), au sein de conditions différentes (C1 et C2). Pour les paradigmes de type événementiel (exemples b à d), les événements sont espacés soit par des intervalles longs et constants (15 secondes dans l'exemple 2), soit par des intervalles de durée variable et en moyenne courts (3 secondes dans les exemples c et d). Les paradigmes événementiels peuvent contenir des événements d'un seul type (c et d) ou de différents types (comme lorsqu'on entrelace les paradigmes c et d) (Figure tirée de Warnking et al., 2003).

II. ETUDE EN IRMf

Le but de cette étude était d'évaluer, à l'aide de l'IRMf, les substrats anatomiques impliqués dans le traitement des fréquences spatiales chez des sujets sains, et de voir sur lesquels de ces substrats se différenciaient les hémisphères. Cette étude a été réalisée à l'Unité d'IRM au CHU de Grenoble en collaboration étroite avec Monica Baciú.

1. Méthode expérimentale

1.1. Participants

16 volontaires sains, de sexe masculin, droitiers et de langue maternelle française ont été inclus dans le protocole. Tous ont répondu aux critères d'éligibilité (cf. Annexe 2).

1.2. Stimuli et procédure

Un paradigme pseudo-aléatoire de type événementiel avec 6 types de stimuli a été utilisé. Ces stimuli correspondaient à ceux précédemment utilisés dans notre étude comportementale princeps (scènes "autoroute" et "ville", non filtrées, et filtrées en BF et en HF). Chaque stimulus était présenté 24 fois. Leur présentation, d'une durée de 100 ms, était limitée au centre du champ visuel et leur taille angulaire était de 4° d'angle visuel. Trente-quatre événements "blancs" ('null events') étaient également inclus. Ces derniers se composaient d'un écran blanc et d'une croix de fixation au centre de l'écran. Cette même croix de fixation était présentée entre chaque stimulus. L'ensemble des stimuli était généré à l'aide du logiciel Psyscope V.1.1 (Carnegie Mellon Department of Psychology) sur un ordinateur Macintosh (Power Macintosh 9600). Ils étaient transmis dans l'aimant par l'intermédiaire d'un vidéo-projecteur (Eiki LC 6000), d'un écran de projection translucide situé derrière l'aimant et d'un miroir centré devant les yeux du sujet, allongé dans l'aimant. L'ordre de présentation des stimuli a été optimisé (paradigme pseudo-aléatoire). L'intervalle de temps moyen entre la présentation des stimuli de même type était de 14 secondes.

La tâche des sujets était identique à celle de notre étude comportementale princeps (Chapitre 4). Ils devaient reconnaître le plus rapidement et précisément possible une scène cible (la ville ou l'autoroute) par une réponse de type 'go/no-go'. Le temps de réponse (TR) en ms et l'exactitude de la réponse étaient enregistrés.

2. Recueil et traitement des données

2.1. Acquisition des données d'IRMf

Les examens IRMf ont été effectués sur un imageur 1.5 teslas²³ (Philips NT). Après installation du sujet dans l'aimant, un scan de repérage anatomique de 25 coupes sagittales adjacentes de 3 mm d'épaisseur chacune était acquis afin d'identifier deux structures situées à la face interne des hémisphères : la commissure antérieure (CA) et la commissure postérieure (CP). Ce repérage avait pour but de pouvoir orienter ultérieurement le volume cérébral d'intérêt parallèlement au plan bi-commissural. Avant la présentation des stimuli, 10 mesures du volume ('dummies') étaient réalisées, afin que l'aimantation longitudinale ait atteint un état stationnaire au moment des acquisitions ultérieures. Les acquisitions fonctionnelles (images pondérées en T2*) étaient effectuées en multi-coupes (23 coupes axiales jointives de 6 mm d'épaisseur, parallèlement au plan CA-CP), en mode EPI ("Echo Planar Imaging"), permettant l'exploitation du contraste BOLD. Les principaux paramètres de cette séquence étaient les suivants : Tr = 2000 ms, Te = 45 ms, angle de basculement = 90°, champ de vision = 256x256 mm², matrice d'acquisition = 64x64, matrice de reconstruction = 128x128. L'examen s'achevait par l'acquisition d'un scan anatomique (images pondérées en T1) de 150 coupes adjacentes d'un mm d'épaisseur, orientées de façon identique aux coupes fonctionnelles, afin de pouvoir superposer les images fonctionnelles aux images anatomiques et de pouvoir identifier les régions d'intérêt par rapport à des atlas anatomiques de référence.

²³ Amplitude du champ magnétique statique B₀.

2.2. Traitement spatial et statistique des données IRMf

Le traitement des données IRMf a été réalisé par la méthode Statistical Parametric Mapping (SPM, Wellcome Department of Cognitive Neurology, Londres, R.U. – Friston et al., 1995; Friston, Jezzard, & Turner, 1994). Notre analyse des données a été effectuée par le logiciel SPM 99 (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/spm99.html>) sous MatLab 6.0.

Le traitement spatial SPM d'un examen fonctionnel comprenait les étapes suivantes : la première étape consistait à corriger le décalage d'acquisition entre les coupes d'un volume en les "ramenant", par interpolation temporelle, à un instant d'acquisition commun (i.e. à l'instant d'acquisition d'une des coupes du volume, qualifiée de coupe de référence). La série de volumes fonctionnels a été par la suite réalignée sur le premier volume acquis, afin de corriger les artefacts dus aux mouvements de la tête du sujet. Après ce recalage, le volume anatomique a été normalisé à l'aide d'une opération non-linéaire afin qu'il puisse se confondre avec un volume de référence ('template') issu du MNI (Montreal Neurologic Institute). Les paramètres de normalisation ont été, ensuite, appliqués aux volumes fonctionnels. Le traitement spatial s'achevait par un lissage spatial des volumes fonctionnels normalisés. Il consiste à appliquer un filtre Gaussien sur les images. Ce filtrage permet d'augmenter le rapport signal sur bruit et permet de s'affranchir, dans une certaine mesure, de la variabilité inter-individuelle lors des analyses de groupe. Les coordonnées MNI des foyers d'activation étaient finalement transformées dans l'espace stéréotaxique de Talairach (Talairach & Tournoux, 1988) afin de permettre l'identification des régions cérébrales activées en terme d'aires de Brodmann (BA).

Le traitement statistique SPM a été réalisé sur la base du modèle linéaire général (GLM, General Linear Model). Des analyses de groupe à effet aléatoire, basées sur un test *t* de Student ('one sample t test'), ont été réalisées afin de pouvoir généraliser les résultats à l'ensemble de la population d'étude. Le seuil de significativité des réponses au niveau des pixels individuels a été fixé à $p = 0,001$ (non corrigé).

Afin d'étudier l'effet du filtrage spatial (BFs vs. HF), les contrastes [BFs – HF] et [HF – BF] ont été testés sur chaque sujet, puis soumis à une analyse de groupe. Les hypothèses relatives à ces contrastes étaient basées sur les résultats obtenus dans notre étude comportementale princeps (cf. Chapitre 4). L'étude comportementale ayant mis en évidence une préférence fréquentielle des BFs dans le chpVG/HD et une préférence des HF dans le chpVD/HG, nous nous attendions à ce que le contraste [BFs – HF] montre

une activation dominante dans l'hémisphère droit et le contraste [HF_s – BF_s], une activation dominante dans l'hémisphère gauche.

2.3. Comparaison statistique inter-hémisphérique

Notre objectif principal était d'étudier la SHF_s, c'est-à-dire l'avantage hémisphérique spécifique à chaque composante fréquentielle (BF_s, HF_s et NF). Afin d'identifier l'activité spécifique à chaque hémisphère, il était nécessaire de comparer statistiquement les deux hémisphères. La méthode de comparaison inter-hémisphérique que nous avons utilisée a été inspirée des travaux de Ward & Frackowiak (2003). Elle consistait :

- i. à créer deux séries d'images fonctionnelles pour chaque sujet, l'une normalisée en convention neurologique (image 'endroit'), l'autre normalisée en convention radiologique afin d'obtenir des images 'miroir' par rapport au plan sagittal médian. Le template utilisée était symétrique, le template standard comportant des asymétries morphologiques gauche-droite susceptibles de biaiser les contrastes. Le template symétrique a été créé en moyennant le template standard et son image miroir par rapport au plan sagittal médian.
- ii. à contraster, pour chaque sujet, les séries d'images 'endroit' et 'miroir', afin d'obtenir des cartes fonctionnelles qui montrent des activations statistiquement significatives dans un hémisphère par rapport à l'autre. Les contrastes entre les images 'endroit' et les images 'miroir' ont été testés sur chaque composante fréquentielle (1) [BF_s endroit – BF_s miroir], (2) [HF_s endroit – HF_s miroir] et (3) [NF_s endroit – NF_s miroir]. Enfin, les contrastes obtenus ont été soumis à une analyse de groupe à effet aléatoire.

Nous nous attendions à ce que le contraste [BF_s endroit – BF_s miroir] montre une activation dominante dans l'HD et à ce que le contraste [HF_s endroit – HF_s miroir] révèle une activation dominante dans l'HG. Nous ne nous attendions à aucune activation hémisphérique différentielle pour le contraste [NF_s endroit – NF_s miroir]. Cette analyse statistique devait également nous permettre d'identifier le niveau cortical (niveau occipital, niveau temporo-pariétal ou les deux) de la SHF_s et les structures cérébrales spécifiquement impliquées.

3. Résultats

3.1. Résultats comportementaux

Les pourcentages d'erreurs moyens enregistrés pour chaque type de filtrage étaient très faibles (BFs : 0,69% ; HFs : 0,69% ; NF : 0,63%). Une ANOVA intégrant le facteur intra-sujet type de filtrage a été conduite sur les temps de réponses correctes moyens (TRm). Cette analyse n'a montré aucun effet de ce facteur (BFs : 449 ms ; HFs : 439 ms ; NF : 438 ms ; $F(2,30) = 1,98$, CMe = 336,93, $p = 0,16$). De plus, elle n'a révélé aucune préférence fréquentielle, le TRm des HFs ne différant pas significativement de celui des BFs ($F(1,15) = 2,21$, CMe = 410,34, $p = 0,16$).

3.2. Activations IRMf

a. Traitement des fréquences spatiales

Les activations spécifiques au traitement de chaque gamme de fréquences spatiales (BFs vs. HFs) ont été obtenues à partir des contrastes [BFs - HFs] et [HFs - BFs]. Le contraste [BFs - HFs] a mis en évidence une activation du cortex temporo-pariétal droit et du cortex temporal (cf. Tableau IV). Dans le cortex temporo-pariétal droit, un foyer d'activation a été observé au niveau du lobule pariétal inférieur (aire de Brodmann, BA 40). Au sein du cortex temporal, le profil d'activation était bilatéral et comprenait plusieurs foyers d'activations (cf. Figure 46) : activation du gyrus temporal postéro-supérieur bilatéral (BA 22), du gyrus temporal antéro-supérieur droit (BA 38), du gyrus temporal moyen droit (BA 21) et de la partie interne du cortex temporal droit (gyrus hippocampique et parahippocampique). Le nombre de voxels significativement activés dans le cortex temporal était plus important dans l'hémisphère droit (32 voxels) que dans l'hémisphère gauche (9 voxels), suggérant une prédominance de l'activation du cortex temporal dans l'hémisphère droit. Aucune activation significative n'a été observée pour le contraste [HFs - BFs].

Région	H	BA	k	Coordonnées Talairach			t
				x	y	z	
[BFs – HFs]							
Cortex temporo-pariétal							
Lobule pariétal inférieur [gyrus supramarginal]	D	40	4	40	-22	29	5,52
Cortex temporal							
gyrus temporal postéro-supérieur	G	22	4	-51	-38	13	5,45
gyrus temporal postéro-supérieur	D	22	8	59	-38	7	5,44
gyrus temporal antéro-supérieur [gyrus temporal moyen]	D	38	24	32	-4	-10	4,81
[gyrus hippocampique et parahippocampique]	-	21	-	36	3	-15	4,77
[gyrus hippocampique et parahippocampique]	-	-	-	28	-9	-20	4,36
[gyrus hippocampique et parahippocampique]	-	-	-	20	-16	-14	4,06
gyrus temporal postéro-supérieur	G	22	5	-48	-19	1	4,76
Striatum							
striatum	G	-	24	-16	4	11	5,15
		-	-	-28	-11	6	4,70
		-	-	-28	8	5	4,43

Tableau IV : Activations IRMf obtenues pour le contraste [BFs – HFs]. Le seuil de significativité, choisi individuellement pour chaque voxel, a été fixé à $p < 0,001$. Le contraste [HF – BF] ne présentait pas d'activation significative à ce seuil. x, y et z indiquent les coordonnées de Talairach respectivement selon les dimensions gauche-droite, rostro-caudale et ventro-dorsale. k est le nombre de voxels activés dans le cluster, t est le t-Student, H est l'hémisphère, G est l'hémisphère gauche, D est l'hémisphère droit et BA est l'aire de Brodmann de la région activée.

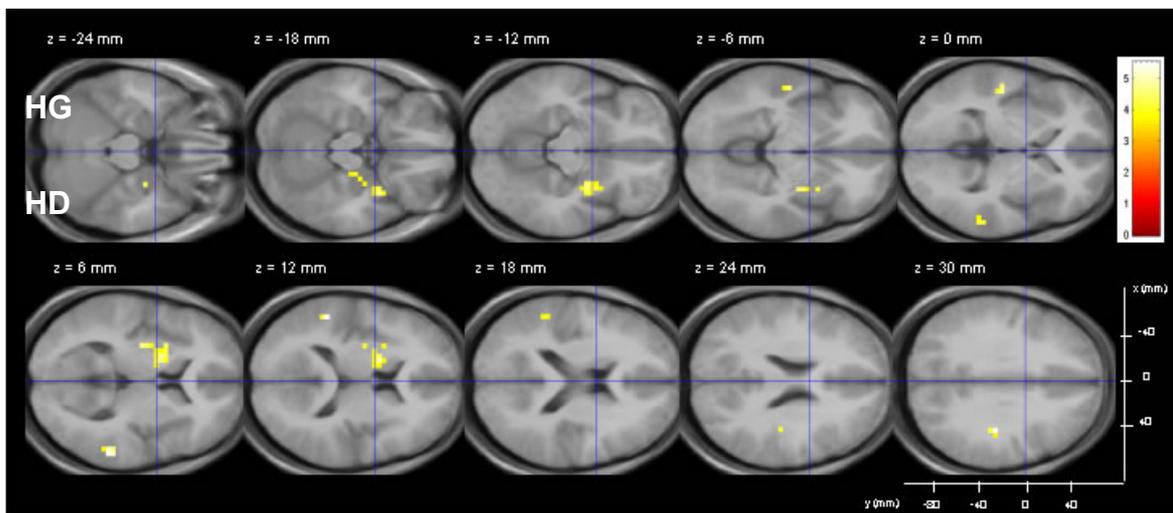


Figure 46 : Activations IRMf correspondant au traitement des BFs. Les coordonnées de Talairach (x, y, z) en mm sont reportées. Le code des couleurs représente le t-Student associé aux voxels activés. HD est l'hémisphère droit et HG l'hémisphère gauche. Seul le profil d'activation obtenu pour le contraste [BFs – HF] est représenté, le contraste [HF – BF] ne présentant pas d'activation significative au seuil d'activation des voxels $p < 0,001$. Les activations ont été principalement observées dans le lobule pariétal inférieur droit et dans le gyrus temporal supérieur avec une prédominance du nombre de voxels dans l'hémisphère droit.

b. Spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales

La comparaison inter-hémisphérique pour le traitement de scènes filtrées passe-bas, passe-haut et non filtrées a été réalisée à partir des contrastes [BFs endroit – BFs miroir], [HFs endroit – HFs miroir] et [NFs endroit – NFs miroir]. Les activations mises en évidence se situaient principalement dans les régions "motrices" et dans la région occipito-temporale (cf. Tableau V).

H	Région	BA	k	Coordonnées Talairach			t
				x	y	z	
[BFs endroit – BFs miroir]							
Régions "motrices"							
G	Aire motrice primaire	4	70	-40	-17	56	7,51
				-36	-20	62	7,30
				-20	-20	67	5,24
				-51	-21	40	4,90
				-51	-17	51	4,80
D	Gyrus cingulaire antérieur	24	13	4	5	27	6,61
D	Striatum	-	4	-28	8	0	6,05
D	Noyau caudé	-	6	32	-35	7	4,54
				36	-42	8	4,15
Régions occipito-temporales							
D	Jonction occipito-temporale moyenne	18/19/39	11	32	-65	14	4,60
	[gyrus occipital moyen]			28	-66	3	4,50
	[gyrus temporal moyen]			32	-77	15	3,96
[HFs endroit – HFs miroir]							
Régions "motrices"							
G	Aire motrice primaire	4	39	-40	-16	62	9,34
				-48	-17	40	4,73
				-51	-22	23	4,30
D/G	Gyrus cingulaire antérieur	24	18	0	9	27	5,99
				8	2	33	4,70
D	Cervelet		8	4	-39	2	4,75
Régions occipito-temporales							
G	Gyrus occipital moyen	18/19	4	-20	-81	15	4,97
[NFs endroit – NFs miroir]							
Régions "motrices"							
G	Aire motrice primaire	4	85	-40	-17	56	6,63
				-55	-13	45	6,11
				-28	-16	67	4,96
D/G	Gyrus cingulaire antérieur	24	15	0	9	27	4,94
				0	16	16	4,43

Tableau V : Activations IRMf obtenues pour les contrastes [BFs endroit – BFs miroir], [HFs endroit – HFs miroir] et [NFs endroit – NFs miroir]. Les conventions sont identiques à celles du Tableau IV.

L'activation du cortex moteur primaire gauche (BA 4) a été observée quel que soit le type de filtrage des scènes naturelles (cf. Figure 47). L'activité de diverses structures impliquées dans l'activité motrice a également été observée (gyrus cingulaire antérieur, striatum, noyau caudé et cervelet).

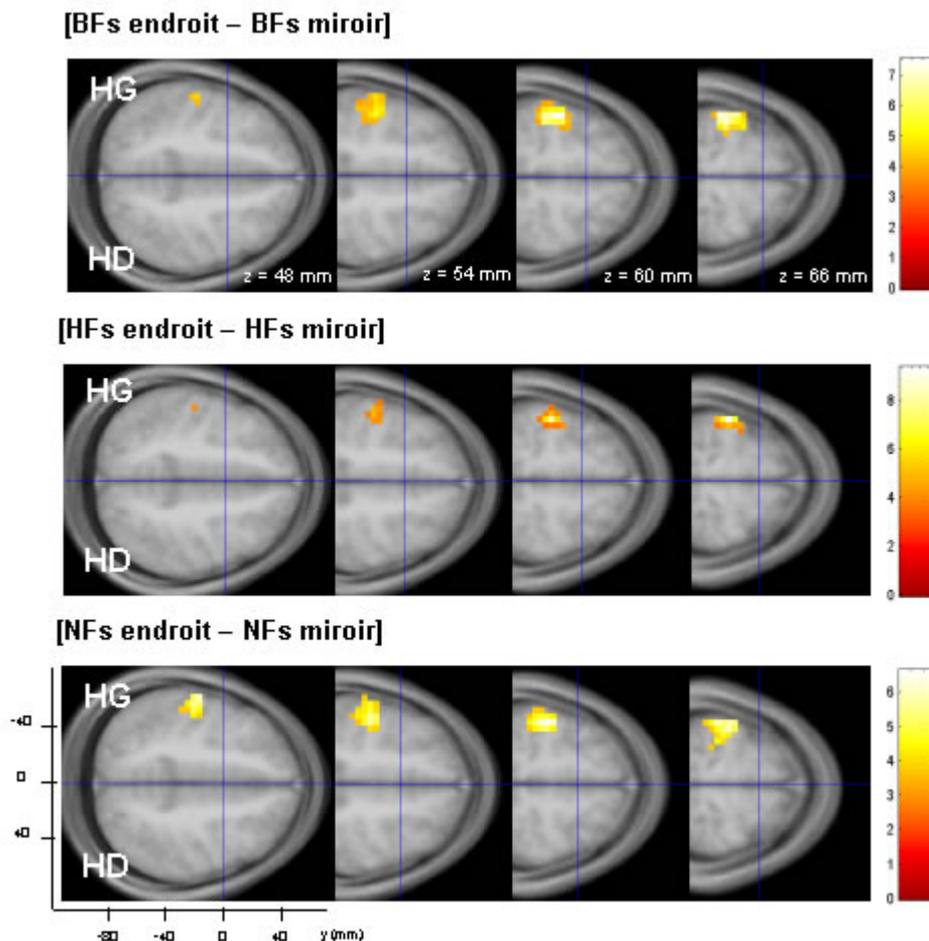


Figure 47 : Comparaison inter-hémisphérique dans le cortex moteur primaire. Les conventions sont identiques à celles de la Figure 46. L'activation du cortex moteur primaire était spécifique à l'HG. Cette activation a été observée quel que soit le type de filtrage des scènes et correspond à l'activité motrice des sujets qui utilisaient leur main dominante droite pour répondre.

Une SHFs a été mise en évidence au niveau de la jonction occipito-temporale (BA 18/19/39). Cette jonction était spécifiquement activée dans l'hémisphère droit pour le traitement des BFs (coordonnées de Talairach, $x, y, z = 32, -65, 14$) et dans l'hémisphère gauche pour le traitement des HFs ($x, y, z = -20, -81, 15$) (cf. Figure 48). Aucune activation significative de cette jonction n'a été observée pour le traitement des scènes non-filtrées.

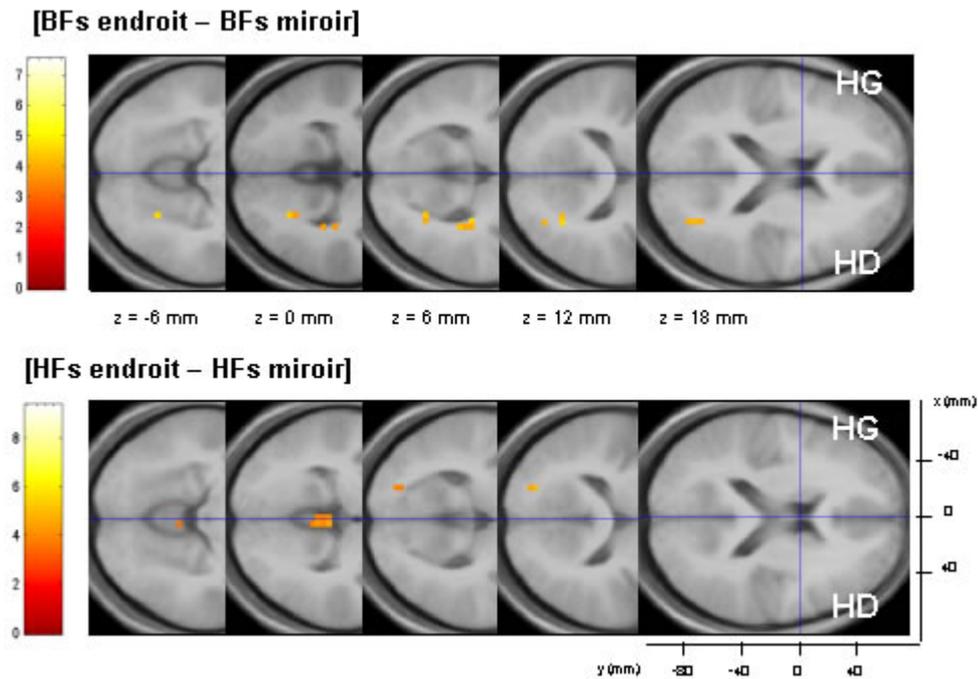


Figure 48 : Comparaison inter-hémisphérique dans le cortex occipito-temporal. Les conventions sont identiques à celle de la Figure 46. Les activations situées dans le cortex occipito-temporal différaient d'un hémisphère à l'autre en fonction du filtrage des scènes naturelles (BFs vs. HFs). Une activation de la région occipito-temporale droite a été observée pour le traitement des BFs et une activation d'une région de cette jonction gauche (gyrus occipital moyen gauche) a été observée pour le traitement des HFs. Aucune activation spécifique à un hémisphère, au niveau du cortex occipital, n'a été observée pour le traitement des scènes non-filtrées (NF).

4. Discussion

Cette étude en IRMf nous a permis de mettre en évidence les substrats corticaux de divers processus intervenant dans la reconnaissance de scènes naturelles filtrées.

4.1. Traitement des fréquences spatiales

Dans un premier temps, cette étude visait à comparer le traitement cortical des BFs à celui des HFs. L'analyse du contraste [BFs - HFs] a révélé l'activation (i) du cortex pariéto-temporal droit au niveau du lobule pariétal inférieur et (ii) du cortex temporal bilatéral, impliquant principalement le gyrus temporal supérieur bilatéral et les gyri hippocampique et parahippocampique droits. Ces activations sont conformes aux observations neuropsychologiques de Robertson et al. (1988) et aux données IRMf de Wilkinson et al. (2001). En accord avec ces travaux, l'activité du lobule pariétal inférieur

droit correspondrait alors à un processus d'attribution des ressources attentionnelles sur l'information en BFs et l'activité du cortex temporal serait spécifique à l'identification perceptive de cette information.

L'analyse du contraste [HF - BF] n'a révélé aucune activation significative, suggérant ainsi le rôle primordial que jouent les BFs (par rapport aux HF) dans la reconnaissance rapide des scènes naturelles. Cette hypothèse est d'autant plus justifiée que le cortex temporal était activé, majoritairement à droite, lors de la reconnaissance des scènes en BFs. Cette activation comprenait la région dorsale du cortex inférotemporal droit (BA 21), étape finale du traitement visuel par la voie corticale ventrale (Bullier, 1998). Cette voie de traitement est connue pour le rôle majeur qu'elle joue dans la reconnaissance des formes (Tanaka, 1993, 1996). Ainsi, l'information en BFs, rapidement véhiculée par la voie magnocellulaire, fournirait au cortex temporal une information grossière permettant une première reconnaissance visuelle. Ce processus de reconnaissance semble être spécifique à l'hémisphère droit. La dominance du traitement des BFs (par rapport aux HF) dans l'hémisphère droit est en accord avec la préférence des BFs dans le champ visuel gauche observée dans notre étude comportementale princeps et conforte l'hypothèse de la sensibilité de l'hémisphère droit aux propriétés fonctionnelles de la voie magnocellulaire.

Nos données ont également mis en évidence une activation des gyri hippocampique et parahippocampique droits lors de la reconnaissance des scènes en BFs. L'étude IRMf de Fize et al. (2000, cf. Chapitre 1 – II.2.1. Arguments en faveur d'une reconnaissance visuelle rapide), ainsi que de nombreuses études que nous allons succinctement présenter dans la partie qui suit, suggèrent que cette structure interne du lobe temporal est spécifiquement impliquée dans la reconnaissance des scènes visuelles.

4.2. Structures fonctionnelles cérébrales impliquées dans la perception des scènes

A la fin du Chapitre 1, nous avons vu que le cortex fusiforme et l'amygdale seraient respectivement impliqués dans la reconnaissance des visages et des expressions faciales. Il semble que le gyrus parahippocampique soit, quant à lui, spécialisé dans la reconnaissance des scènes visuelles. En effet, plusieurs études de neuro-imagerie ont rapporté une activation bilatérale du gyrus parahippocampique lors du traitement des scènes, relativement au traitement d'objets ou de visages. Par exemple, une étude en IRMf menée

par Epstein & Kanwisher (1998) a révélé qu'une aire précise du cortex parahippocampique, appelée 'parahippocampal place area' (PPA) répondait sélectivement et automatiquement à des scènes, mais seulement faiblement pour des objets seuls et pas du tout pour les visages. De plus, l'activation du PPA en réponse à des scènes simples (e.g., des pièces vides) ou complexes (e.g., des pièces remplies d'objets) était plus importante que pour des objets présentés sans contexte spatial tri-dimensionnel ou des scènes dont les surfaces étaient spatialement arrangées sans cohérence. Les auteurs ont fait l'hypothèse que cette aire serait impliquée dans l'orientation et la navigation dans l'espace et représenterait l'environnement visuel en encodant sa géométrie.

Dans une étude utilisant la magnétoencéphalographie (MEG), Sato et al. (1999) ont enregistré la réponse neuronale à une tâche de discrimination entre des scènes familières et des scènes non-familières, et ont observé un signal MEG d'une latence de 300 ms dont la source était localisée dans le gyrus parahippocampique droit et les régions pariéto-occipitales droites. Des résultats similaires ont été rapportés dans une étude TEP de Nakamura et al. (2000). En comparant les activations induites par une tâche de discrimination de familiarité de scènes à celles d'une tâche de discrimination de familiarité de visages, les auteurs ont mis en évidence les activations du gyrus parahippocampique bilatéral et des régions pariéto-occipitales en lien avec la perception des scènes. Par ailleurs, leur étude a également révélé une activation du cortex temporal droit spécifique à la familiarité des scènes et des visages, suggérant l'implication de cette région cérébrale dans la reconnaissance de scènes familières.

Enfin, les données IRMf d'Aguirre & D'Esposito (1997) suggèrent que deux régions anatomiques distinctes seraient respectivement responsables du traitement de l'apparence de scènes et de la localisation spatiale dans une scène. Les auteurs ont observé une activation du cortex extra-strié (impliquant les gyri lingual et fusiforme) dans une tâche de description de lieux familiers et une activation du cortex pariétal postérieur dans une tâche de localisation spatiale (dans une ville virtuelle). Selon les auteurs, ces activations seraient étroitement en lien avec les deux voies corticales du traitement visuel, la première activation impliquant la voie ventrale et la seconde, la voie dorsale.

En résumé, ces études amènent à penser :

(1) que le gyrus parahippocampique bilatéral et les régions pariéto-occipitales seraient activées dans divers traitements en lien avec la perception des scènes (navigation dans l'espace, représentation d'images de scènes...), (2) que ces traitements seraient préférentiellement réalisés dans l'hémisphère droit, (3) que le cortex temporal droit serait

impliqué dans la reconnaissance de scènes familières et, enfin, (4) qu'il y aurait une contribution distincte, mais tout autant primordiale, des voies dorsales et ventrales dans le traitement des scènes.

Ces résultats sont étroitement en lien avec les activations que nous avons obtenues lors de la reconnaissance des scènes en BFs. En effet, nous avons observé une activation du gyrus parahippocampique droit, du cortex temporal bilatéral et du lobule pariétal inférieur droit. Les résultats obtenus dans les nombreuses études qui traitent de la perception des scènes visuelles pourraient être la conséquence d'une analyse rapide des BFs.

4.3. Spécialisation hémisphérique

Dans un deuxième temps, cette étude nous a permis d'identifier une SHFs grâce à une méthode de comparaison statistique inter-hémisphérique. Cette spécialisation implique le cortex occipito-temporal : (i) le gyrus occipital moyen et le gyrus temporal moyen sont significativement plus activés dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche dans le traitement des BFs (contraste [BFs endroit - BFs miroir]) et (ii) le gyrus occipital moyen est significativement plus activé dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit dans le traitement des HFes (contraste [HFes endroit - HFes miroir]). Cette spécialisation hémisphérique apparaît donc à un niveau de traitement cortical bien plus bas que celui de la région temporo-pariétale, rapporté par Heinze et al. (1998). Au contraire, notre étude IRMf apporte des données en faveur d'une SHFs dès le cortex occipital. Nos résultats semblent donc plus en accord avec les études qui ont établi une spécialisation hémisphérique au niveau du cortex strié et extra-strié (Fink et al., 1996, 1997) ou de la région occipito-temporale (Martinez et al., 1997), bien que l'approche méthodologique du traitement statistique soit totalement différente (méthode de comparaison global/local vs. méthode de comparaison inter-hémisphérique sur chaque échelle spatiale dans notre étude).

Enfin, cette comparaison inter-hémisphérique a révélé une activation du cortex moteur primaire gauche quelle que soit la composante fréquentielle des scènes naturelles. Cette activation était en lien avec la tâche motrice demandée aux sujets, ces derniers devant appuyer sur un bouton réponse de leur main dominante droite lorsqu'ils reconnaissaient la scène cible. Cette activation constitue donc un contrôle de notre

approche méthodologique. D'autres structures cérébrales connues pour participer à la programmation, la planification et l'exécution d'un acte moteur (gyrus cingulaire antérieur, striatum, noyau caudé et cervelet) ont également été activées par la réponse motrice.

4.4. Conclusion

Les données d'IRMf obtenues dans notre étude confortent, d'une part, l'hypothèse d'une reconnaissance visuelle rapide basée sur l'analyse de l'information en BF et elles révèlent, d'autre part, une SHFs classique impliquant le cortex occipital. A l'image des travaux de Fink et al. (1996, 1997), nos données suggèrent que des aires corticales de la région temporo-pariétale (i.e. le lobule pariétal inférieur) moduleraient le traitement des fréquences spatiales exécuté par des aires de bas niveau, tel que le gyrus occipital moyen.

Enfin, nos données s'inscrivent dans une logique d'analyse, par défaut, 'Coarse-to-Fine' que l'on retrouve dans plusieurs modèles : modèle par itérations de Bullier (1998, 2001b), modèle fréquentiel (Marendaz et al., 2003) et modèle DFF d'Ivry & Robertson (1998). Selon le modèle par itérations, les BF seraient rapidement véhiculées par la voie magnocellulaire jusqu'au cortex pariétal et temporal et ce, préférentiellement dans l'hémisphère droit. Cette information grossière permettrait une première catégorisation perceptive globale, tel que le suggère le modèle fréquentiel, par le cortex inférotemporal. En parallèle, des informations descendantes du lobule pariétal droit moduleraient l'analyse visuelle du gyrus occipital moyen (modèle par itérations). Le gyrus occipital moyen serait alors contraint à un filtrage asymétrique (modèle DFF) : le gyrus occipital moyen droit exécuterait un filtrage passe-bas de l'information visuelle alors que le gyrus occipital moyen gauche exécuterait un filtrage passe-haut.

La mise en évidence d'une SHFs au niveau du cortex occipital nous a amené à nous focaliser sur la nature des troubles neurovisuels consécutifs à une lésion occipitale. Dans ce but, nous avons mené une étude de cas en neuropsychologie cognitive sur une patiente ayant subi une embolisation du cortex visuel primaire droit. Le chapitre suivant fait état de cette recherche.

Chapitre 6 : ETUDE DE CAS EN NEUROPSYCHOLOGIE COGNITIVE

Une lésion du cortex visuel primaire entraîne chez l'homme une cécité dans la région du champ visuel correspondant. Ce déficit touche l'ensemble du champ visuel en cas de lésion occipitale bilatérale, mais seulement le champ visuel controlatéral en cas de lésion unilatérale. Le patient souffre, dans ce cas, d'une hémianopsie latérale homonyme (HLH) gauche si la lésion touche le cortex visuel droit, ou d'une HLH droite si la lésion touche le cortex visuel gauche (Chokron, 1998). On parle de HLH complète lorsque l'hémianopsie est sans épargne maculaire (i.e. lorsque l'hémianopsie passe par le méridien vertical) ou d'HLH avec épargne maculaire dans le cas contraire. Si la lésion du cortex visuel primaire n'intéresse que la partie supérieure ou inférieure du cortex visuel primaire (au-dessus ou en dessous de la scissure calcarine), on observe alors une amputation du quadrant inférieur ou supérieur contralatéral, i.e. une quadranopsie latérale homonyme (QLH) inférieure ou supérieure.

Excepté Grabowska, Semenza, Denes, & Testa (1989) et Pambakian et al. (2000), peu d'auteurs se sont intéressés à l'incidence de l'hémianopsie sur le traitement des fréquences spatiales. L'étude de Grabowska et al. (1989) a été menée sur une large population de patients neurologiques atteints de lésions cérébrales unilatérales droite ou gauche, dont des patients hémianopsiques. Les patients devaient discriminer deux réseaux présentés successivement en jugeant si le second réseau était constitué de plus hautes ou plus basses fréquences spatiales que le premier. Les auteurs ont observé que les patients qui souffraient d'une HLH gauche (atteinte du cortex visuel primaire droit) faisaient plus d'erreurs de discrimination que les patients atteints d'une HLH droite et qu'un groupe de sujets sains. Par ailleurs, ces patients présentaient des difficultés de discrimination équivalentes pour des réseaux en BFs et en HF. Ces résultats suggèrent que le cortex visuel primaire droit est plus efficace que le gauche dans la discrimination de l'ensemble des fréquences spatiales et vont donc à l'encontre d'une SHFs de bas niveau cortical.

Les travaux, plus récents, de Pambakian et al. (2000) ne concernaient pas l'étude de la SHFs, mais plutôt les capacités de catégorisation perceptive et de reconnaissance visuelle des patients hémianopsiques. La recherche avait pour but d'étudier le rôle des informations sémantiques dans les capacités de catégorisation perceptive de scènes naturelles de ces patients. Pour ce faire, les auteurs ont présenté des scènes visuelles entièrement résolues ou filtrées passe-bas afin de supprimer les informations de détails qui permettent de dénommer les éléments constitutifs de la scène. En supprimant ces informations, les auteurs étaient en mesure de tester si la perception des éléments d'une scène naturelle était nécessaire aux patients hémianopsiques pour la catégoriser. L'analyse des résultats a montré que si les patients ne présentaient pas de difficultés particulières pour catégoriser les scènes visuelles entièrement résolues, ils connaissaient pourtant un relatif échec dans la catégorisation des scènes filtrées passe-bas (par rapport au groupe contrôle de sujets sains). La démarche des auteurs ne portant pas sur la SHFs, ni la performance des patients en fonction de la latéralisation de leur lésion occipitale, ni la catégorisation de scènes filtrées passe-haut n'ont été étudiées. Mais d'une manière générale, dans la logique de notre point de vue théorique, les données de Pambakian et al. (2000) suggèrent que le cortex visuel primaire joue un rôle important dans le traitement des BFs et que l'étude de patients hémianopsiques pourrait apporter des éléments d'informations supplémentaires à la compréhension de la SHFs. C'est ce que nous avons fait dans l'étude de cas suivante.

Nous avons réalisé une étude de cas sur une patiente atteinte d'une HLH gauche complète post-opératoire, suite à une embolisation par voie endovasculaire du cortex visuel primaire droit pour traiter une malformation artério-veineuse (MAV). Précisons que la MAV induisait une QLH gauche inférieure. Nous avons testé la patiente avant et après l'intervention chirurgicale endovasculaire, en utilisant notre tâche de reconnaissance de scènes cibles. Les scènes étaient toujours présentées dans le champ visuel droit, donc projetées directement sur l'hémisphère gauche sain. La première évaluation (pré-opératoire) de la patiente nous a permis d'estimer les conséquences de la QLH gauche inférieure sur la reconnaissance de scènes naturelles de différentes fréquences spatiales par rapport à un groupe de sujets sains. La seconde évaluation, qui a eu lieu 6 mois après l'intervention (date à laquelle la patiente était disponible), nous a permis d'observer l'effet d'une embolisation du cortex visuel primaire droit (et de l'hémianopsie complète) sur cette même tâche de reconnaissance. Suivant l'hypothèse que le cortex visuel primaire droit serait principalement impliqué dans le traitement des BFs (indépendamment du champ

visuel de présentation), nous nous attendions à un ralentissement des temps de réponse spécifique à la reconnaissance des scènes en BFs. Cette étude a été réalisée au Service Neurologique de la Fondation Rothschild avec la collaboration de Sylvie Chokron.

I. METHODE

1. La patiente J.M.

J.M. est née en 1983. Elle avait un peu moins de 19 ans lorsqu'elle a été adressée au service de Neuroradiologie Interventionnelle et Fonctionnelle de la Fondation Rothschild pour la prise en charge d'une malformation artério-veineuse (MAV) occipitale droite (cf. Figure 49 et Figure 50) qui se manifestait par une QLH gauche inférieure. J.M. ne présentait pas d'autres déficits neurologiques. Le traitement de la MAV consistait à réduire le volume de la malformation par une première séance d'embolisation du cortex visuel primaire droit par voie endovasculaire. Si ce traitement a permis d'obtenir une importante réduction de la zone nidale et, notamment, de la composante postéro-interne de la malformation, une HLH gauche complète (sans hémiparésie) s'en est suivie.

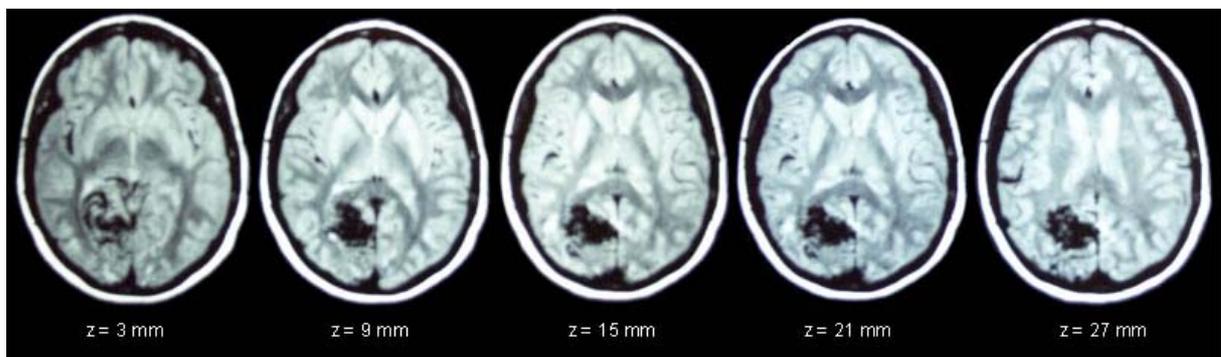


Figure 49 : Coupes cérébrales de la patiente J.M. obtenues à l'IRM, représentées en convention radiologique (hémisphère gauche à droite sur l'image).



Figure 50 : Artériographie cérébrale de J.M. révélant une malformation artério-veineuse pariéto-occipitale droite (image représentée en convention radiologique).

2. La procédure expérimentale

J.M. a été testée quelques jours avant (session pré-opératoire) et 6 mois après (session post-opératoire) son intervention en utilisant notre tâche de reconnaissance de scènes cibles. Afin que la tâche demeure réalisable par la patiente hémianopsique, les stimuli étaient toujours présentés dans le champ visuel droit (projection directe sur l'hémisphère gauche). J.M. avait pour tâche de reconnaître le plus rapidement et précisément possible la scène cible déterminée au début de l'étude (la scène "autoroute" a été choisie comme scène cible). Pour cela, elle devait appuyer sur un bouton réponse avec sa main dominante droite si le stimulus qui s'affichait à l'écran était la scène cible et ne rien faire dans le cas contraire (réponse 'go/no-go'). Durant toute la durée de l'expérience, il était demandé à J.M. de maintenir son regard sur le point de fixation central.

Afin de comparer les performances de J.M. à des sujets normaux, cette étude a également été menée sur un groupe contrôle de 5 sujets sains de sexe féminin. Similairement à J.M., les sujets sains ont été testés deux fois, à 6 mois d'intervalle, de manière à contrôler que les différences de performances de J.M. pré et post-opératoire n'étaient pas un effet de la session expérimentale. L'âge moyen du groupe contrôle était de 26,4 ans (écart-type : 2,3) lors de la première session expérimentale.

L'expérience restait la même d'une session expérimentale à une autre. Elle se composait de deux phases expérimentales. Dans la première phase expérimentale, les scènes non-filtrées étaient présentées dans le chpVD/HG. Dans la seconde phase, les scènes étaient filtrées soit en BFs, soit en HFs et présentées dans le chpVD/HG. L'expérience comprenait 32 essais pour la première phase (16 essais "scène cible" et 16

essais "scène non-cible") et 64 essais pour la seconde phase (16 essais "scène cible" et 16 essais "scène non-cible", en BFs et HFs). A la fin de chaque essai, le temps de réponse (TR) en ms et l'exactitude de la réponse étaient enregistrés.

II. RESULTATS

Les temps de réponses correctes moyens (TRm), les écart-types (σ) et les pourcentages d'erreurs moyens (%er) sont présentés dans le Tableau VI. Le graphique des TRm est présenté dans la Figure 51. Les erreurs n'ont pas été analysées pour J.M., qui n'a produit qu'une erreur sur 96 essais lors de la première session expérimentale et aucune erreur lors de la seconde session. Seuls les TRm ont donc été soumis à une ANOVA par items. Des ANOVA distinctes ont été effectuées pour chaque phase expérimentale.

			Non-Filtrée	BFs	HFs
Patient neurologique (J.M.)	Session 1 (pré-opératoire)	TRm	414	398	404
		σ	58	40	39
		%DC	100	100	100
		%FA	0	0	1,25
	Session 2 (post-opératoire)	TRm	439	458	436
		σ	43	57	25
		%DC	100	100	100
		%FA	0	0	0
Groupe contrôle sain	Session 1	TRm	335	343	357
		σ	14	16	25
		%DC	100	100	100
		%FA	8,75	5	5
	Session 2	TRm	321	350	348
		σ	14	12	16
		%DC	100	100	100
		%FA	2,5	1,25	0
			d'	> 3,0	> 3,0
			d'	> 3,0	> 3,0

Tableau VI : Temps de réponses correctes moyens (TRm) en ms, écart-types (σ) et pourcentage d'erreurs moyen (%er) de la patiente J.M. testée avant intervention chirurgicale (session 1 pré-opératoire) et 6 mois après (session 2 post-opératoire) et du groupe contrôle de sujets sains testés à 6 mois d'intervalle (sessions 1 et 2) en fonction du type de filtrage des scènes naturelles (Non-Filtrée vs. BFs vs. HFs). Les pourcentages moyens de détections correctes (%DC), de fausses alarmes (%FA) et les valeurs du d' sont également présentés.

– Reconnaissance des scènes non-filtrées

L'analyse comprenait les facteurs inter-sujets population étudiée (J.M. vs. Groupe contrôle) et session expérimentale (session 1 vs. session 2). Les TRm de J.M. étaient significativement plus longs que ceux du groupe contrôle (J.M. : 427 ms ; GC : 328 ms ; $F(1,60) = 110,22$, $CMe = 1407,48$, $p < 0,0001$). L'effet principal de la session n'était pas significatif ($F(1,60) < 1$). Cependant, ce facteur interagissait sur les performances de la population étudiée ($F(1,60) = 4,36$, $CMe = 1407,48$, $p < 0,05$). Les TRm de J.M. avaient tendance à être plus longs dans la session 2 post-opératoire que dans la session 1 pré-opératoire (session 1 : 414 ms ; session 2 : 439 ms ; $F(1,60) = 3,61$, $CMe = 1407,48$, $p = 0,06$). Le groupe contrôle ne présentait pas de différence entre les deux sessions ($F(1,60) = 1,11$, $CMe = 1407,48$, $p = 0,30$). Cette interaction suggère que l'augmentation des temps de réponse de J.M. entre les deux sessions n'était ni un effet de la passation multiple d'une même expérience, ni un effet de l'intervalle de temps séparant les deux sessions. L'embolisation du cortex visuel primaire droit ralentissait, par conséquent, la reconnaissance des scènes non-filtrées (cf. Figure 51 et Figure 52).

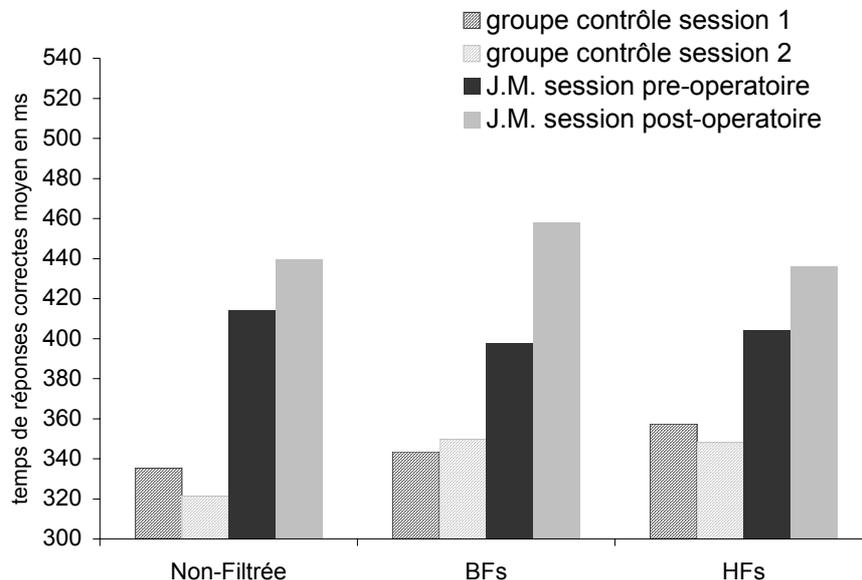


Figure 51 : Temps de réponses correctes moyens ms de la patiente J.M. testée avant intervention chirurgicale (session 1 pré-opératoire) et 6 mois après (session 2 post-opératoire) et du groupe contrôle de sujets sains testés à 6 mois d'intervalle (sessions 1 et 2) en fonction du type de filtrage des scènes naturelles (Non-Filtrée vs. BFs vs. HFs).

– Reconnaissance des scènes filtrées

L'analyse comprenait le facteur intra-sujet fréquences spatiales (BFs vs. HF) et les facteurs inter-sujets population d'étude (J.M. vs. groupe contrôle) et session expérimentale (session 1 vs. session 2). J.M. présentait à nouveau des TRm significativement plus longs que ceux du groupe contrôle pour reconnaître les scènes cibles filtrées (J.M. : 424 ms ; GC : 350 ms ; $F(1,60) = 107,94$, $CMe = 1640,53$, $p < 0,0001$). Le facteur session expérimentale était significatif ($F(1,60) = 9,80$, $CMe = 1640,53$, $p < 0,005$) et interagissait sur la population étudiée ($F(1,60) = 11,12$, $CMe = 433,91$, $p < 0,005$). J.M. était plus lente dans la session 2 post-opératoire que dans la session 1 pré-opératoire (session 1 : 401 ms ; session 2 : 447 ms ; $F(1,60) = 20,89$, $CMe = 1640,53$, $p < 0,0001$) alors qu'aucune différence n'était observée entre les deux sessions pour le groupe contrôle ($F(1,60) < 1$). Cette interaction suggère à nouveau que l'augmentation post-opératoire des TRm de J.M. était seulement imputable à son intervention.

Afin d'estimer l'effet de la QLH gauche inférieure, nous avons analysé isolément les résultats de la première session expérimentale de J.M. (session pré-opératoire) et du groupe contrôle. Les TRm de J.M. étaient significativement plus longs que ceux du groupe contrôle, quel que soit le type de filtrage des scènes (J.M. : 401 ms ; GC : 350 ms ; $F(1,60) = 24,89$, $CMe = 1640,53$, $p < 0,0001$). L'interaction entre ces deux populations et les fréquences spatiales n'était pas significative ($F(1,60) < 1$). Cependant, nous avons observé une tendance des sujets sains à traiter plus rapidement les BF que les HF (BF : 343 ms ; HF : 357 ms ; $F(1,60) = 3,56$, $CMe = 433,92$, $p = 0,06$), J.M. ne présentant pas de préférence du traitement des BF (BF : 398 ms ; HF : 404 ms ; $F(1,60) < 1$).

Par la suite, nous avons analysé l'effet de l'intervention sur les performances de J.M. Comme nous l'avons déjà rapporté, les TRm étaient plus longs en post-opératoire qu'en pré-opératoire. Par ailleurs, J.M. présentait une interaction significative entre la session et les fréquences spatiales ($F(1,60) = 7,13$, $CMe = 433,91$, $p < 0,01$). Lors de la session pré-opératoire, il n'y avait pas de différence significative entre les BF et les HF (BF : 398 ms ; HF : 404 ms ; $F(1,60) < 1$). Lors de la session post-opératoire, les HF étaient traitées significativement plus rapidement que les BF (BF : 458 ms ; HF : 436 ms ; $F(1,60) = 8,62$, $CMe = 433,92$, $p < 0,005$). Ces résultats montrent donc que l'embolisation du cortex visuel primaire droit perturbe le traitement des fréquences spatiales et d'autant plus le traitement des BF (cf. Figure 51 et Figure 52).

Nous avons également comparé les résultats post-opératoires de J.M. aux résultats de la deuxième session du groupe contrôle. Les TRm de J.M. étaient significativement plus longs que ceux du groupe contrôle (J.M. : 447 ms ; GC : 349 ms ; $F(1,60) = 94,17$, $CMe = 1640,53$, $p < 0,0001$). L'interaction entre ces deux populations et les fréquences spatiales était proche du seuil de significativité ($F(1,60) = 94,17$, $CMe = 1640,53$, $p = 0,06$). Le groupe contrôle ne présentait pas de différence significative entre les BFs et les HFs ($F(1,60) < 1$), à l'inverse de J.M. qui, à la suite de son intervention, était plus lente pour traiter les BFs.

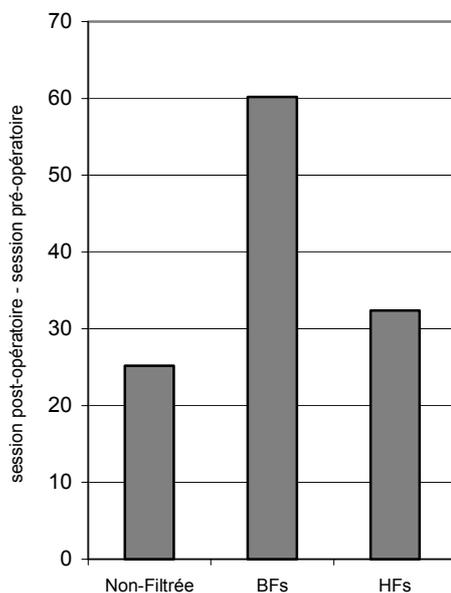


Figure 52 : Ralentissement des TRm de la patiente J.M. consécutif à une embolisation du cortex visuel primaire droit en fonction du type de filtrage des scènes naturelles (Non-Filtrée vs. BFs vs. HFs). Ces temps ont été obtenus par la soustraction des TRm de J.M. enregistrés lors de la session pré-opératoire aux TRm enregistrés lors de la session post-opératoire.

III. DISCUSSION

Nos résultats montrent, tout d'abord, que la QLH gauche inférieure de la patiente J.M. (induite par la MAV) a eu pour effet de ralentir les temps de réponse et de perturber le traitement des BFs. Avant l'intervention chirurgicale endovasculaire, J.M. ne présentait aucune différence de traitement entre les BFs et les HFs, contrairement aux sujets sains qui avaient tendance à traiter plus rapidement les BFs que les HFs (préférence des BFs). A la suite de l'embolisation du cortex visuel primaire droit, J.M. souffrait d'une HLH gauche complète. La reconnaissance des scènes filtrées et non-filtrées était ralentie et la reconnaissance des scènes en BFs était significativement plus lente que celle des scènes en HFs. L'ensemble de ces résultats milite en faveur de l'idée que le cortex visuel primaire

droit est impliqué dans le traitement de l'ensemble des fréquences spatiales et, plus particulièrement, dans celui des BF. Ces données diffèrent quelque peu de celles de Grabowska et al. (1989, desquelles il ressort que le cortex visuel primaire droit est identiquement impliqué dans le traitement des basses et hautes fréquences spatiales), mais sont logiques avec celles de notre étude IRMf.

J.M. présentait également un ralentissement du traitement des scènes non-filtrées et en HF à la suite de l'intervention, bien que moins important que celui observé pour le traitement des BF. Par ailleurs, il apparaît que le temps nécessaire à la reconnaissance des scènes non filtrées (439 ms) est sensiblement le même que celui des scènes en HF (436 ms). Nous pouvons alors émettre les hypothèses (i) que le traitement des scènes non-filtrées s'est essentiellement appuyé sur les composantes en HF et (ii) que les BF constitutives des scènes non-filtrées et résiduelles dans les scènes en HF ont perturbé leur traitement.

Nous aimerions suggérer une autre hypothèse. Rappelons que nos scènes étaient toujours présentées dans le champ visuel droit et, donc, directement traitées par l'hémisphère gauche sain. De quelle manière une lésion du cortex visuel droit peut-elle influencer le traitement réalisé par l'hémisphère gauche ? Pour répondre à cette question, il est nécessaire de revenir sur le rôle du corps calleux, sommairement abordé au Chapitre 2.

Dans une étude électrophysiologique récente, Nowicka, Grabowska, & Fersten (1996) suggèrent que les connexions calleuses joueraient un rôle primordial dans l'émergence des asymétries cérébrales fonctionnelles. Les auteurs ont enregistré les potentiels évoqués sur les lobes occipitaux droit et gauche au cours de la présentation latéralisée de réseaux sinusoïdaux afin de mesurer le temps de transfert de l'information visuelle d'un hémisphère à l'autre. Pour ce faire, ils ont soustrait les latences des potentiels évoqués enregistrés sur l'hémisphère controlatéral à la présentation (e.g., la latence de la réponse du lobe occipital gauche pour un réseau présenté dans l'hémi-champ visuel droit) aux latences de l'hémisphère ipsilatéral à la présentation (e.g., la latence de la réponse du lobe occipital droit pour un réseau présenté dans l'hémi-champ visuel droit). Leurs résultats ont montré que le temps de transfert inter-hémisphérique était plus court lorsque l'information visuelle était transférée de l'hémisphère gauche à l'hémisphère droit (réseau présenté dans le l'hémi-champ visuel droit) que lorsque la direction du transfert était inverse. Par ailleurs, cet effet ayant été observé sur les composantes dont la latence de la

réponse est très courte (entre 140 et 200 ms), il pourrait être caractéristique du traitement ascendant de l'information visuelle.

Ce point de vue est particulièrement intéressant pour notre étude. Il suggère que, lors du traitement cortical ascendant, l'information fréquentielle projetée sur le lobe occipital d'un hémisphère serait envoyée au lobe occipital de l'autre hémisphère. Le transfert calleux serait de type excitateur. L'information fréquentielle, contenue dans nos scènes naturelles présentées dans l'hémi-champ visuel droit, serait ainsi rapidement transférée, à travers le corps calleux, du cortex visuel primaire gauche au cortex visuel primaire droit. Ce transfert profiterait essentiellement aux BFs pour lesquelles le cortex visuel primaire droit serait spécialisé. En effet, selon l'interprétation que nous avons donnée de nos résultats IRMf, des structures corticales de bas niveau (e.g., le gyrus occipital moyen) seraient spécialisées dans le traitement des fréquences spatiales sous l'influence d'aires corticales de la région temporo-pariétale. Les données de notre étude de cas suggèrent que cette spécialisation s'étendrait au cortex visuel primaire. Une représentation schématique des conséquences d'une lésion du cortex visuel primaire droit sur le traitement des BFs est donnée dans la Figure 53. Le traitement des BFs des scènes naturelles serait alors préférentiellement réalisé par l'hémisphère gauche, non spécialisé pour cette gamme de fréquences spatiales et prendrait plus de temps que le traitement réalisé par l'hémisphère droit, spécialisé, à la suite du transfert calleux de l'information.

Enfin, nous avons observé que lorsque J.M. souffrait d'une QLH gauche inférieure pré-opératoire, le traitement des BFs était ralenti mais demeurait équivalent à celui des HFs. Lorsque J.M. souffrait d'une HLH gauche complète, le traitement des BFs était, en revanche, plus long que celui des HFs. Nos résultats nous ont amené à penser à une progression du déficit spécifique au traitement des BFs à mesure que l'hémianopsie devenait complète.

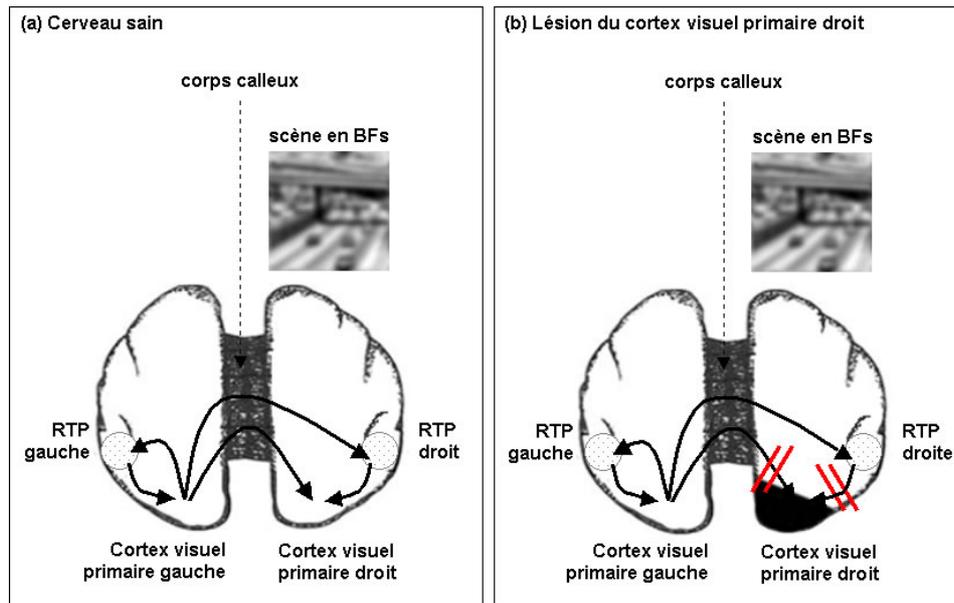


Figure 53 : Représentation schématique des conséquences d'une lésion du cortex visuel primaire droit sur le traitement des BF. Ces deux figures représentent le transfert calleux de l'information visuelle du cortex visuel primaire gauche à diverses structures cérébrales de l'hémisphère droit (e.g., cortex visuel primaire et région temporo-pariétale - RTP) lorsqu'une scène naturelle en BF est présentée dans l'hémi-champ visuel droit. Lorsque le cortex visuel primaire droit est intact (a), il traite, sous le contrôle de la région temporo-pariétale, l'information en BF pour laquelle il est spécialisé. Ceci n'est plus possible lorsque le cortex visuel primaire droit est lésé (b). L'analyse repose alors essentiellement sur les HF, du fait de la compétence de l'hémisphère gauche pour cette bande de fréquences spatiales. L'information en BF est également analysée par l'hémisphère gauche, non spécialisé pour cette gamme de traitement spatial.

Les résultats de notre étude de cas sont logiques avec nos données IRMf. Certaines aires du cortex occipital, notamment le gyrus occipital moyen et le cortex visuel primaire, joueraient un rôle primordial dans la SHFs. Notre étude neurocognitive nous a donc permis de spécifier les substrats corticaux impliqués dans la SHFs. Nous nous sommes alors intéressés aux processus dynamiques inhérents à cette spécialisation. Dans ce but, nous avons mené une dernière expérience en psychologie cognitive, présentée dans le chapitre qui suit.

DYNAMIQUE DE LA SPECIALISATION HEMISPHERIQUE

DU TRAITEMENT DES FREQUENCES SPATIALES

Le but de cette seconde partie expérimentale était d'étudier les processus dynamiques sous-jacents à une spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales (SHFs). En effet de nombreux résultats comportementaux nous amènent à envisager la spécialisation hémisphérique comme un système dynamique à l'intérieur duquel la supériorité d'un hémisphère sur l'autre (i.e. les asymétries cérébrales fonctionnelles) changerait en fonction des contraintes temporelles. Nous avons testé cette hypothèse en manipulant le temps de présentation de scènes naturelles.

Les sujets devaient apparier une scène 'test' à une scène 'amorce'. La scène 'amorce', non-filtrée, était présentée au centre du champ visuel. Le temps de présentation de l'amorce variait d'une session expérimentale à l'autre (i.e. 30 vs. 150 ms). La scène 'test', filtrée soit passe-bas, soit passe-haut, était présentée de manière latéralisée (chpVG/HD vs. chpVD/HG) pendant 100 ms. Les résultats ont montré (i) une SHFs classique (i.e. une supériorité du chpVG/HD dans le traitement des BFs et une supériorité du chpVD/HG dans le traitement des HFs) lorsque les contraintes temporelles étaient fortes (session 30 ms) et (ii) un avantage du chpVG/HD, quelles que soient les composantes fréquentielles de la scène 'test' lorsque les contraintes temporelles étaient réduites (session 150 ms).

Nous avons interprété la dynamique des asymétries cérébrales en fonction du temps de présentation des scènes naturelles (1) comme l'effet d'un changement de la nature de l'information traitée par le système visuel (i.e. passage d'une analyse de la statistique globale fréquentielle à une analyse spatiale pour laquelle l'hémisphère droit serait spécialisé) et/ou (2) comme l'effet de l'apparition progressive d'un processus d'inhibition de l'hémisphère droit sur l'hémisphère gauche, à mesure que le système visuel dispose de plus de temps.

Chapitre 7 : ETUDE EN PSYCHOLOGIE COGNITIVE EXPERIMENTALE D'UNE DYNAMIQUE DE LA SHFS

Notre étude neurocognitive nous a permis de mettre en évidence une spécialisation hémisphérique "classique" du traitement des fréquences spatiales (SHFs) lors de la reconnaissance de scènes naturelles. Nous avons observé une supériorité de l'hémisphère droit pour le traitement des basses fréquences spatiales (BFs) et une supériorité de l'hémisphère gauche pour le traitement des hautes fréquences spatiales (HF). Cependant, les données obtenues reflétaient le résultat final de traitements perceptifs et cognitifs complexes et ne permettaient pas d'appréhender une éventuelle évolution temporelle de l'engagement de chaque hémisphère dans la reconnaissance des scènes naturelles. Un moyen de spécifier une dynamique temporelle de la SHFs serait d'étudier l'effet du temps de présentation des stimuli visuels.

I. INFLUENCE DU TEMPS DE PRESENTATION SUR LA SHFS

1. Disponibilité temporelle des fréquences spatiales

Nous avons remarqué, dans le Chapitre 2, que le temps de présentation figurait parmi les facteurs susceptibles de modifier les patterns d'asymétries cérébrales fonctionnelles (ACF). La manipulation de ce facteur a été envisagée comme modifiant la qualité perceptive des stimuli (i.e., le contenu fréquentiel disponible) et, par conséquent, l'avantage d'un hémisphère sur l'autre (Sergent, 1982b). Suivant cette hypothèse, la diminution du temps de présentation réduirait le contenu disponible en HF, favorisant le traitement des BF et la supériorité de l'hémisphère droit (spécialisé dans ce traitement), alors que l'augmentation du temps de présentation aurait pour effet inverse de favoriser le traitement des HF et donc, la supériorité de l'hémisphère gauche.

Ce mode d'expression du facteur temps de présentation sur le traitement sélectif des fréquences spatiales n'est pas sans rappeler une logique d'analyse visuelle, par défaut, 'Coarse-to-Fine' (CtF). Suivant cette logique, la sélection des fréquences spatiales serait contrainte par la disponibilité temporelle du stimulus visuel. Il est donc possible de préciser la logique CtF en fonction d'une spécialisation des hémisphères. Schématiquement parlant, les BF's seraient rapidement véhiculées par la voie magnocellulaire, à travers l'hémisphère droit, initiant la reconnaissance des scènes naturelles, et les HF's véhiculées plus lentement par la voie parvocellulaire de l'hémisphère gauche validerait ou infirmerait cette reconnaissance.

2. Spécialisation hémisphérique contrainte par le temps

De notre point de vue, la manipulation du temps de présentation n'aurait pas comme seul effet de contraindre la disponibilité des fréquences spatiales. Nous sommes d'avis que, quel que soit le temps de présentation, l'ensemble du spectre fréquentiel serait analysé par le système visuel et que la réduction du temps de présentation contraindrait les hémisphères à traiter la bande de fréquences pour laquelle ils sont spécialisés. Cette hypothèse est basée sur les constats suivants :

1. La sélection des fréquences spatiales utilisées dans une tâche de reconnaissance visuelle ne suit pas toujours une logique CtF (Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1999). Elle résulterait plutôt du "produit d'une interaction entre les exigences de la tâche visuelle et la disponibilité temporelle de l'information contenue à différentes échelles spatiales" (p 59). Par ailleurs l'information en HF's est disponible très rapidement, même pour des temps de présentation très courts (30 ms, Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1994) et peut alors être préférentiellement utilisée pour une reconnaissance efficace du stimulus visuel.
2. Cette réflexion théorique nous a amené à l'idée d'une sélection des fréquences spatiales pilotée par des structures corticales de haut niveau hiérarchique, idée en lien avec une spécialisation hémisphérique fonctionnelle de l'analyse fréquentielle (i.e. une SHFS). Nous avons alors présenté, dans le Chapitre 2, les modèles qui rendent compte d'une SHFS (l'hypothèse fréquentielle de Sergent, 1982b et le

modèle DFF d'Ivry & Robertson, 1998). Selon ces modèles la spécialisation hémisphérique "est à la fois contrainte par les bandes de fréquences spatiales relatives disponibles dans le stimulus visuel et les bandes de fréquences spatiales relatives exigées pour effectuer la tâche" (p 73). Par conséquent, il ne suffit pas de réduire le temps de présentation pour qu'il y ait nécessairement un avantage de l'hémisphère droit. Si la tâche exige le traitement des HF, il est fort probable d'observer un avantage de l'hémisphère gauche même pour des temps de présentation brefs du stimulus.

3. Par ailleurs, la spécialisation hémisphérique n'émergerait que si les traitements réalisés par chaque hémisphère engagent des processus hautement "cognitifs". Le modèle Visuo-Spatio-Fréquentiel de l'asymétrie cérébrale, élaboré par Grabowska & Nowicka (1996), spécifie plus en détail l'influence des contraintes cognitives sur les asymétries cérébrales fonctionnelles. Basé sur une revue des études comportementales et électrophysiologiques qui ont succédé à l'hypothèse fréquentielle de Sergent (1982b), ce modèle envisage la spécialisation hémisphérique comme un système dynamique. La supériorité d'un hémisphère sur l'autre changerait en fonction des ressources cognitives nécessaires à la réalisation de la tâche. Lorsque les contraintes cognitives seraient élevées (e.g., tâche d'identification), les hémisphères se spécialiseraient selon la conception classique. A mesure que les contraintes cognitives s'amoindrieraient (e.g., tâche de détection perceptive), l'hémisphère droit serait mieux équipé que le gauche pour réaliser des tâches qui exigeraient malgré tout de hautes capacités perceptives afin d'extraire l'information visuellement dégradée. Nous pensons que la manipulation de facteurs temporels modulerait le degré de contraintes cognitives (i.e. le niveau de difficulté de la tâche) imposées au système perceptif et, de ce fait, la nature des traitements exigés.

En conséquence, la manipulation du temps de présentation, avec la contrainte de répondre rapidement, influencerait à la fois sur les caractéristiques perceptives disponibles dans un stimulus visuel et sur les ressources cognitives nécessaires à la réalisation effective de la tâche.

3. Données comportementales

L'influence du temps de présentation sur la spécialisation hémisphérique a été étudiée par le biais du paradigme des formes hiérarchiques. Dans une étude comportementale, Blanca, Zalabardo, Garcia-Criado, & Siles (1994) présentaient aux sujets des formes hiérarchiques latéralisées et faisaient varier leur temps de présentation (50, 100 ou 200 ms) dans des blocs distincts. Les sujets devaient réaliser une tâche d'attention divisée. Les auteurs enregistraient la précision de la réponse des sujets (taux de réponses correctes). Avec un temps de présentation relativement long (100 à 200 ms), aucune différence entre les champs visuels de présentation n'était observée. Cependant, avec un temps de présentation de 50 ms, les résultats révélaient un avantage du chpVG/HD lorsque la lettre était correctement détectée au niveau global et du chpVD/HG pour une détection au niveau local. Blanca et ses collaborateurs ont suggéré que les différences de latéralité dans le traitement global vs. local (i.e. la spécialisation hémisphérique) émergeaient nécessairement parce que la visibilité des stimuli était limitée, et par conséquent, parce que la tâche était plus difficile.

La validité de cette hypothèse a été examinée dans une étude de Boles & Karner (1996). Ces auteurs utilisaient une présentation bilatérale de formes hiérarchiques (i.e. présentation simultanée dans chaque héli-champ visuel)²⁴ et faisaient varier leur temps de présentation (33 ms vs. 100 ms). Les sujets devaient porter leur attention sélectivement soit sur le niveau global, soit sur le niveau local (tâche d'attention dirigée) et identifier la lettre présentée à un de ces deux niveaux. Le temps de réponse et l'exactitude des réponses des sujets étaient enregistrés. Les résultats, en données brutes, ont montré que, quel que soit le temps de présentation, seul le taux de bonnes réponses pour identifier la lettre au niveau local était supérieur dans le chpVG/HD, par rapport au chpVD/HG. Cette différence inter-champs visuels était significative lorsque le temps de présentation diminuait à 33 ms.

Contrairement à Blanca et al. (1994), Boles & Karner (1996) n'ont pas observé de spécialisation hémisphérique classique pour le traitement global vs. local à mesure que le temps de présentation diminuait. À l'inverse, ils ont observé un accroissement de l'avantage de l'hémisphère droit pour le traitement de l'information contenue au niveau local. Les auteurs ont conclu que les ACF ne sont pas fonction du contenu global et local des stimuli

²⁴ Selon les auteurs, la présentation bilatérale de stimuli visuels serait plus efficace que la présentation unilatérale pour démontrer de manière comportementale les asymétries cérébrales fonctionnelles.

visuels, et donc des fréquences relatives, mais uniquement de leurs caractéristiques perceptives visuelles (cf. chapitre 2 : I 3.1.). Les différences hémisphériques observées pour de courtes présentations des stimuli reflèteraient l'avantage de l'hémisphère droit pour le traitement de stimuli perceptivement dégradés.

En résumé, Blanca et al. (1994) ont émis l'hypothèse que la diminution du temps de présentation affectait la visibilité des stimuli visuels, contraignant les hémisphères à se spécialiser dans le traitement d'une échelle spatiale particulière, alors que Boles & Karner (1996) étaient d'avis que cette dégradation perceptive avantageait le traitement de l'hémisphère droit, indépendamment des fréquences spatiales relatives disponibles dans le stimulus visuel. Il est cependant important de souligner une différence méthodologique majeure entre ces deux études. Blanca et al. (1994) utilisait une tâche d'attention divisée plus susceptible de contraindre une spécialisation des hémisphères que la tâche d'attention dirigée utilisée par Boles & Karner (1996).

Il est possible d'interpréter les résultats de ces deux études en fonction de l'hypothèse fréquentielle. La diminution du temps de présentation restreindrait la disponibilité des HFs. Cependant, une tâche d'attention divisée requiert un traitement explicite et simultané des basses et hautes fréquences spatiales. La contrainte de temps limitant la prise d'informations, chaque hémisphère traiterait alors la bande de fréquences spatiales pour laquelle il est spécialisé. Lorsque la tâche serait d'attention dirigée, une seule bande de fréquences spatiales serait pertinente. Dans cette condition, la contrainte de temps n'engagerait pas nécessairement les deux hémisphères dans un processus de partage du traitement de l'information et un seul hémisphère se chargerait de traiter l'information, en l'occurrence, l'hémisphère droit.

Dans une étude récente, Evert & Kmen (2003) ont utilisé un échantillon de temps de présentation plus varié (27, 40, 53, 67, 80 et 147 ms) afin de déterminer s'il existe une fenêtre temporelle à l'intérieur de laquelle la spécialisation hémisphérique du traitement global et local peut être observée. Ils ont utilisé une tâche d'attention dirigée et une présentation unilatérale des formes hiérarchiques dans un héli-champ visuel. L'avantage du chpVD/HG pour le traitement local a été observé plus régulièrement que l'avantage du chpVG/HD pour le traitement global. Par ailleurs, cette spécialisation n'était présente qu'à l'intérieur d'une fenêtre temporelle limitée (entre 40 et 80 ms). Ce résultat suggère que la réduction du temps de présentation est susceptible de contraindre les hémisphères à se spécialiser, même pour une tâche d'attention dirigée.

Ces trois études, aux résultats contradictoires et difficilement interprétables, soulignent la nécessité de spécifier la nature de l'influence du temps de présentation (i.e. de la disponibilité de l'information visuelle) sur les ACF.

II. PROBLEMATIQUE

Notre dernière étude visait donc à tester l'effet du temps de présentation sur la SHFs. La logique d'analyse visuelle CtF, fortement contrainte par la disponibilité temporelle du stimulus visuel, nous permet d'envisager les effets de la manipulation du temps de présentation sur la SHFs de la manière suivante : l'hémisphère droit devrait être supérieur à l'hémisphère gauche pour des temps de présentation très courts (la reconnaissance des scènes étant principalement basée sur les BFs) et inversement, l'hémisphère gauche devrait être supérieur à l'hémisphère droit pour des temps de présentation plus longs (la reconnaissance des scènes étant, dans ce cas, principalement basée sur les HFs).

Cependant, un certain nombre d'observations (e.g. flexibilité de la sélection des fréquences spatiales, disponibilité des HFs pour des temps de présentation très courts, spécialisation hémisphérique contrainte par la difficulté de la tâche) nous a amené à penser que lorsque le système visuel disposerait de peu de temps, les hémisphères analyseraient en parallèle l'information visuelle en traitant la bande de fréquences spatiales pour laquelle ils sont spécialisés. Une telle hypothèse est corroborée par les données comportementales de Blanca et al. (1994) qui montrent qu'à mesure que le temps de présentation diminue, une spécialisation hémisphérique classique apparaît. Cependant, ces données étaient, une fois de plus, obtenues à l'aide du paradigme des formes hiérarchiques, sans manipulation explicite des fréquences spatiales.

Dans notre étude comportementale, nous avons testé l'influence du temps de présentation en manipulant directement les fréquences spatiales de scènes naturelles. La technique de présentation des stimuli en champ visuel divisé a été utilisée et les temps de présentation ont été manipulés. Ces temps devaient être assez court afin d'éviter les mouvements oculaires qui exposeraient le stimulus aux deux hémisphères. Afin de nous placer dans des conditions optimales d'étude de la logique de traitement CtF, nous avons

choisi les temps de présentation 30 et 150 ms d'après l'étude de Schyns & Oliva (1994) (cf. Chapitre 1 – II.2.2.).

Nous n'avons pu conserver la tâche de reconnaissance d'une scène cible jusqu'alors utilisée. La raison est qu'une étude pilote, non rapportée dans ce travail de thèse, a mis en évidence la quasi-impossibilité des sujets à reconnaître une scène filtrée en BF, latéralisée et présentée brièvement (30 ms). Comment expliquer l'échec des sujets dans cette condition expérimentale ? Nous avons vu, dans la partie du Chapitre 3 consacrée aux contraintes méthodologiques imposées par une étude comportementale de la SHFS, que la diminution de la sensibilité au contraste en vision périphérique a pour conséquence directe d'abaisser le seuil de perception de stimuli visuels latéralisés, affectant leur reconnaissance. Les résultats de notre étude comportementale princeps ont montré que cette caractéristique physiologique du système visuel ne constituait pas un obstacle majeur à la reconnaissance des scènes lorsqu'elles étaient présentées durant 100 ms. Cependant, la diminution du temps de présentation réduit, au même titre que l'augmentation de l'excentricité rétinienne, la sensibilité du système visuel au contraste. Ainsi, la latéralisation des stimuli, conjointe à une présentation brève, aurait pour conséquence de diminuer la bande de fréquences spatiales perceptibles dans un stimulus. Dans les scènes en BF, seules les très basses fréquences seraient perçues, ce qui compliquerait la tâche de reconnaissance des sujets.

Il a donc fallu imaginer une nouvelle tâche où les scènes pouvaient être présentées latéralement et rapidement tout en restant perceptibles par le sujet. L'idée fut de manipuler la latéralisation des stimuli indépendamment de leur temps de présentation. Pour ce faire, une tâche de jugement d'appariement entre deux scènes naturelles, adaptée de la tâche de Schyns & Oliva (1994), a été utilisée. Cette tâche consistait à présenter successivement aux sujets deux scènes naturelles et à leur demander si elles appartenaient à la même catégorie (jugement apparié) ou non (jugement non-apparié). Dans notre étude, la première scène, appelée 'amorçage', était toujours non-filtrée et présentée en vision centrale pendant 30 ou 150 ms. La seconde scène, appelée 'test', était filtrée (BF ou HF) ou non, et présentée en vision centrale ou de manière latéralisée, à un temps fixe.

Nous avons constaté, dans le Chapitre 3, que les femmes présentaient un pattern de traitement hémisphérique non asymétrique. Notre étude comportementale princeps (cf. Chapitre 4), ainsi que notre étude en IRMf (cf. Chapitre 5) n'ont donc été menées que sur la population masculine. Néanmoins, dans notre étude en neuropsychologie cognitive (cf. Chapitre 6), nous avons testé une patiente neurologique de sexe féminin. Nos résultats ont

montré que le cortex visuel primaire droit jouait un rôle déterminant dans le traitement des BFs, suggérant ainsi que cette patiente présentait une SHFS.

Dans cette dernière étude, il nous a donc paru indispensable de considérer la population féminine dans l'étude de la SHFS. Par ailleurs, nous avons insisté, dans le Chapitre 3, sur l'aspect dynamique de la latéralisation hémisphérique des femmes. Par exemple, l'étude de la variation des patterns d'ACF au cours du cycle menstruel a conduit des auteurs comme Heister et al. (1989) à reconsidérer la conception classique statique de la spécialisation hémisphérique. Selon les auteurs, l'organisation cérébrale fonctionnelle du sujet sain, qu'il soit un homme ou une femme, serait dynamique plutôt que statique. Par ailleurs, Hausmann & Güntürkün (1999) ont montré que les femmes ne présentaient pas les mêmes patterns d'ACF pour une même tâche réalisée à deux semaines d'intervalles. Ce résultat suggère à nouveau une dynamique de la supériorité d'un hémisphère sur l'autre. La question que nous sommes en droit de nous poser est de savoir si, à l'instar du taux hormonal ou de l'exécution répétitive d'une tâche, la manipulation du temps de présentation influe le traitement hémisphérique des femmes ? Plus encore, est-ce que la réduction du temps de présentation contraint les femmes à se "spécialiser" ? C'est pourquoi, cette dernière étude comportementale a également porté sur des sujets de sexe féminin.

III. METHODE

1. La population

Vingt étudiants droitiers, dix de sexe féminin et dix de sexe masculin, de l'Université Pierre Mendès-France (Grenoble) ont participé à l'expérience.

2. Les stimuli

Les stimuli utilisés représentaient 4 scènes naturelles appartenant à des catégories perceptives/sémantiques différentes (autoroute, ville, plage et montagne, cf. Figure 54). Ces 4 catégories ont été choisies de manière à former deux couples sur la base de leur orientations dominantes (le couple ville et autoroute aux orientations horizontales dominantes et le couple plage et montagne aux orientations verticales dominantes, dans le

domaine de Fourier). Comme dans notre étude neurocognitive, ces scènes étaient des photographies en 256 niveaux de gris. Leur taille réelle était 256 par 256 pixels et leur taille angulaire était 4° d'angle visuel, de sorte qu'en vision centrale, la même information visuelle était projetée sur les deux hémisphères (cf. l'effet de superposition verticale médiane, Chapitre 2).

Les scènes étaient soit non-filtrées (NF), soit filtrées en BF (< 4 cpd) ou en HF (> 6 cpd). Un masque (cf. méthode du Chapitre 4) a été utilisé afin d'empêcher la rémanence rétinienne d'une image. Les scènes étaient présentées soit dans le champ visuel central (chpVC), soit dans le champ visuel gauche (chpVG), soit dans le champ visuel droit (chpVD). Lorsque la présentation était latéralisée (chpVG ou chpVD), les bords internes et externes du stimulus se situaient respectivement à 2° d'angle visuel et 6° d'angle visuel d'excentricité rétinienne.

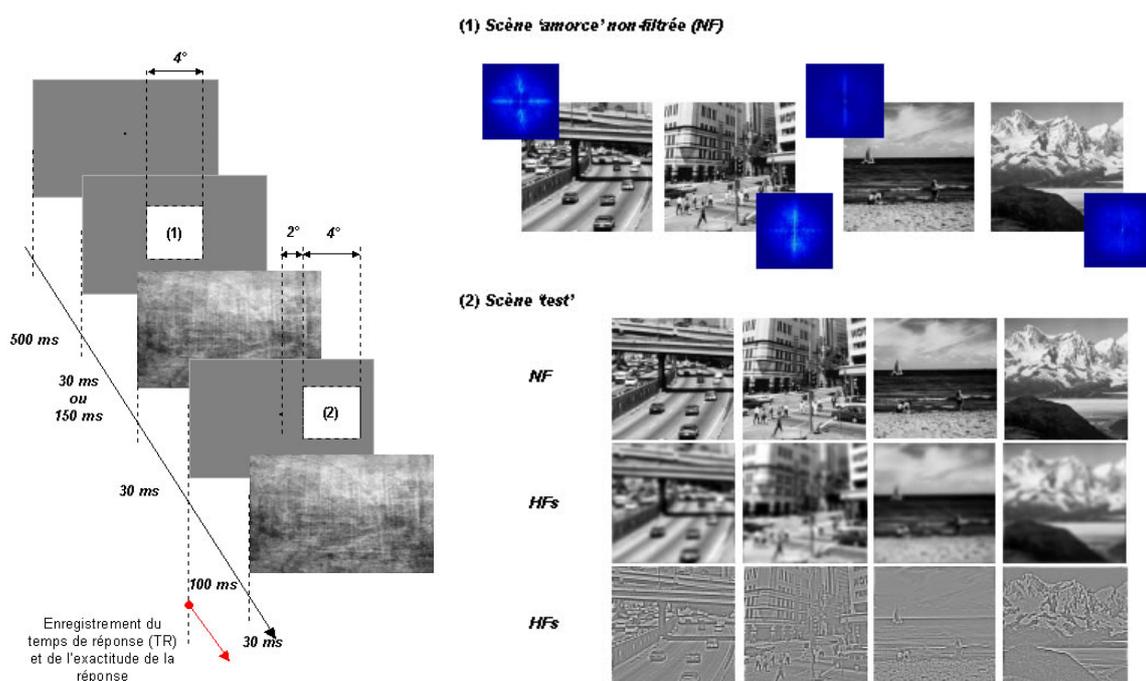


Figure 54 : Procédure d'un essai et stimuli.

3. La procédure expérimentale

Les sujets ont été testés individuellement dans les mêmes conditions expérimentales que notre étude comportementale princeps. Un essai débutait par la présentation centrale d'un point de fixation durant 500 ms afin de diriger le regard du sujet

au centre de l'écran. Il était immédiatement suivi de la présentation de la scène 'amorcer', puis du masque durant 30 ms. La scène 'amorcer' n'était jamais filtrée et apparaissait toujours au centre de l'écran. Son temps de présentation variait, cette scène apparaissant à l'écran soit pendant 30 ms, soit pendant 150 ms. Immédiatement après ce masque, la scène 'test', puis un masque apparaissaient successivement. Le type de filtrage de la scène 'test', ainsi que son champ visuel de présentation, variaient d'une condition expérimentale à une autre. Son temps de présentation était fixé à 100 ms. L'ensemble de ces éléments était présenté sur un fond gris moyen. L'intervalle inter-essais était de 2 secondes pendant lesquelles un écran gris moyen était présenté. La procédure d'un essai est présentée dans la Figure 54.

Pour chaque essai, les sujets avaient pour tâche de décider le plus rapidement et le plus précisément possible si la scène 'test' était identique ou non à la scène 'amorcer' (tâche de jugement d'appariement). Pour cela, ils devaient appuyer avec l'index de chaque main sur un bouton réponse positionné dans le plan sagittal médian s'ils considéraient que les deux scènes présentées successivement étaient les mêmes et ne devaient rien faire s'ils les jugeaient différentes (réponse 'go/no-go'). Afin d'éviter que la tâche d'appariement soit réalisée sur la base des orientations dominantes (Guyader et al., submitted), les scènes 'amorcer' et 'test' d'un essai appartenaient toujours à un couple de scènes aux orientations dominantes similaires. Par exemple, si une scène de plage était présentée en amorcer, les scènes présentées en test étaient soit une plage (jugement apparié, réponse 'go'), soit une montagne (jugement non-apparié, réponse 'no-go'). A la fin de chaque essai, le temps de réponse (TR) en ms et l'exactitude de la réponse étaient enregistrés.

L'expérience se composait de deux sessions expérimentales successives déterminées par le temps de présentation de la scène 'amorcer'. Ainsi, dans une session expérimentale la scène 'amorcer' était toujours présentée durant 30 ms et dans l'autre durant 150 ms. La moitié des sujets de chaque sexe exécutaient la session 30 ms avant la session 150 ms, le pattern inverse étant réalisé par l'autre moitié des sujets. L'intervalle séparant ces deux sessions était fixé à une semaine. Une session expérimentale se composait de quatre phases successives, la première constituant un apprentissage et les trois suivantes l'expérience. Ces phases différaient les unes des autres par le champ visuel de présentation et le type de filtrage des scènes 'test'.

Dans l'étape d'apprentissage, les scènes 'test' n'étaient pas filtrées et leur présentation se limitait au centre de l'écran, ceci dans le but d'habituer les participants à la tâche. Dans la première phase expérimentale, les scènes 'test' non-filtrées étaient présentées

aléatoirement soit dans le chpVD/HG, soit dans le chpVG/HD. Cette phase visait à spécifier s'il existe une supériorité d'un hémisphère sur l'autre lors de l'appariement de scènes 'test' non-filtrées et ce, en fonction du temps de présentation de la scène 'amorce'. Dans la seconde phase expérimentale, les scènes 'test' filtrées soit en BF, soit en HF étaient présentées en vision centrale (chpVC). Cette phase visait à étudier la vitesse de traitement relatif, en vision centrale, d'une gamme de fréquence sur l'autre (effet de préférence fréquentielle) en fonction du temps de présentation de la scène 'amorce'.

Dans la troisième phase expérimentale d'une session, les scènes 'test' étaient filtrées et présentées aléatoirement soit dans le chpVD/HG, soit dans le chpVG/HD. Cette dernière phase avait pour but de tester la SHFS en fonction de la disponibilité temporelle de l'amorce. Cette troisième phase, primordiale pour nos recherches, était la plus difficile. Les deux autres phases expérimentales, d'un niveau de difficulté croissant, ont donc été élaborées afin d'adapter les sujets à la réalisation de la troisième phase, tout en nous apportant des informations complémentaires. Par conséquent, l'ordre de passation de ces 3 phases expérimentales était fixe.

L'expérience comprenait 32 essais d'apprentissage et 256 essais expérimentaux pour chaque session :

- 64 essais présentant des scènes 'test' non-filtrées pour la première phase (16 essais "scène 'test' appariée" et 16 essais "scène 'test' non-appariée" dans chaque champ visuel de présentation),
- 64 essais présentant des scènes filtrées pour la seconde phase (16 essais "scène 'test' appariée" et 16 essais "scène 'test' non-appariée", en BF et HF),
- 128 essais pour la troisième phase (16 essais "scène 'test' appariée" et 16 essais "scène 'test' non-appariée", en BF et HF, dans chaque champ visuel de présentation).

La durée de chaque session expérimentale était d'environ 30 minutes par sujet.

4. Le plan expérimental

Le plan de l'expérience comportait quatre facteurs intra-sujet : le temps de présentation de la scène 'amorce' (30 ms vs. 150 ms), le type de filtrage de la scène 'test' (Non-Filtrée vs. BF vs. HF), le champ visuel de présentation de la scène 'test'

(chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG) et l'appariement catégoriel entre la scène 'amorce' et la scène 'test' (apparié vs. non-apparié), et un facteur inter-sujet : le sexe des sujets (masculin vs. féminin).

5. Hypothèses et prédictions expérimentales relatives à l'appariement des scènes 'test' filtrées

Notre tâche d'appariement comprenait trois étapes de traitement : (1) une reconnaissance de la scène 'amorce', (2) une reconnaissance de la scène 'test', (3) et un appariement de la scène 'test' sur la scène 'amorce' qui serait fonction du traitement réalisé lors des deux étapes précédentes. La manipulation du temps de présentation étant appliquée sur la 'scène' amorce, la formulation des prédictions relatives à un effet du temps de présentation sur les performances d'appariement des sujets portaient, essentiellement, sur les processus mis en jeu lors du traitement de cette première scène.

La scène 'amorce' n'était pas filtrée. L'information en basses et hautes fréquences spatiales étant disponible, sa reconnaissance serait prédisposée à une sélection des fréquences spatiales. L'appariement ultérieur de la scène 'test' devrait être facilité si son contenu fréquentiel correspond aux fréquences spatiales préférentiellement sélectionnées dans l'image 'amorce'. Quel est l'effet de la manipulation du temps de présentation sur la sélection des fréquences spatiales de l'image 'amorce' et la conséquence de cette sélection sur l'appariement ultérieur des scènes 'test' filtrées ?

Selon une logique de traitement CtF, la scène 'amorce' présentée brièvement (30 ms) serait reconnue à partir de la sélection de l'information contenue dans les BF's alors que cette même scène présentée plus longtemps (150 ms) serait reconnue sur la base de la sélection de l'information en HF's. A 30 ms, le système visuel construirait une représentation passe-bas de l'amorce et à 150 ms, une représentation passe-haut. Par conséquent, lorsque les scènes 'test' filtrées étaient présentées en vision centrale ou latéralisées (2^{ème} et 3^{ème} phase expérimentale), nous prédisions une interaction entre les temps de présentation de l'amorce et les fréquences spatiales de la scène 'test' de la forme suivante :

- les scènes 'test' en BFs devraient être appariées plus rapidement que les scènes 'test' en HFs (précédence des BFs) pour la condition 30 ms et, inversement,
- les scènes 'test' en HFs devraient être appariées plus rapidement que les scènes 'test' en BFs (précédence des HFs) pour la condition 150 ms.

Par ailleurs, nous savons que les hémisphères sont spécialisés dans la sélection de différentes bandes de fréquences spatiales. Dans une optique de traitement CtF de la scène 'amorçage', un court temps de présentation (30 ms) devrait privilégier la sélection des BFs par l'hémisphère droit, alors qu'un temps de présentation plus long (150 ms) devrait privilégier la sélection des HFs par l'hémisphère gauche. En d'autres termes, à 30 ms, l'hémisphère droit construirait une représentation passe-bas de l'amorce et à 150 ms, l'hémisphère gauche construirait une représentation passe-haut. Ajoutons, enfin, que la reconnaissance des scènes 'test', présentées 100 ms, serait prédisposée à une SHFS. En effet, les données de notre étude comportementale princeps (chapitre 4) montrent que l'hémisphère droit est supérieur au gauche dans la reconnaissance des scènes 'test' en BFs et l'hémisphère gauche est supérieur au droit dans celle des scènes 'test' en HFs.

Par conséquent, l'appariement ultérieur d'une scène 'test' filtrée latéralisée devrait être plus rapide si ses composantes fréquentielles correspondent à la représentation que possède l'hémisphère sur lequel elle se projette, et d'autant plus si elle se projette sur l'hémisphère spécialisé dans son traitement. Dans une optique de traitement CtF, nos prédictions concernant l'appariement des scènes 'test' filtrées latéralisées (3^{ème} phase expérimentale) étaient les suivantes (cf. Tableau VII) :

- Dans la session 30 ms, les scènes 'test' en BFs devraient être appariées plus rapidement lorsqu'elles sont présentées dans le chpVG (i.e. projetées sur l'hémisphère droit qui contient la représentation passe-bas de l'amorce) que dans le chpVD (projetées sur l'hémisphère gauche).
- Dans la session 150 ms, les scènes 'test' en HFs devraient être appariées plus rapidement lorsqu'elles sont présentées dans le chpVD/HG que dans le chpVG/HD.
- Remarquons que nos hypothèses ne nous ont pas permis de prédire l'avantage d'un champ visuel de présentation pour (i) l'appariement des scènes 'test' en HFs (traitées préférentiellement par l'hémisphère gauche) sur

la représentation passe-bas de l'amorce (élaborée par l'hémisphère droit) dans la session 30 ms et (ii) l'appariement des scènes 'test' en BF_s (traitées par l'hémisphère droit) sur la représentation passe-haut de l'amorce (élaborée par l'hémisphère gauche) dans la condition 150 ms.

Reconnaissance des scènes naturelles				PREDICTIONS des performances d'appariement		
scène 'amorce' non-filtrée			scène 'test' filtrée	scène 'test' BF _s	scène 'test' HF _s	
effet de la manipulation du temps de présentation	temps de présentation	représentation	SHFs			
Sélection partielle de l'information fréquentielle en disponibilité temporelle du stimulus visuel (analyse CtF)	=> 30 ms	représentation en BF _s dans l'HD	supériorité de l'HD dans le traitement des BF _s et supériorité de l'HG dans le traitement des HF _s	=>	avantage du chpVG/HD	<i>imprédictible</i>
	=> 150 ms	représentation en HF _s dans l'HG		=>	<i>imprédictible</i>	avantage du chpVD/HG
Sélection de l'ensemble du spectre fréquentiel	=> 30 ms	représentation en BF _s dans l'HD représentation en HF _s dans l'HG		=>	avantage du chpVG/HD	avantage du chpVD/HG
	=> 150 ms	<i>imprédictible</i>		=>	avantage du chpVG/HD ?	

Tableau VII : Récapitulatif des prédictions expérimentales concernant l'appariement des scènes 'test' filtrées latéralisées.

Cependant, dans la problématique de notre étude, nous avons émis l'hypothèse alternative que, quel que soit le temps de présentation, le système visuel analyserait en parallèle l'ensemble du spectre fréquentiel et que lorsqu'il disposerait de peu de temps, les hémisphères analyseraient la bande de fréquences spatiales pour laquelle ils sont spécialisés. L'hémisphère droit contiendrait une représentation passe-bas de l'amorce et l'hémisphère gauche, une représentation passe-haut. Nos prédictions alternatives étaient alors les suivantes (cf. Tableau VII) :

- Lorsque le temps de présentation de l'amorce était très court (30 ms), les scènes 'test' en BF_s devraient être appariées plus rapidement dans le chpVG/HD que dans le chpVD/HG et les scènes 'test' en HF_s, plus rapidement dans le chpVD/HG que dans le chpVG/HD.
- L'effet d'une présentation plus longue de l'amorce (150 ms) sur les performances d'appariement est plus difficile à prédire. Si ce temps de

présentation est suffisamment court pour contraindre les hémisphères à se spécialiser dans le traitement de la scène 'amorcer', nous devrions observer des résultats similaires à la session 30 ms. Dans le cas contraire, nous avons émis l'hypothèse que l'augmentation du temps de présentation diminuerait la difficulté de la tâche, jusqu'à modifier la nature du traitement nécessaire. En accord avec les données de la littérature, nous devrions observer un appariement plus rapide des scènes 'test' dans le chpVG/HD que dans le chpVD/HG, quelles que soient leurs composantes fréquentielles.

Nous avons également manipulé le facteur sexe des sujets à titre exploratoire. En effet, l'effet des contraintes temporelles sur la spécialisation hémisphérique des femmes n'a jamais été étudié. L'intégration du facteur sexe nous a également permis de tester si les effets consécutifs à la manipulation du temps de présentation de la scène 'amorcer' diffèrent entre les hommes et les femmes.

IV. Résultats

Les temps de réponses correctes moyens (TR_m), les écart-types (σ) et les pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour chaque condition expérimentale des phases 1, 2 et 3 sont présentés dans le Tableau VIII. Les sujets faisant plus de 30% d'erreurs dans une des conditions expérimentales (soit plus de 5 erreurs sur 16) ont été exclus de l'analyse. Nous avons exclu deux sujets de chaque sexe. Afin de réduire l'effet des valeurs extrêmes et aberrantes, les temps de réponse corrects supérieurs ou inférieurs à deux écart-types des TR_m obtenus par sujet et par condition expérimentale ont été ôtés de l'analyse. Sur ce critère, 4,44% des réponses correctes ont été ôtés.

Le pourcentage d'erreurs moyen par condition expérimentale variait de 0,39% à 12,11%, avec un pourcentage d'erreurs moyen global de 4,79 %. De plus, le pourcentage d'erreurs pour un temps de présentation de la scène 'amorcer' de 30 ms (7,93%) était plus élevé que pour un temps de présentation de 150 ms (1,64%). L'indice *d*' a été calculé pour chaque condition expérimentale (cf. Tableau VIII). Dans le cas présent, il nous renseignait sur la capacité des sujets à discriminer les scènes 'amorcer' et 'test' appariées des scènes 'amorcer' et 'test' non-appariées. Les valeurs du *d*' étaient globalement légèrement

inférieures pour un temps de présentation de 30 ms que pour une présentation de 150 ms. Dans ce dernier cas, les d' étaient toujours supérieurs à 3,0. Ces deux observations ont montré que les conditions de présentation brève de la scène 'amorce' rendaient la tâche plus difficile à réaliser par les sujets et que la tâche d'appariement était réalisée aisément par les sujets lorsque le temps de présentation de la scène 'amorce' était plus long (150 ms). Une analyse de la variance (ANOVA) a été conduite sur la variable de traitement principale : TRm²⁵. Des ANOVA distinctes ont été effectuées pour chaque phase expérimentale.

		Phase 1		Phase 2		Phase 3			
		Non-Filtrées		BFs	HFfs	BFs		HFfs	
		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVC		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVG/HD	chpVD/HG
30 ms	TRm	492	499	498	497	447	471	471	455
	σ	112	111	66	79	53	49	65	55
	%er	8,59	8,59	6,05	8,00	10,16	8,59	7,81	5,66
	%DC	93,75	89,06	95,31	92,19	86,72	89,45	92,19	96,09
	%FA	10,55	6,25	7,42	8,20	7,03	6,64	7,81	7,42
	d'	= 2,8	= 2,8	> 3,0	= 2,7	= 2,6	= 2,8	= 2,7	> 3,0
150 ms	TRm	399	412	385	387	410	429	413	421
	σ	61	70	59	60	77	69	67	67
	%er	0,78	1,95	0,78	0,78	2,34	1,76	2,54	2,15
	%DC	99,60	97,27	99,61	99,61	98,05	98,44	97,66	98,44
	%FA	1,18	1,18	1,18	1,18	2,731	1,958	2,73	2,73
	d'	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0

Tableau VIII : Temps de réponses correctes moyens (TRm) en ms, écart-types (σ) et pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorce' en fonction du type de filtrage de la scène 'test' (Non-Filtrées vs. BFfs vs. HFfs), du champ visuel de présentation de la scène 'test' (chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG) et du temps de présentation de la scène 'amorce' (150 ms vs. 30 ms). Les pourcentages moyens de détections correctes (%DC), de fausses alarmes (%FA) et les valeurs du d' sont également présentés.

– Appariement des scènes 'test' non filtrées latéralisées (phase 1)

Une ANOVA (2x2x2) a été conduite les TRm pour appairer la scène 'test' non-filtrée à la scène 'amorce' et prenait en compte les facteurs sexe, temps de présentation et champ visuel de présentation.

²⁵ Nous avons également conduit une ANOVA sur le pourcentage de fausses alarmes (%FA) et le pourcentage d'omissions (%Om), mais nous ne présentons pas cette analyse qui ne nous a apporté aucun élément d'information complémentaire.

L'effet principal temps de présentation était significatif, le TRm étant plus rapide dans la condition 150 ms (405 ms) que dans la condition 30 ms (496 ms) ($F(1,14) = 11,73$, $CMe = 11140,87$, $p < 0,005$). De plus, l'effet principal du champ visuel de présentation était proche de la significativité, le TRm étant plus rapide dans le chpVG/HD (445 ms) que dans le chpVD/HG (456 ms) ($F(1,14) = 3,73$, $CMe = 459,78$, $p = 0,07$). Cependant, ces deux facteurs n'interagissaient pas ($F(1,14) < 1$). Enfin, le facteur "sexe" n'avait pas d'effet principal sur les TRm ($F(1,14) < 1$) et n'interagissait ni sur le temps de présentation ($F(1,14) < 1$), ni sur le champ visuel de présentation ($F(1,14) < 1$), ni sur l'interaction de ces deux facteurs ($F(1,14) < 1$).

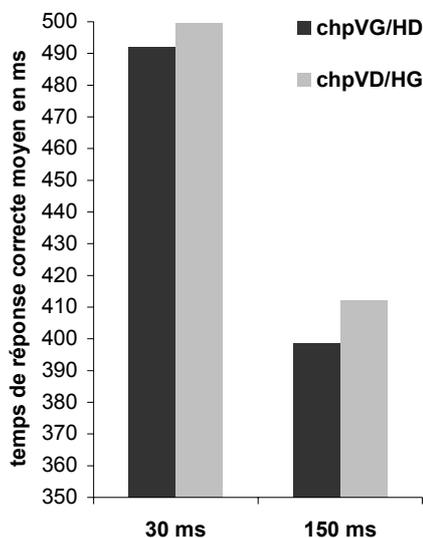


Figure 55 : Temps de réponses correctes moyens en ms pour appairer une scène 'test' non-filtrée à une scène 'amorçage' en fonction du temps de présentation de la scène 'amorçage' (30 ms vs. 150 ms) et du champ visuel de présentation de la scène 'test' (chpVG/HD vs. chpVD/HG).

– *Appariement des scènes 'test' filtrées présentées en vision centrale (phase 2)*

Une ANOVA (2x2x2) a été conduite sur les TRm pour appairer la scène 'test' filtrée et présentée en vision centrale à la scène 'amorçage'. Elle intégrait les facteurs sexe, temps de présentation et la fréquence spatiale de la scène 'test' (BFs vs. HF).

Seul l'effet principal du temps de présentation était significatif, le TRm étant plus rapide à 150 ms (386 ms) qu'à 30 ms (497 ms) ($F(1,14) = 57,93$, $CMe = 3435,84$, $p < 0,0001$). Les TRm ne différaient donc pas en fonction du sexe ($F(1,14) = 1,63$, $CMe = 12833,98$, $p = 0,22$) ou de la fréquence spatiale des scènes 'test' ($F(1,14) < 1$).

Par ailleurs, l'interaction entre le temps de présentation 'amorçage' et les fréquences spatiales 'test' n'était pas significative ($F(1,14) < 1$) : l'appariement des scènes 'test' en BFs ne différaient pas de celui des scènes 'test' en HF ni dans la condition 30 ms ($F(1,14) < 1$),

ni dans la condition 150 ms ($F(1,14) < 1$). Pour finir, le facteur sexe n'interférait ni sur le temps de présentation 'amorce' ($F(1,14) = 1,02$, $CMe = 3435,84$, $p = 0,33$), ni sur le type de filtrage 'test' ($F(1,14) < 1$), ni sur l'interaction de ces deux facteurs ($F(1,14) < 1$).

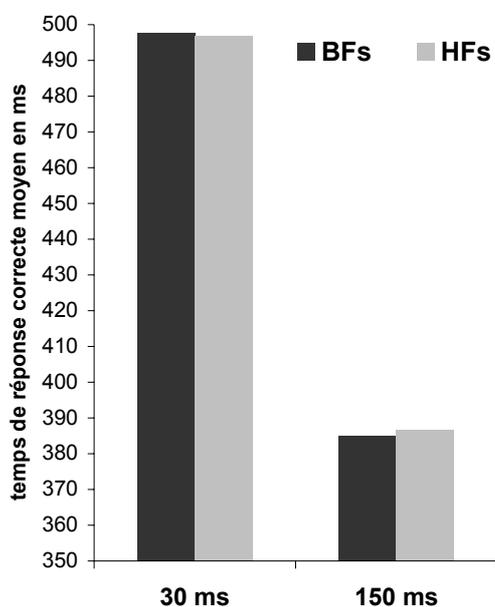


Figure 56 : Temps de réponses correctes moyens en ms pour appairer une scène 'test' filtrée à une scène 'amorce' en fonction du temps de présentation de la scène 'amorce' (30 ms vs. 150 ms) et des fréquences spatiales de la scène 'test' (BFs vs. HFs).

– Appariement des scènes 'test' filtrées latéralisées (phase 3)

Enfin, une ANOVA ($2 \times 2 \times 2 \times 2$) a été conduite sur les TRm pour appairer la scène 'test' filtrée et latéralisée. Elle comprenait les facteurs sexe, temps de présentation, fréquence spatiale et champ visuel de présentation.

Comme nous l'avons observé dans les deux précédentes phases expérimentales, le TRm était significativement plus long à 30 ms (461 ms) qu'à 150 ms (418 ms) ($F(1,14) = 8,53$, $CMe = 6748,61$, $p < 0,05$). L'analyse a également révélé que l'avantage du chpVG/HD (435 ms) sur le chpVD/G (444 ms) approchait du seuil de significativité ($F(1,14) = 4,20$, $CMe = 558,19$, $p = 0,06$). Par contre, les TRm corrects ne différaient pas en fonction du sexe ($F(1,14) < 1$) et du filtrage ($F(1,14) < 1$).

– Précédence fréquentielle en fonction du temps de présentation

L'interaction simple entre le temps de présentation 'amorce' et les fréquences spatiales 'test' n'était pas significative ($F(1,14) < 1$) : l'appariement des scènes 'test' en BFs ne différaient pas de celui des scènes 'test' en HFns ni dans la condition 30 ms ($F(1,14) < 1$), ni dans la condition 150 ms ($F(1,14) < 1$).

Cependant, le champ visuel de présentation interagissait sur cette interaction simple ($F(1,14) = 6,35$, $CMe = 256,51$, $p < 0,05$). A 30 ms, nous avons observé une précédence significative du traitement des BFns (447 ms) sur le traitement des HFns (471 ms) dans le chpVG/HD ($F(1,14) = 8,31$, $CMe = 547,33$, $p < 0,05$) et une précédence des HFns (455 ms) sur les BFns (471 ms) proche du seuil de significativité dans le chpVD/HG ($F(1,14) = 3,69$, $CMe = 563,19$, $p = 0,07$). A 150 ms, nous n'avons observé de précédence fréquentielle ni dans le chpVG/HD ($F(1,14) < 1$), ni dans le chpVD/HG ($F(1,14) = 1,56$, $CMe = 339,88$, $p = 0,23$).

Ces résultats ont montré que pour un temps de présentation de la scène 'amorce' très court (30 ms), il y avait une précédence fréquentielle asymétrique en fonction du champ visuel de présentation qui disparaissait pour un temps plus long (150 ms) (cf. Figure 57).

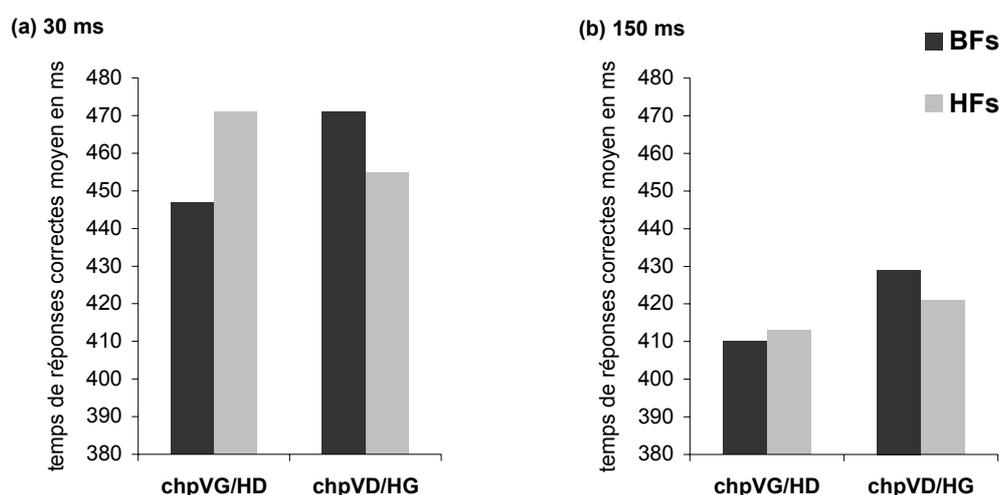


Figure 57 : Temps de réponses correctes moyennes en ms pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorce' en fonction des fréquences spatiales de la scène 'test' (BFns vs. HFns) et du champ visuel de présentation de la scène 'test' (chpVG/HD vs. chpVD/HG) lorsque la scène 'amorce' était présentée 30 ms (a) ou 150 ms (b).

– Asymétrie cérébrale en fonction du temps de présentation

Nous avons observé une interaction significative entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation ($F(1,14) = 23,66$, $CMe = 223,30$, $p < 0,0005$). Les scènes 'test' en BFs étaient appariées significativement plus rapidement dans le chpVG/HD (429 ms) que dans le chpVD/HG (450 ms) ($F(1,14) = 23,94$, $CMe = 306,31$, $p < 0,0005$). Nous n'avons pas observé de supériorité d'un champ visuel de présentation lors de l'appariement des scènes 'test' en HFs ($F(1,14) < 1$). Ainsi, indépendamment du temps de présentation de la scène 'amorce', il y avait un avantage du chpVG/HD sur le chpVD/HG pour l'appariement des BFs.

Un effet directement en lien avec nos hypothèses est que le temps de présentation de la scène 'amorce' interférait sur le traitement hémisphérique des fréquences spatiales ($F(1,14) = 6,35$, $CMe = 256,51$, $p < 0,05$). Plus précisément, l'interaction entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation était toujours présente pour la condition 30 ms ($F(1,14) = 25,29$, $CMe = 252,65$, $p < 0,0005$). Par ailleurs, les scènes 'test' en BFs étaient appariées significativement plus rapidement dans le chpVG/HD (447 ms) que dans le chpVD/HG (471 ms) ($F(1,14) = 24,44$, $CMe = 153,96$, $p < 0,0001$) et les scènes 'test' en HFs étaient appariées significativement plus rapidement dans le chpVD/HG (455 ms) que dans le chpVG/HD (471 ms) ($F(1,14) = 5,65$, $CMe = 370,01$, $p < 0,05$).

Par contre, l'interaction entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation n'était plus observée pour la condition 150 ms ($F(1,14) = 2,30$, $CMe = 227,16$, $p = 0,15$). Les scènes 'test' en BFs étaient toujours appariées significativement plus rapidement dans le chpVG/HD (410 ms) que dans le chpVD/HG (429 ms) ($F(1,14) = 7,51$, $CMe = 384,91$, $p < 0,05$). Cependant, nous observions à présent un avantage du chpVG/HD (413 ms) sur le chpVD/HG (421 ms) lors de l'appariement des scènes 'test' en HFs, cette dominance hémisphérique n'étant pas significative ($F(1,14) = 1,12$, $CMe = 411,30$, $p = 0,31$).

Ces résultats ont donc montré une SHFs classique pour un court temps de présentation de la scène 'amorce' (30 ms) qui évoluait vers un avantage de l'hémisphère droit pour le traitement des BFs et une absence d'asymétrie cérébrale pour le traitement des HFs lorsque le temps de présentation était plus long (150 ms) (cf. Figure 58).

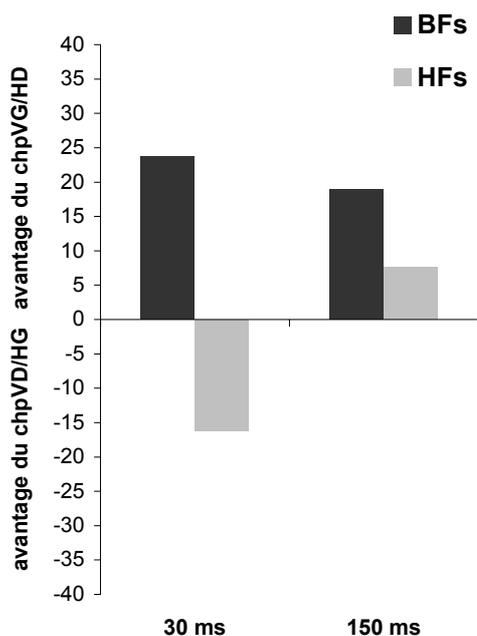


Figure 58 : Spécialisation hémisphérique de l'appariement des fréquences spatiales de la scène 'test' en fonction du temps de présentation de la scène 'amorce'. L'avantage en ms d'un champ visuel/hémisphère sur l'autre a été calculé par la soustraction des TRm pour appairer correctement une scène 'test' présente dans le chpVG/HD à une scène 'amorce' aux TRm lorsque la scène 'test' était présentée dans le chpVD/HG. En conséquence, les temps positifs correspondent à un avantage de l'appariement d'une gamme spécifique de fréquences spatiales dans le chpVG/HD et les temps négatifs à un avantage dans le chpVD/HG.

Par ailleurs, l'interaction significative entre le temps et le champ visuel de présentation pour les HF ($F(1,14) = 7,37$, $CMe = 306,12$, $p < 0,05$) suggérait une inversion de l'avantage d'un champ visuel sur l'autre en fonction du temps de présentation de la scène 'amorce' pour cette bande de fréquences spatiales particulière (cf. Figure 59). Lorsque le temps de présentation de la scène 'amorce' était bref (30 ms), il y avait une supériorité du chpVD/HG sur le chpVG/HD pour appairer les scènes 'test' en HF, qui se transformait en un avantage du chpVG/HD sur le chpVD/HG pour des conditions de présentation plus longues (150 ms). Nous n'avons pas observé une telle inversion du traitement hémisphérique pour les BF, l'interaction entre le temps et le champ visuel de présentation n'étant pas significative dans cette condition ($F(1,14) < 1$).

L'inversion, spécifique au traitement des HF, de l'avantage d'un hémisphère sur l'autre suggère donc que l'hémisphère droit est particulièrement impliqué dans le traitement de cette bande de fréquences spatiales pour un temps de présentation plus long (150 ms). Par conséquent, la spécialisation hémisphérique classique observée à 30 ms disparaîtrait au profit d'une supériorité de l'hémisphère droit sur l'hémisphère gauche quel que soit le type de filtrage des scènes 'test' à 150 ms.

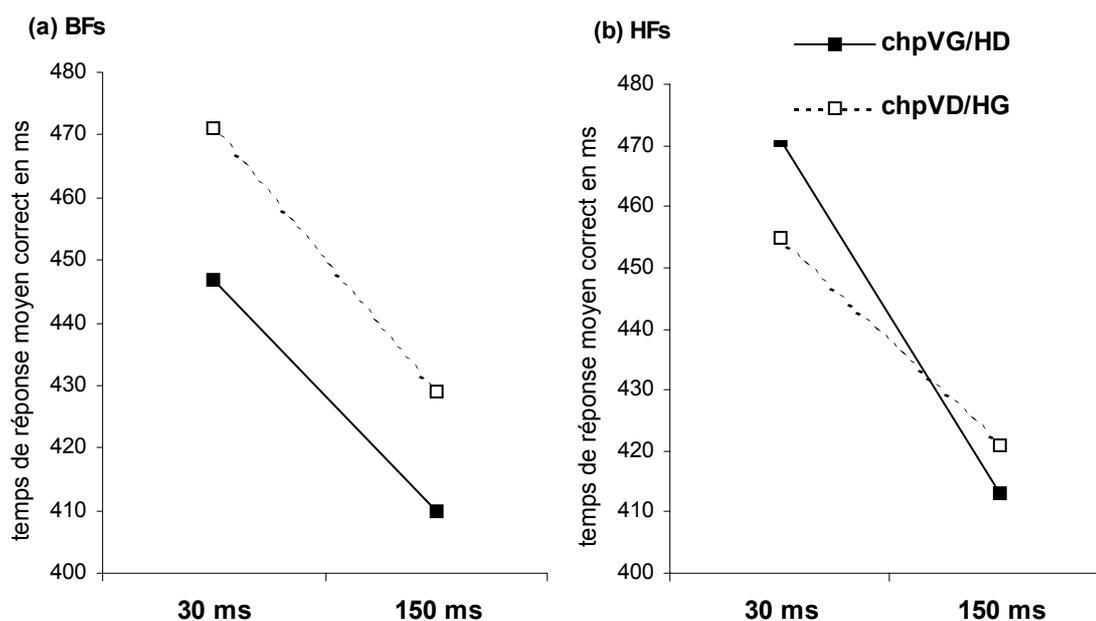


Figure 59 : Temps de réponses correctes moyennes en ms pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorçée' en fonction du temps de présentation de la scène 'amorçée' (30 ms vs. 150 ms) et du champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVD/HG) lorsque la scène 'test' est filtrée en BFs **(a)** ou en HF **(b)**. Ce graphique montre que lorsque le temps de présentation de la scène 'amorçée' augmentait, le temps de traitement des HF par l'hémisphère droit diminuait davantage que celui réalisé par l'hémisphère gauche.

Bien que le facteur sexe n'interagisse pas sur l'interaction de second ordre entre les composantes fréquentielles, le champ visuel et le temps de présentation, l'objectif second de cette étude était d'explorer la SHFs chez les femmes. C'est pourquoi, nous avons également conduit des analyses distinctes pour les hommes et les femmes. Les TRm, les écart-types (σ) et les pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour chaque condition expérimentale des phases 1, 2 et 3 sont présentés dans le Tableau IX pour les sujets de sexe masculin et le Tableau X pour les sujets de sexe féminin.

– Population masculine

		Sexe masculin							
		Phase 1		Phase 2		Phase 3			
		Non-Filtrées		BFs	HF	BFs		HF	
		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVC		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVG/HD	chpVD/HG
30 ms	TRm	475	487	488	485	439	473	463	448
	σ	53	32	34	35	33	28	35	34
	%er	8,59	12,11	8,98	7,42	11,72	10,55	10,55	6,25
	%DC %FA d'	92,19 8,59 = 2,8	84,380 8,59 = 2,4	92,97 10,94 = 2,7	91,41 6,25 = 2,9	85,94 9,38 = 2,4	89,06 10,16 = 2,5	89,84 10,94 = 2,5	96,09 8,59 > 3,0
150 ms	TRm	390	403	362	359	387	418	398	408
	σ	65	75	64	49	68	74	74	68
	%er	0,78	1,56	1,17	1,17	3,13	1,17	3,13	3,91
	%DC %FA d'	100 1,56 > 3,0	97,66 0,78 > 3,0	100 2,34 > 3,0	99,22 1,56 > 3,0	97,66 3,91 > 3,0	98,44 0,78 > 3,0	96,88 3,13 > 3,0	97,66 5,47 > 3,0

Tableau IX : Population masculine. Temps de réponses correctes moyens (TRm) en ms, écart-types (σ) et pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorce' en fonction du type de filtrage de la scène 'test' (Non-Filtrées vs. BFs vs. HF), du champ visuel de présentation de la scène 'test' (chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG) et du temps de présentation de la scène 'amorce' (150 ms vs. 30 ms). Les pourcentages moyens de détections correctes (%DC), de fausses alarmes (%FA) et les valeurs du d' sont également présentés.

Pour les sujets de sexe masculin, l'interaction entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation était significative pour la condition 30 ms ($F(1,14) = 19,21$, $CMe = 252,65$, $p < 0,001$), et approchait du seuil de significativité pour la condition 150 ms ($F(1,14) = 3,72$, $CMe = 227,16$, $p = 0,07$).

– Précédence fréquentielle des hommes en fonction du temps de présentation

Nous avons, tout d'abord, observé que les hommes présentaient à 30 ms une précédence fréquentielle asymétrique en fonction du champ visuel de présentation qui disparaissait à 150 ms (cf. Figure 60). A 30 ms, les BFs (439 ms) étaient traitées significativement plus rapidement que les HF (463 ms) dans le chpVG/HD ($F(1,14) = 4,31$, $CMe = 547,33$, $p = 0,05$) et inversement, les HF (448 ms) étaient traitées

significativement plus rapidement que les BFs (473 ms) dans le chpVD/HG ($F(1,14) = 4,43$, $CMe = 563,19$, $p = 0,05$). A 150 ms, une précedence fréquentielle n'était observée ni dans le chpVG/HD ($F(1,14) = 2,02$, $CMe = 229,35$, $p = 0,18$), ni dans le chpVD/HG ($F(1,14) = 1,13$, $CMe = 339,88$, $p = 0,31$).

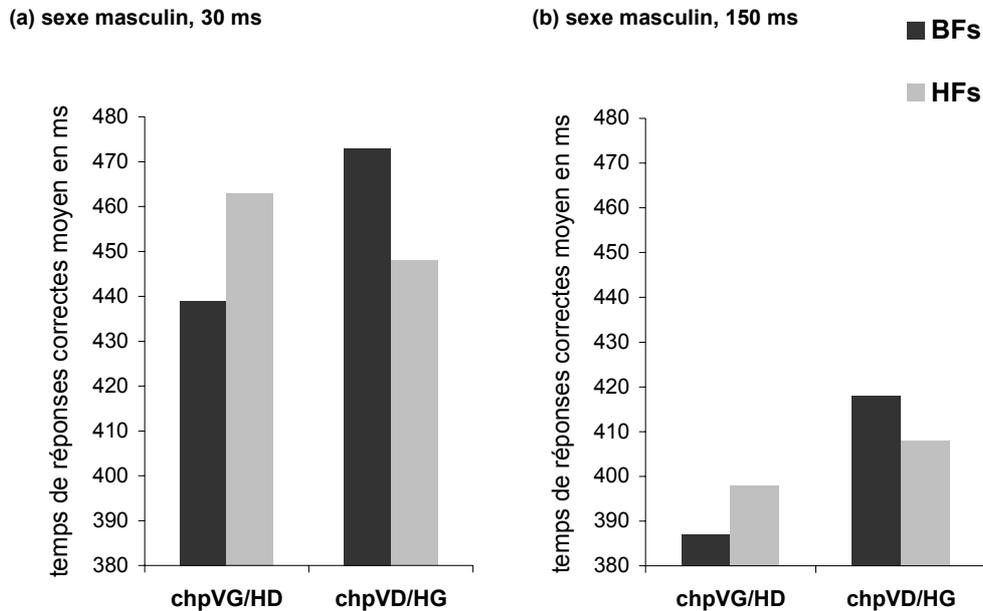


Figure 60 : Précédence fréquentielle pour la population masculine. Temps de réponses correctes moyens en ms pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorçage' en fonction des fréquences spatiales de la scène 'test' (BFs vs. HF) et du champ visuel de présentation de la scène 'test' (chpVG/HD vs. chpVD/HG) lorsque la scène 'amorçage' était présentée 30 ms (a) ou 150 ms (b).

– Asymétrie cérébrale des hommes en fonction du temps de présentation

A 30 ms, les scènes 'test' en BF étaient appariées significativement plus rapidement dans le chpVG/HD (439 ms) que dans le chpVD/HG (473 ms) ($F(1,14) = 29,45$, $CMe = 153,96$, $p < 0,0001$). L'avantage du chpVD/HG (448 ms) sur le chpVG/HD (463 ms) pour l'appariement des scènes 'test' en HF n'était quant à lui pas significatif ($F(1,14) = 2,63$, $CMe = 370,01$, $p = 0,13$). A 150 ms, les scènes 'test' en BF étaient toujours appariées significativement plus rapidement dans le chpVG/HD (387 ms) que dans le chpVD/HG (418 ms) ($F(1,14) = 9,81$, $CMe = 384,91$, $p < 0,01$). L'avantage du chVG/HD (398 ms) sur le chpVD/HG (408 ms) était également observé pour l'appariement des HF, mais cette différence n'était pas significative ($F(1,14) = 1,00$, $CMe = 411,30$, $p < 0,33$).

En terme de significativité, le pattern d'asymétrie cérébrale des hommes restait le même quel que soit le temps de présentation de la scène 'amorce'. En effet, il y avait une supériorité significative du chpVG/HD pour l'appariement des BF's et aucune différence significative entre les champs visuels en ce qui concerne l'appariement des HF's. Cependant, similairement à l'analyse statistique réalisée indépendamment du sexe des sujets, nous avons observé une interaction significative entre le temps et le champ visuel de présentation spécifique au traitement des HF's (HF's : $F(1,14) = 4,33$, $CMe = 306,12$, $p = 0,05$; BF's : $F(1,14) < 1$). Cette interaction suggérait à nouveau une inversion de l'avantage d'un champ visuel sur l'autre lors du traitement des HF's en fonction du temps de présentation des scènes 'amorce'.

En résumé, à 30 ms, il y aurait une spécialisation hémisphérique classique et, à 150 ms, une supériorité de l'hémisphère droit quelles que soient les composantes fréquentielles de la scène 'test' (cf. Figure 61a).

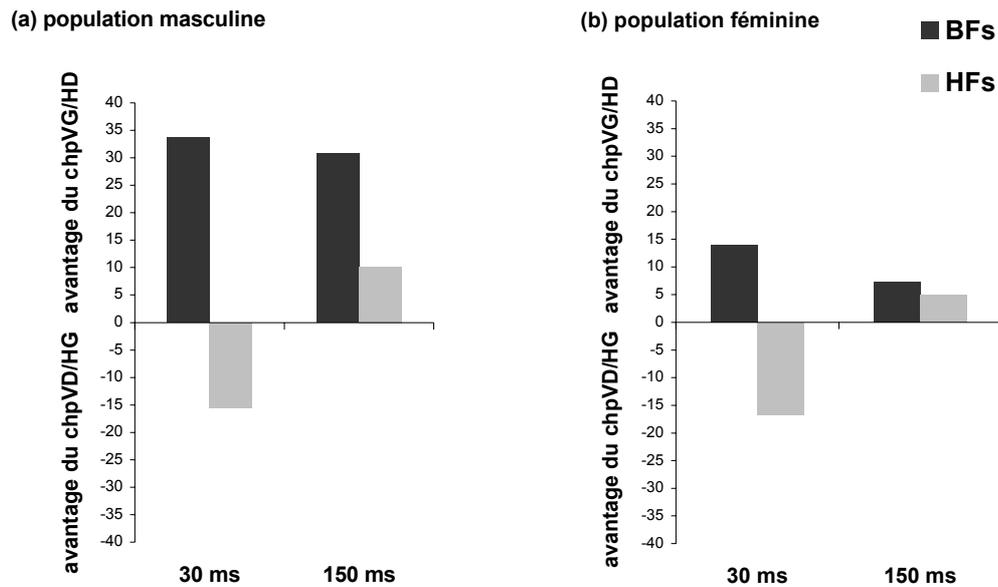


Figure 61 : Spécialisation hémisphérique de l'appariement des fréquences spatiales de la scène 'test' en fonction du temps de présentation de la scène 'amorce' pour la population masculine (a) et la population féminine (b). L'avantage en ms d'un champ visuel/hémisphère a été calculé par la soustraction des TRm pour apparier correctement une scène 'test' présente dans le chpVG/HD à une scène 'amorce' aux TRm lorsque la scène 'test' était présentée dans le chpVD/HG. En conséquence, les temps positifs correspondent à un avantage de l'appariement d'une gamme spécifique de fréquences spatiales dans le chpVG/HD et les temps négatifs à un avantage dans le chpVD/HG.

– Population féminine

		Sexe féminin							
		Phase 1		Phase 2		Phase 3			
		Non-Filtrées		BFs	HF	BFs		HF	
		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVC		chpVG/HD	chpVD/HG	chpVG/HD	chpVD/HG
30 ms	TRm	509	512	507	509	455	469	478	462
	σ	152	158	89	108	69	67	87	72
	%er	8,59	5,08	3,13	8,59	8,59	6,64	5,07	5,07
	%DC	95,31	93,75	97,66	92,97	87,50	89,84	94,53	96,09
	%FA	12,5	3,91	3,91	10,16	4,69	3,13	4,69	6,25
	d'	= 2,8	> 3,0	> 3,0	= 2,7	= 2,8	> 3,0	> 3,0	> 3,0
150 ms	TRm	408	420	408	414	433	440	429	434
	σ	58	68	47	60	83	66	60	67
	%er	0,78	2,34	0,39	0,39	1,56	2,34	1,95	0,39
	%DC	99,22	96,88	99,22	100	98,44	98,44	98,44	99,22
	%FA	0,78	1,56	0	0,78	1,56	3,13	2,34	0
	d'	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0	> 3,0

Tableau X : Population féminine. Temps de réponses correctes moyens (TRm) en ms, écart-types (σ) et pourcentages d'erreurs moyens (%er) pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorcer' en fonction du type de filtrage de la scène 'test' (Non-Filtrées vs. BF vs. HF), du champ visuel de présentation de la scène 'test' (chpVG/HD vs. chpVC vs. chpVD/HG) et du temps de présentation de la scène 'amorcer' (150 ms vs. 30 ms). Les pourcentages moyens de détections correctes (%DC), de fausses alarmes (%FA) et les valeurs du d' sont également présentés.

Pour les sujets de sexe féminin, l'interaction entre les fréquences spatiales et le champ visuel de présentation était significative pour la condition 30 ms ($F(1,14) = 7,45$, $CMe = 252,65$, $p < 0,05$), mais non significative pour la condition 150 ms ($F(1,14) < 1$).

– Précédence fréquentielle des femmes en fonction du temps de présentation

Pour un court temps de présentation de l'amorce (30 ms), la précédence fréquentielle asymétrique en fonction du champ visuel de présentation était beaucoup moins nette chez les femmes que chez les hommes (cf. Figure 62a). En effet, les femmes présentaient une précédence des BF (455 ms) sur les HF (478 ms) dans le chpVG/HD qui s'approchait du seuil de significativité ($F(1,14) = 4,00$, $CMe = 547,33$, $p = 0,06$), mais la précédence des HF (462 ms) sur les BF (469 ms) dans le chpVD/HG n'était pas

significative ($F(1,14) < 1$). A 150 ms, la préférence fréquentielle n'était observée ni dans le chpVG/HD, ni dans le chpVD/HG ($F(1,14) < 1$) (cf. Figure 62b).

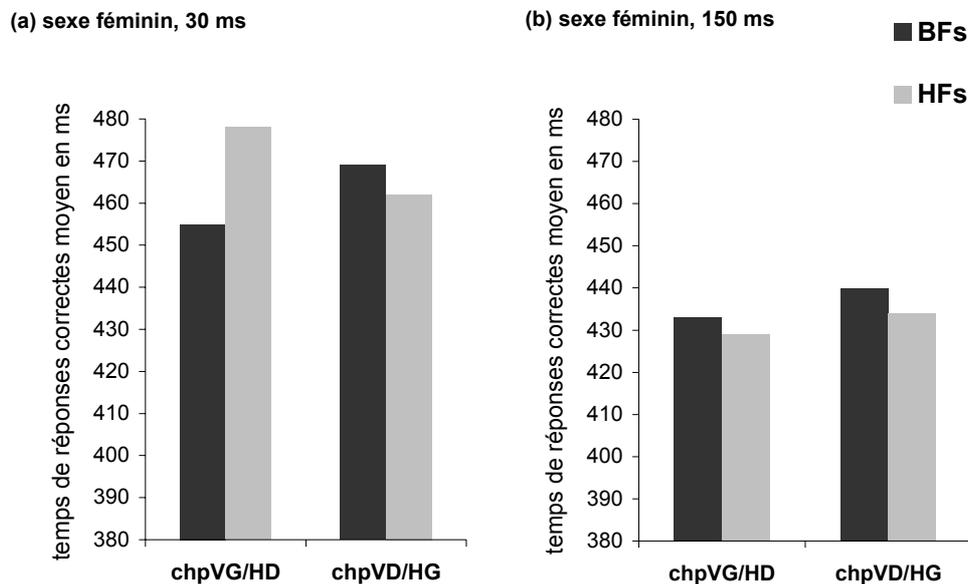


Figure 62 : Prédécence fréquentielle pour la population féminine. Temps de réponses correctes moyens en ms pour appairer une scène 'test' à une scène 'amorce' en fonction des fréquences spatiales de la scène 'test' (BFs vs. HF) et du champ visuel de présentation (chpVG/HD vs. chpVD/HG) lorsque la scène 'amorce' était présentée 30 ms (a) ou 150 ms (b).

– Asymétrie cérébrale des femmes en fonction du temps de présentation

A 30 ms, les scènes 'test' en BFs étaient appariées significativement plus rapidement dans le chpVG/HD (455 ms) que dans le chpVD/HG (469 ms) ($F(1,14) = 5,05$, $CMe = 153,96$, $p < 0,05$) et l'avantage du chpVD/HG (462 ms) sur le chpVG/HD (478 ms) pour l'appariement des scènes 'test' en HF était à nouveau non significatif ($F(1,14) = 3,03$, $CMe = 370,01$, $p = 0,10$). Contrairement au sujets de sexe masculin, à 150 ms, aucune différence entre les champs visuels de présentation n'était observée, ni pour les BFs ($F(1,14) < 1$), ni pour les HF ($F(1,14) < 1$). D'autre part, l'interaction entre le temps et le champ visuel de présentation n'était significative ni pour les BFs ($F(1,14) = 3,08$, $CMe = 306,12$, $p = 0,10$), ni pour les HF ($F(1,14) < 1$).

Ainsi, les femmes présenteraient comme les hommes une spécialisation hémisphérique classique dans la session 30 ms, mais, contrairement aux hommes, une absence d'asymétrie cérébrale fonctionnelle dans la session 150 ms (cf. Figure 61b).

V. DISCUSSION

Les résultats des trois phases expérimentales ont, tout d'abord, montré que les sujets faisaient moins d'erreurs et que l'indice *d'* était légèrement supérieur lorsque cette dernière était présentée 150 ms (*vs.* 30 ms). La tâche des sujets était donc plus difficile dans la condition 30 ms, suggérant ainsi, que la manipulation du temps de présentation influait sur les ressources cognitives nécessaires à la réalisation effective de la tâche.

1. Appariement des scènes 'test' non-filtrées latéralisées (phase 1)

Dans la première phase expérimentale, nous n'avons pas observé d'effet du temps de présentation des scènes 'amorce' sur l'appariement des scènes 'test' non-filtrées. Nos résultats tendent plutôt à montrer une supériorité de l'hémisphère droit sur le gauche, indépendamment du temps de présentation et contraire aux résultats de notre étude comportementale princeps (Chapitre 4). Cependant, l'appariement entre deux scènes non-filtrées, perceptivement identique, ne nécessite pas forcément une reconnaissance pour être correctement réalisé. Cette tâche peut être aisément accomplie de manière perceptive en appariant les 'blobs' de même contraste qui composent les scènes. L'hémisphère droit serait alors légèrement avantagé dans cette analyse spatiale, plutôt que "fréquentielle".

2. Appariement des scènes 'test' filtrées présentées en vision centrale (phase 2)

Dans la deuxième phase expérimentale, l'analyse statistique n'a pas révélé d'interaction entre le temps de présentation des scènes 'amorce' et les fréquences spatiales des scènes 'test'. Le temps nécessaire à l'appariement des scènes 'test' en BFs ne différaient pas de celui des scènes 'test' en HF et ce, quel que soit le temps de présentation de l'amorce. Ces résultats vont à l'encontre des prédictions formulées selon une logique d'analyse CtF.

On ne peut donc parler d'une sélection des fréquences spatiales contraintes par la disponibilité temporelle de la scène 'amorce' non-filtrée. Ces résultats vont plutôt dans le sens d'une flexibilité de l'analyse CtF (cf. Chapitre 1 – II.2.3.). Nous sommes d'avis que

l'analyse CtF se manifesterait de façon plus rigide lorsque les contraintes situationnelles sont plus élevées. Par exemple, la présentation d'images 'amorces' hybrides (i.e. information sémantique différente entre les deux échelles spatiales d'analyse) contraindrait le système visuel à privilégier la sélection d'une bande de fréquences spatiales en fonction de la disponibilité temporelle de l'amorce.

3. Appariement des scènes 'test' filtrées latéralisées (phase 3)

Les résultats de la troisième phase expérimentale contredisent également une stratégie d'analyse CtF. Tout d'abord et indépendamment du champ visuel de présentation des scènes 'test', nous n'avons pas observé d'interaction entre le temps de présentation des scènes 'amorces' et les fréquences spatiales des scènes 'test' à apparier.

Par ailleurs, les résultats de la session 30 ms ont montré que les scènes 'test' en BFs étaient appariées plus rapidement dans le chpVG/HD que dans le chpVD/HG (i.e. supériorité de l'hémisphère droit) alors que les scènes 'test' en HFs étaient appariées plus rapidement dans chpVD/HG que dans le chpVG/HD (i.e. supériorité de l'hémisphère gauche). Ce résultat est en faveur de notre hypothèse alternative. De fortes contraintes temporelles (induites par une présentation courte des scènes 'amorces'), ainsi que la contrainte d'une réponse rapide, obligeraient les deux hémisphères à traiter, en parallèle, la bande de fréquences spatiales des scènes 'amorces' pour laquelle ils sont spécialisés. L'hémisphère droit posséderait alors une représentation passe-bas de l'amorce et l'hémisphère gauche une représentation passe-haut de l'amorce. L'appariement de la scène 'test' filtrée serait alors plus rapide parce que ses composantes fréquentielles correspondent à la représentation que possède l'hémisphère sur lequel elle se projette.

Lorsque les contraintes temporelles étaient moindres (session 150 ms), nos résultats tendent à montrer une supériorité de l'hémisphère droit quelle que soit la bande de fréquences spatiales à apparier. Puisque les sessions expérimentales ne différaient que sur la base de contraintes temporelles manipulées en phase 'amorces', ces résultats suggèrent un décalage temporel du traitement hémisphérique de la scène 'amorces', caractérisé par une spécialisation hémisphérique classique et contrainte, se transformant rapidement en une supériorité de l'hémisphère droit à mesure que les contraintes temporelles diminuent.

Une interprétation de cette dynamique temporelle des ACF serait que les contraintes temporelles moduleraient la nature de l'information visuelle traitée par le

système visuel. Selon Guyader et al. (submitted), lorsque les contraintes temporelles sont fortes, la reconnaissance de scènes naturelles serait seulement basée sur le spectre d'amplitude. Dans ce cas, chaque hémisphère travaillerait en parallèle et extrairait ce qu'il peut du spectre d'amplitude de l'image, en accord avec ses compétences de traitement fréquentiel. Lorsque les contraintes temporelles diminuent, la tâche deviendrait plus spatiale (analyse de la phase) et adaptée aux compétences spatiales de l'hémisphère droit. Cette interprétation est proche de celle que nous avons proposé pour expliquer l'avantage de l'hémisphère droit dans l'appariement des scènes 'test' non-filtrées. Dans une interprétation alternative, la dynamique temporelle des ACF pourrait être, par exemple, l'expression d'un processus progressif d'inhibition de l'hémisphère droit sur l'hémisphère gauche au cours de l'analyse fréquentielle de la scène 'amorce'.

Enfin, lorsque les contraintes temporelles étaient fortes, nous avons observé une spécialisation hémisphérique de l'appariement des scènes 'test' filtrées aussi bien chez les hommes que chez les femmes. Lorsque les contraintes temporelles étaient plus faibles, cette spécialisation hémisphérique disparaissait au profit d'une dominance de l'hémisphère droit chez les hommes, alors qu'elle disparaissait totalement chez les femmes.

Nos résultats nous apportent des éléments d'information supplémentaires concernant l'aspect dynamique de la latéralisation hémisphérique des femmes sur lequel nous avons insisté dans le Chapitre 3. Fondamentalement, ils suggèrent que les femmes présentent, au même titre que les hommes, une SHFs mais que celle-ci ne pourrait être comportementalement mise en évidence que par le biais de situations expérimentales contraignantes (e.g., en réduisant le temps de présentation des stimuli visuels). Il reste à expliquer pourquoi les femmes ne présentent pas comme les hommes une supériorité de l'hémisphère droit dans la session 150 ms. L'origine de cette différence comportementale est sans doute à rechercher dans le "dimorphisme cérébral sexuel". Par exemple, la taille du corps calleux étant relativement plus importante chez les femmes que chez les hommes, il se pourrait donc que la représentation de la scène 'amorce' construite par l'hémisphère droit soit rapidement transférée à l'hémisphère gauche.

Dans le chapitre qui suit nous proposons une discussion générale sous la forme d'une synthèse de nos travaux, de leurs implications théoriques et des recherches que nous projetons de mener.

Chapitre 8 : DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

Nous avons étudié de manière pluridisciplinaire la nature et la dynamique des processus perceptivo-cognitifs impliqués dans la reconnaissance visuelle de scènes naturelles, en nous focalisant sur les propriétés physiologiques fondamentales du système visuel et la spécialisation hémisphérique dans le traitement des fréquences spatiales.

I. RAPPEL DU CADRE ET OBJECTIFS THEORIQUES

Les données issues de la psychophysique (e.g., Ginsburg, 1986 et Schyns & Oliva, 1994) de la neuroanatomie fonctionnelle des voies magnocellulaire et parvocellulaire (e.g., Van Essen & DeYoe, 1995) et de la simulation neurocomputationnelle (e.g., Hérault et al., 1997) convergent sur l'idée que l'analyse visuelle débute par une extraction en parallèle de différents attributs visuels élémentaires à différentes échelles (fréquences) spatiales, avec par défaut un principe de traitement 'Coarse-to-Fine' (CtF) : l'information en BF, véhiculée rapidement, permettrait une catégorisation initiale d'un stimulus visuel que validerait ou infirmerait l'information en HF, plus tardive.

Afin de mieux comprendre, décrire et modéliser les traitements mis en jeu dans l'analyse et la reconnaissance visuelle rapide, il est indispensable de spécifier la nature des processus corticaux qu'elle sous-tend. Une méthode d'approche est de se focaliser sur la spécialisation hémisphérique. En effet, des travaux réalisés en neuropsychologie cognitive (pour une revue, voir Ivry & Robertson, 1998) et en neuro-imagerie (e.g., Fink et al., 1996 et Heinze et al., 1998) suggèrent que la région temporo-pariétale (RTP) pourrait être un site important de l'analyse des fréquences spatiales, avec un rôle différentiel de chaque hémisphère : la RTP droite serait préférentiellement impliquée dans l'analyse passe-bas (BFs) et la RTP gauche, dans l'analyse passe-haut (HFs). Cependant, l'hypothèse d'une spécialisation hémisphérique de l'analyse des fréquences spatiales est inférée d'études ne

manipulant ni directement, ni explicitement les composantes fréquentielles des stimuli qu'elles utilisent.

II. SYNTHÈSE DES RECHERCHES RÉALISÉES, IMPLICATIONS THÉORIQUES ET RECHERCHES EN PROJET

Le travail réalisé au cours de cette thèse a concerné l'étude, par une approche neurocognitive, de la spécialisation hémisphérique dans le traitement des fréquences spatiales (SHFs) et ce, dans le cadre de la reconnaissance de scènes naturelles. Ces stimuli, plus écologiques et complexes que ceux habituellement utilisés dans cette perspective théorique, permettent une manipulation explicite de leurs composantes fréquentielles. Nos études ont été réalisées suivant deux axes, le premier portant principalement sur la nature des processus corticaux en relation avec une SHFs et le second sur l'évolution temporelle de cette spécialisation hémisphérique.

1. Nature des processus corticaux de la SHFs

Nous avons tout d'abord abordé l'étude de SHFs par une expérience en psychologie cognitive sur des sujets sains (Chapitre 4). Nous avons utilisé une tâche de reconnaissance de scènes naturelles filtrées soit passe-bas (BFs inférieures à 4 cpd), soit passe-haut (HF's supérieures à 6 cpd) présentées pendant 100 ms soit dans le champ visuel gauche/à l'hémisphère droit (chpVG/HD), soit dans le champ visuel droit/à l'hémisphère gauche (chpVD/HG). Nos résultats ont montré une interaction significative entre les hémisphères et le traitement des fréquences spatiales : la reconnaissance des scènes en BFs était plus rapide dans l'hémisphère droit et celle des scènes en HF's était plus rapide dans l'hémisphère gauche. Ces données comportementales sont en faveur d'une SHFs.

Afin d'obtenir des informations anatomiques corroborant ces asymétries comportementales, nous avons réalisé une étude en IRMf événementielle (Chapitre 5). Le protocole expérimental utilisé était inspiré de celui utilisé dans l'étude comportementale précédemment décrite, à l'exception d'une présentation des stimuli au centre du champ visuel. Les données fonctionnelles ont été analysées par le biais de deux méthodes distinctes, adaptées à nos objectifs théoriques.

- i. Dans un premier temps, notre étude IRMf visait à identifier les substrats anatomiques corticaux impliqués dans le traitement des fréquences spatiales. Nous avons comparé statistiquement les activations obtenues lors du traitement des BFs à celles obtenues lors du traitement des HFes. Les résultats ont montré une activation du lobule pariétal inférieur droit et une activation bilatérale du cortex temporal pour le contraste [BFs – HFes]. L'activation du cortex temporal prédominait (en terme de nombre de voxels) dans l'hémisphère droit et comprenait des structures anatomiques habituellement impliquées dans la reconnaissance de scènes visuelles (e.g. cortex inférotemporal, gyrus parahippocampique). Nous n'avons observé aucune activation significative pour le contraste [HFes – BFs]. L'ensemble de ces résultats conforte l'hypothèse d'une reconnaissance visuelle initiée par le traitement des BFs et suggère que ce processus prédominerait dans l'hémisphère droit.

- ii. Dans un deuxième temps, cette étude visait à localiser les aires corticales qui sous-tendent une SHFes. Les études d'imagerie fonctionnelle cérébrale qui ont rapporté une SHFes (e.g. Fink et al., 1996 ; Han et al., 2002; Martinez et al., 1997) n'ont jamais comparé directement les deux hémisphères sur chaque échelle/fréquence spatiale. Elles se sont limitées à comparer les activations obtenues lors du traitement d'une échelle spatiale spécifique (e.g., information globale, BFs) à celles obtenues lors du traitement d'une échelle spatiale différente (e.g., information locale, HFes) et à en déduire des asymétries cérébrales fonctionnelles en fonction de l'hémisphère activé.
Cependant, la spécialisation hémisphérique se caractérise par la supériorité d'un hémisphère sur l'autre pour un traitement particulier. C'est pourquoi, dans notre étude, nous avons évalué la supériorité effective d'un hémisphère sur l'autre en comparant directement les deux hémisphères sur chaque échelle spatiale. La technique de comparaison inter-hémisphérique que nous avons utilisée consistait à créer deux séries d'images fonctionnelles pour chaque sujet, l'une normalisée en convention neurologique (images 'endroit'), l'autre normalisée en convention radiologique (images 'miroir') et à contraster les séries d'images 'endroit' et 'miroir', afin d'obtenir des cartes fonctionnelles qui montrent des activations statistiquement significatives dans un hémisphère par rapport à l'autre.

Nos résultats ont montré que la région occipito-temporale était significativement plus activée dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche (au niveau de la jonction occipito-temporale moyenne – BA18/19/39) pour les BF, alors que cette région était significativement plus activée dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit (au niveau du gyrus occipital moyen – BA 18/19) pour les HF. Notre étude a donc mis en évidence une SHFs classique impliquant principalement le gyrus occipital moyen.

La méthode de comparaison inter-hémisphérique par retournement des images fonctionnelles apparaît comme un outil approprié à la mise en évidence d'asymétries cérébrales fonctionnelles et nous semble plus justifiée que la méthode classique de comparaison entre les conditions d'intérêts.

Afin de spécifier le rôle du cortex occipital dans le traitement des fréquences spatiales, nous avons mené une étude de cas sur la patiente J.M., ayant subi une embolisation du cortex visuel primaire droit pour traiter une malformation artério-veineuse (Chapitre 6). En conséquence, cette patiente souffrait d'une HLH gauche complète. J.M. a été testée quelques jours avant et 6 mois après l'embolisation. Les résultats ont montré que l'intervention chirurgicale affectait davantage la reconnaissance des scènes en BF que celle des scènes en HF. Cette étude confirmait la spécialisation du cortex occipital droit dans l'analyse des BF, précédemment mise en évidence par notre étude IRMf, et suggérait le rôle primordial du cortex visuel primaire dans la SHFs. La SHFs ne serait pas confinée dans le gyrus occipital moyen, mais impliquerait également d'autres structures anatomiques du cortex occipital et, notamment, l'aire visuelle primaire.

Cette étude possédait l'avantage d'identifier précisément l'effet consécutif à une lésion du cortex visuel primaire en comparant les performances avant et après embolisation de cette région dans l'hémisphère droit. Cependant, elle ne nous a pas permis de confronter le rôle du cortex visuel primaire droit à celui du cortex visuel primaire gauche dans le traitement des fréquences spatiales, limitant, par conséquent, la conclusion d'une SHFs du cortex visuel primaire. Il s'avère donc, à présent, nécessaire de tester d'autres patients HLH gauche et droit, afin d'apporter des preuves supplémentaires à l'hypothèse d'une SHFs dès le cortex strié. Sur la base de nos données IRMf, on pourrait attendre une double dissociation : une perturbation spécifique au traitement des HF consécutives à une lésion du cortex visuel primaire gauche et une perturbation spécifique au traitement des BF consécutives à une lésion du cortex visuel primaire droit.

L'idéal scientifique serait d'avoir des cas similaires au cas J.M., mais symétriques du point de vue lésionnel car, contrairement à la plupart des patients cérébrolésés, les zones corticales affectées par l'opération chirurgicale sont clairement définies. Mais heureusement sur le plan humain, de tels cas sont rares. Une possibilité serait alors de travailler sur des HLH non pas réelles mais "virtuelles" en utilisant la technique de la stimulation magnétique transcrânienne. L'avantage de cette procédure, si elle est vraiment opérationnelle, serait de pouvoir travailler sur une population de sujets sains (i.e. une population plus étendue et mieux contrôlée) et d'éviter les capacités d'adaptation cérébrales consécutives à une lésion. Un tel projet est en cours de réalisation dans notre laboratoire avec la collaboration de la Fondation Rothschild.

Les données de cette étude neurocognitive nous ont amené à l'hypothèse d'une spécialisation des aires corticales occipitales (e.g., le gyrus occipital moyen et l'aire visuelle primaire) dans l'analyse des fréquences spatiales sous le contrôle attentionnel du lobule pariétal inférieur (LPi). Cependant, la technique de l'IRMf analyse l'activation cérébrale dans des intervalles de plusieurs secondes. Elle ne nous a donc pas permis de déterminer si l'activation du cortex occipital était précoce, intervenant au cours du traitement ascendant ('bottom-up') des fréquences spatiales, ou si cette spécialisation survenait plus tard, comme l'effet de processus de traitement re-descendants ('top-down') d'aires corticales supérieures sur le cortex occipital. De notre point de vue, la spécialisation du cortex occipital serait consécutive à des processus de contrôle attentionnel 'top-down', pilotés par le LPi. Il est donc indispensable de préciser le déroulement temporel de l'activation du cortex occipital. Pour cela, nous envisageons de mener une étude en potentiels évoqués (PE). La haute résolution temporelle (de l'ordre de la milliseconde) de cette technique électrophysiologique, ainsi que les méthodes modernes d'analyse électrophysiologique (cf. Michel et al., 2001), nous permettront de préciser quels substrats anatomiques sont impliqués à chaque étape du traitement des fréquences spatiales et de spécifier la latence de la réponse occipitale.

L'hypothèse d'un mécanisme de contrôle attentionnel de l'analyse des fréquences spatiales localisé dans le LPi est conforme aux observations neuropsychologiques de Robertson et al. (1988) et aux données IRMf de Wilkinson et al. (2001). Par ailleurs l'étude en PE de Yamaguchi et al. (2000) fournit des données en faveur d'une spécialisation hémisphérique de ce mécanisme. Cependant, si nos données IRMf suggèrent que le LPi droit est préférentiellement impliqué dans la sélection des BF, elles ne nous fournissent aucune information concernant l'implication du LPi dans l'analyse des HF.

C'est pourquoi nous projetons également d'étudier plus en détails la spécialisation hémisphérique de la sélection (mécanisme attentionnel) des fréquences spatiales à l'aide de tâche contraignant davantage cette sélection. En effet, dans notre tâche de reconnaissance d'une scène cible, les sujets ne savaient jamais à l'avance dans quel type de filtrage la scène cible apparaissait. Le système visuel était ainsi contraint à exécuter une sélection inter-essais des fréquences spatiales. Cependant une seule bande de fréquences spatiales (BFs ou HFs) était tour à tour disponible dans le stimulus visuel. La sélection fréquentielle intra-stimulus était, de ce fait, inutile.

Il est possible de contraindre une sélection intra-stimulus en substituant aux scènes naturelles filtrées de la tâche de reconnaissance d'une scène cible, des images hybrides. Rappelons que ces stimuli sont des images superposant deux scènes perceptivement et sémantiquement différentes, l'une filtrée passe-haut (HFs) et l'autre passe-bas (BFs). Une image hybride peut, par exemple, représenter la superposition d'une scène d'autoroute en HFs superposée à une scène de ville en BFs. Pour reconnaître l'autoroute, le système visuel serait alors contraint de sélectionner l'information en HFs. Par ailleurs, l'utilisation de tels stimuli nous permettrait de modérer certains biais expérimentaux rencontrés auparavant. En effet, le filtrage passe-haut ne permettait pas de s'affranchir totalement de l'information en BFs. Dans les images hybrides, ce contenu en BFs est masqué par l'information issue de la scène filtrée passe-bas. Enfin, certains sujets exécutaient la tâche de reconnaissance des scènes naturelles sur des indices locaux (i.e. une voiture pour la scène d'autoroute). Ainsi, la superposition de deux scènes perceptivement différentes devrait masquer ces indices.

Une des difficultés majeure de cette thèse est d'articuler les résultats de nos recherches au schéma de la reconnaissance "ultra-rapide", prédit par le modèle par itérations (Bullier, 2001b) et le modèle fréquentiel (Marendaz et al. 2003). Nous proposons d'intégrer nos données de la manière suivante :

L'information en BFs rapidement véhiculée par la voie sous-corticale magnocellulaire activerait les aires du cortex occipital en premier. La voie magnocellulaire transporterait alors le signal visuel passe-bas jusqu'aux cortex temporal et pariétal. Cette première vague d'activité fournirait un aperçu global de la structure du stimulus visuel et permettrait une première reconnaissance par le cortex inférotemporal et le gyrus parahippocampique. Les HFs, véhiculées plus lentement par la voie parvocellulaire jusqu'au cortex inférotemporal, fourniraient une information plus précise et permettraient de confirmer ou non la reconnaissance passe-bas.

En parallèle, des informations descendantes du lobule pariétal, certainement liées aux attentes et aux contraintes engendrées par la tâche, modèleraient l'analyse visuelle du cortex occipital (e.g., gyrus occipital moyen et aire visuelle primaire). A ce niveau de la hiérarchie corticale, l'extraction des caractéristiques visuelles élémentaires dépendrait des compétences de chaque hémisphère. Le cortex occipital droit amplifierait l'information en BFs *via* un filtrage passe-bas et le cortex occipital gauche, l'information en HFes *via* un filtrage passe-haut. Ce type de filtrage pourrait rendre compte de la sensibilité différentielle des hémisphères aux propriétés des voies magno- et parvocellulaire et nous amène à l'idée que, la reconnaissance première, de type passe-bas, prédominerait dans l'hémisphère droit et la reconnaissance passe-haut, plus tardive, dans l'hémisphère gauche. Ce schéma de reconnaissance est présenté dans la Figure 63.

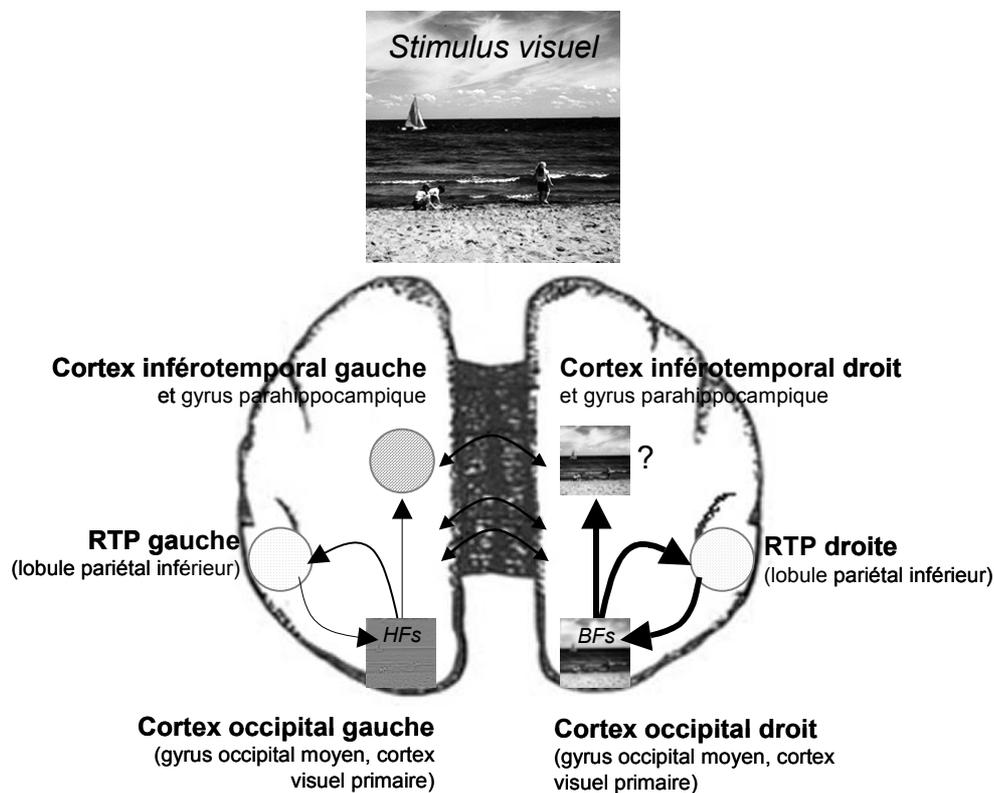


Figure 63 : Schématisation de la reconnaissance "ultra-rapide" dans le cortex cérébral. Les flèches larges représentent le signal en BFs véhiculé rapidement par la voie magnocellulaire et les flèches fines représentent le signal en HFes véhiculé plus tard par la voie parvocellulaire. L'information en BFs est rapidement transférée au cortex inférotemporal où une première reconnaissance du stimulus visuel peut être réalisée avant l'arrivée de l'information en HFes. Au niveau du cortex occipital, le système visuel dispose de deux filtres sous le contrôle de la région temporo-pariétale (RTP) : le premier, localisé dans l'hémisphère droit, est sollicité dans l'analyse des BFs et le second, localisé dans l'hémisphère gauche, est préférentiellement utilisé dans l'analyse des HFes.

2. Dynamique temporelle de la SHFs

Dans un deuxième axe de recherche, nous nous sommes intéressé aux aspects dynamiques de la SHFs et, plus particulièrement, à l'évolution des asymétries cérébrales fonctionnelles en fonction du temps dont dispose le système visuel pour reconnaître une scène visuelle. Nous avons mené une étude en psychologie cognitive expérimentale (Chapitre 7) dans laquelle nous manipulons le temps de présentation des scènes naturelles. Les sujets devaient appairer deux scènes présentées successivement. La première, appelée 'amorçe', était toujours non-filtrée et présentée en vision centrale, mais son temps de présentation variait d'une session expérimentale à une autre (30 ms ou 150 ms). La seconde, appelée 'test', était toujours filtrée soit en BF, soit en HF et présentée soit dans le chpVG/HD, soit dans le chpVD/HG durant un temps fixe de 100 ms. La session expérimentale dans laquelle l'amorçe était présentée 30 ms constituait la condition à fortes contraintes temporelles relativement à la session 150 ms.

Les patterns d'asymétries cérébrales fonctionnelles différaient en fonction de la disponibilité temporelle de la scène 'amorçe'. Les fortes contraintes temporelles (session 30 ms) induisaient une spécialisation hémisphérique classique et plus nette que celle de notre étude comportementale princeps (i.e. avantage significatif de l'hémisphère droit pour l'appariement des BF et de l'hémisphère gauche pour l'appariement des HF). Par contre, lorsque les contraintes temporelles étaient moindres (session 150 ms), nos résultats tendaient à montrer une supériorité de l'hémisphère droit quelle que soit la bande de fréquences spatiales à appairer. Puisque les sessions expérimentales ne différaient que sur la base de contraintes temporelles manipulées sur l'amorçe, ces résultats suggèrent une dynamique du traitement hémisphérique de la scène 'amorçe'. Cette dynamique se caractériserait par une spécialisation hémisphérique classique et contrainte, se transformant en une supériorité de l'hémisphère droit à mesure que les contraintes temporelles diminuent.

Cette interprétation suggère alors que les HF pourraient être traitées aussi rapidement que les BF, même lors de temps de présentation très courts (de l'ordre de 30 ms). Nos données, ainsi que les recherches comportementales de Oliva & Schyns (1997) et Schyns & Oliva (1994), montrent qu'il faut entendre la logique processuelle CtF comme une logique par défaut. Soulignons alors le paradoxe entre nos données comportementales et les propriétés neurophysiologiques des voies magno-et parvocellulaires. En effet, le signal magnocellulaire, de type passe-bas, active le cortex visuel avant l'arrivée de

l'information parvocellulaire, de type passe-haut. L'information en BF's devrait alors être préférentiellement utilisée pour des temps de présentation très courts.

Cependant, notre interprétation est inférée de données comportementales recueillies dans une tâche d'appariement entre une première image 'amorce' où nous supposons une SHFs et une deuxième image sur laquelle nous mesurons les performances des sujets. Il existe donc un intervalle de temps entre la disparition de l'image 'amorce' et la réponse des sujets durant lequel, comme le montre notamment Dehaene et al. (1998), le traitement se poursuit jusqu'à un traitement cérébral assez poussé. Par exemple, Dehaene et ses collaborateurs ont montré que des mots masqués, présentés en moyenne pendant 24 ms et non consciemment perçus, facilitaient significativement le traitement ultérieur et conscient de mots sémantiquement reliés. Les auteurs ont observé une activation tardive du cortex moteur et cohérente avec la préparation d'une réponse motrice à ces amorces, ce qui indiquerait que le traitement des amorces s'est poursuivi, même après leur disparition.

Dans notre étude, il est donc probable que le traitement plus tardif des HF's, comme prédit par la logique de traitement CtF, ait été parachevé dans l'intervalle de temps qui sépare la présentation de la scène 'amorce' et la réponse des sujets. Par conséquent, la réduction du temps de présentation ne contraindrait pas la disponibilité des fréquences spatiales de la scène 'amorce', mais influencerait plutôt sur le type de processus mis en jeu dans le traitement de l'amorce. Lorsque le système visuel dispose de peu de temps (i.e. contraintes temporelles élevées), chaque hémisphère travaillerait en parallèle et extrairait "ce qu'il peut" de la scène 'amorce' non-filtrée, en accord avec ses compétences de traitement fréquentiel. L'avantage pris par l'hémisphère droit à mesure que le système visuel dispose de plus de temps peut être interprété (1) comme l'effet d'un changement de la nature de l'information traitée par le système visuel (i.e. passage d'une analyse de la statistique globale fréquentielle à une analyse spatiale pour laquelle l'hémisphère droit serait spécialisée) ou (2) comme l'effet de l'apparition progressive d'un processus d'inhibition de l'hémisphère droit sur l'hémisphère gauche.

Nos données comportementales ne nous renseignant pas sur les processus mis en jeu lors de la reconnaissance de la scène 'amorce', nous projetons d'étudier le déroulement temporel de la dynamique de la spécialisation hémisphérique par le biais d'une étude électrophysiologique en PE. Nous menerons, en parallèle, une étude en IRMf afin de localiser les substrats anatomiques impliqués dans la dynamique de la spécialisation hémisphérique. Ce projet de recherche sera réalisé dans le cadre d'une bourse d'étude post-

doctorale de la fondation Fyssen dans le Service de Neurologie des Hôpitaux Universitaires de Genève (HUG).

La mise en évidence d'une SHFs fortement contrainte par le temps nous apporte des éléments de réponse à une question récurrente de la littérature : pourquoi les hémisphères sont-ils spécialisés ? Tout d'abord, la spécialisation hémisphérique correspond à une réalité neuroanatomique. Nous possédons deux hémisphères capables de traiter indépendamment l'information visuelle. Tout porte à croire que lorsque la prise d'informations visuelles est limitée par le temps, les deux hémisphères essaient d'aboutir à une reconnaissance visuelle à la fois rapide et efficace, en traitant uniquement la "fréquence spatiale" pour laquelle ils sont spécialisés. Dans cette optique, la spécialisation hémisphérique correspondrait à une économie de traitement. Cette spécialisation émergerait pour une fonction primaire sans langage. A mesure que les contraintes diminueraient, l'hémisphère droit prendrait en charge le traitement visuel, déléguant ainsi à l'hémisphère gauche les processus automatiques en lien avec le langage, i.e. la parole.

Si dans des situations visuelles fortement contraintes, par exemple par le temps, l'hémisphère droit construit une représentation passe-bas de l'information et l'hémisphère gauche, une représentation passe-haut, il reste à présent à comprendre de quelle manière le système visuel aboutit à une représentation unifiée. Le corps calleux, principal acteur des échanges inter-hémisphériques, joueraient un rôle fondamental dans ce processus d'assemblage (pour une revue sur le rôle du corps calleux dans l'intégration de l'information entre les hémisphères cérébraux, voir Banich, 1998), mais comme nous l'avons évoqué tout au long de ce travail, la nature de ces échanges est encore mal définie. Dans un but de spécification des traitements mis en jeu dans le processus de reconnaissance visuelle, l'étude de la nature et de la dynamique de l'intégration visuelle inter-hémisphérique doit aussi être approfondie. Mon stage post-doctoral sera pour moi l'occasion d'avancer en compréhension sur cette question.

BIBLIOGRAPHIE

- Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1997). Environmental knowledge is subserved by separable dorsal/ventral neural areas. *The Journal of Neurosciences*, *17*(7), 2512-2518.
- Allen, L., Richey, M., Chai, Y., & Gorski, R. (1991). Sex differences in the corpus callosum of the living human being. *Journal of Neuroscience*, *11*, 933-942.
- Altemus, M., Wexler, B. E., & Boulis, N. (1989). Changes in perceptual asymmetry with the menstrual cycle. *Neuropsychologia*, *27*(2), 233-240.
- Ansorge, U. (2003). Spatial Simon effects and compatibility effects induced by observed gaze direction. *Visual Cognition*, *10*(3), 363-383.
- Badcock, J. C., Whitworth, F. A., Badcock, D. R., & Lovegrove, W. J. (1990). Low frequency filtering and the processing of local-global stimuli. *Perception*, *19*, 617-629.
- Banich, M. T. (1998). Integration of information between the cerebral hemispheres. *Current directions in psychological science*, *7*(1), 32-37.
- Baraniga, M. (1998). Researchers go natural in visual studies. *Science*, *282*, 614-616.
- Blakemore, C., & Campbell, F. W. (1969). On the existence of neurons in the human visual system selectively responsive to the orientation and size of retinal images. *Journal of Physiology*, *203*, 237-260.
- Blanca, M. J., Zalabardo, C., Garcia-Criado, F., & Siles, R. (1994). Hemispheric differences in global and local processing dependant on exposure duration. *Neuropsychologia*, *32*(11), 1343-1351.
- Bogen, J. E. (1976). Language function in the short-term following cerebral commissurotomy. In H. Avakian-Whitaker & H. A. Whitaker (Eds.), *Current Trends in Neurolinguistics*. New York: Academic Press.
- Boles, D. B., & Karner, T. A. (1996). Hemispheric differences in global versus local processing: still unclear. *Brain and Cognition*, *30*, 232-243.
- Bonnet, C. (1986). *Manuel pratique de psychophysique*. Paris: Armand Colin.
- Bradshaw, J. L., Hicks, R. E., & Rose, B. (1979). Lexical discrimination and letter-string identification in the two visual fields. *Brain and Language*, *8*, 10-18.
- Breitmeyer, B. (1975). Simple reaction time as a measure of the temporal response properties of transient and sustained channels. *Vision Research*, *15*, 1411-1412.

- Bullier, J. (1998). Architecture fonctionnelle du système visuel. In M. Boucart, M. A. Hénaff & C. Belin (Eds.), *Vision : aspects perceptifs et cognitifs* (pp. 11-42). Cahors: SOLAL.
- Bullier, J. (2001a). Cortical connections and functional interactions between visual cortical areas. In M. Fahle & M. Greenlee (Eds.), *Neuropsychology of Vision*. Oxford: Oxford University Press.
- Bullier, J. (2001b). Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews*, 36, 96-107.
- Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology*, 197, 551-566.
- Chokron, S. (1998). Prise en charge neuropsychologique des troubles neurovisuels d'origine centrale. In M. Boucart, M. A. Hénaff & C. Belin (Eds.), *Vision : aspects perceptifs et cognitifs* (pp. 115-132). Cahors: SOLAL.
- Christman, S., Kitterle, F. L., & Hellige, J. (1991). Hemispheric asymmetry in the processing of absolute versus relative spatial frequency. *Brain and Cognition*, 16(1), 62-73.
- Cook, N. D. (1984). Homotopic callosal inhibition. *Brain and Language*, 23(1), 116-125.
- Dehaene, S., Naccache, L., Le Clec'H, G., Koechlin, E., Mueller, M., Dehaene-Lambertz, G., van de Moortele, P. F., & Le Bihan, D. (1998). Imaging unconscious semantic priming. *Nature*, 395(6702), 597-600.
- Delis, D. C., Robertson, L. C., & Efron, R. (1986). Hemispheric specialization of memory for visual hierarchical stimuli. *Neuropsychologia*, 24(2), 205-214.
- Delorme, A. (1982). *Psychologie de la perception*. Montréal.
- Delorme, A., Richard, G., & Fabre-Thorpe, M. (1999). Rapid processing of complex natural scenes: a role of the magnocellular pathways? *Neurocomputing*, 26-27, 663-670.
- Delorme, A., Richard, G., & Fabre-Thorpe, M. (2000). Ultra-rapid categorisation of natural scenes does not rely on colour cues: a study in monkeys and humans. *Vision Research*, 40(16), 2187-2200.
- DeValois, R. L., & DeValois, K. K. (1988). *Spatial vision*. New York: Oxford University Press.
- Epstein, R., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392, 598-601.
- Eustache, E., & Faure, S. (1996). *Manuel de neuropsychologie*. Paris: Dunod.

- Evans, M. A., Shedden, J. M., Hevenor, S. J., & Hahn, M. C. (2000). The effect of variability of unattended information on global and local processing: evidence for lateralization at early stages of processing. *Neuropsychologia*, *38*(3), 225-239.
- Evert, D. L., & Kmen, M. (2003). Hemispheric asymmetries for global and local processing as a function of stimulus exposure duration. *Brain and Cognition*, *51*, 115-142.
- Eviatar, Z. (1997). Language experience and right hemisphere tasks: The effects of scanning habits and multilingualism. *Brain and Language*, *58*, 157-173.
- Eviatar, Z. (2000). Culture and brain organization. *Brain and Cognition*, *42*, 50-52.
- Eviatar, Z., Hellige, J. B., & Zaidel, E. (1997). Individual differences in lateralisation: Effects of gender and handedness. *Neuropsychology*, *11*, 562-576.
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, *1*, 1-47.
- Fendrich, R., & Gazzaniga, M. (1990). Hemispheric processing of spatial frequencies in two commissurotomic patients. *Neuropsychologia*, *28*(7), 657-663.
- Ferrera, V. P., Nealey, T. A., & Maunsell, J. H. R. (1994). Responses in macaque visual area V4 following inactivation of the parvocellular and magnocellular LGN pathways. *Journal of Neurosciences*, *14*(4), 2080-2088.
- Field, D. J. (1987). Relations between the statistics of natural images and the response properties of cortical cells. *Journal of Optical Society of America, A* *4*, 2379-2394.
- Fink, G. R., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1996). Where in the brain does visual attention select the forest and the trees? *Nature*, *382*(6592), 626-628.
- Fink, G. R., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1997). Neural mechanisms involved in the processing of global and local aspects of hierarchically organized visual stimuli. *Brain*, *120*(Pt 10), 1779-1791.
- Fink, G. R., Marshall, J. C., Halligan, P. W., & Dolan, R. J. (1999). Hemispheric asymmetries in global/local processing are modulated by perceptual salience. *Neuropsychologia*, *37*(1), 31-40.
- Fize, D., Boulanouar, K., Chatel, Y., Ranjeva, J. P., Fabre-Thorpe, M., & Thorpe, S. (2000). Brain areas involved in rapid categorization of natural images: an event-related fMRI study. *Neuroimage*, *11*(6 Pt 1), 634-643.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., Worsley, K. J., Poline, J. P., Frith, C. D., & Frackowiack, R. S. J. (1995). Statistical parametric maps in functional imaging: A general linear approach. *Human Brain Mapping*, *2*, 189-210.

- Friston, K. J., Jezzard, P., & Turner, R. (1994). Analysis of functional MRI time-series. *Human Brain Mapping, 1*, 153-171.
- Gazzaniga, M. S. (1970). *Le cerveau dédoublé*. Bruxelles: Dessart-Mardaga.
- Gazzaniga, M. S. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication. Does the corpus callosum enable the human condition? *Brain, 123*, 1293-1326.
- Gazzaniga, M. S., Bogen, J. E., & Sperry, R. W. (1962). Some functional effects of sectioning the cerebral commissures in man. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 48*, 1765-1769.
- Gazzaniga, M. S., Bogen, J. E., & Sperry, R. W. (1963). Laterality effects in somesthesia following cerebral commissurotomy in man. *Neuropsychologia, 1*, 209-215.
- Gazzaniga, M. S., Bogen, J. E., & Sperry, R. W. (1965). Observations on visual perception after disconnection of the cerebral hemispheres in man. *Brain, 88*, 221-236.
- Gibson, A., Dimond, S., & Gazzaniga, M. (1972). Left visual superiority for word matching. *Neuropsychologia, 10*, 463-466.
- Ginsburg, A. P. (1986). Spatial filtering and visual form perception. In K. Boff, L. Kauman & J. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance* (Vol. II, chap.34, pp. 1-41). NY: Wiley.
- Giraudet, G. (2000). *Contribution des différentes gammes de fréquences spatiales dans la reconnaissance des objets*. École des Hautes Études en Sciences Sociales, Paris.
- Grabowska, A., & Nowicka, A. (1996). Visual-spatial-frequency model of cerebral asymmetry: a critical survey of behavioral and electrophysiological studies. *Psychological Bulletin, 120*(3), 434-449.
- Grabowska, A., Semenza, C., Denes, G., & Testa, S. (1989). Impaired grating discrimination following right hemisphere damage. *Neuropsychologia, 27*(2), 259-263.
- Guérin-Dugué, A., & Oliva, A. (1999). Natural images classification from distributions of local dominant orientations, *11th Scandinavian Conference on Image Analysis SCIA'99*.
- Guérin-Dugué, A., & Oliva, A. (2000). Classification of scene photographs from local orientations features. *Pattern Recognition Letters, 21*, 1135-1140.
- Guillaume, P. (1937). *La psychologie de la forme*. Paris.
- Guyader, N., Chauvin, A., Peyrin, C., Hérault, J., & Marendaz, C. (submitted). Image phase or amplitude? Rapid scene categorization is an amplitude based process.

- Han, S., Weaver, J. A., Murray, S. O., Kang, X., Yund, E. W., & Woods, D. L. (2002). Hemispheric asymmetry in global/local processing: Effects of stimulus position and spatial frequency. *Neuroimage*, *17*, 1290-1299.
- Hausmann, M., Becker, C., Gather, U., & Güntürkün, O. (2002). Functional cerebral asymmetries during the menstrual cycle: a cross-sectional and longitudinal analysis. *Neuropsychologia*, *40*, 808-816.
- Hausmann, M., & Güntürkün, O. (1999). Sex differences in functional cerebral asymmetries in a repeated measures design. *Brain and Cognition*, *41*(3), 263-275.
- Hausmann, M., & Güntürkün, O. (2000). Steroid fluctuations modify functional cerebral asymmetries: the hypothesis of progesterone-mediated interhemispheric decoupling. *Neuropsychologia*, *38*, 1362-1374.
- Hausmann, M., Slabberkoorn, D., Van Goozen, S. H. M., Cohen-Kettenis, P. T., & Güntürkün, O. (2000). Sex hormones affect spatial abilities during menstrual cycle. *Behavioral Neuroscience*, *114*(6), 1245-1250.
- Heinze, H. J., Hinrichs, H., Scholz, M., Burchert, W., & Mangun, G. R. (1998). Neural mechanisms of global and local processing. A combined PET and ERP study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *10*(4), 485-498.
- Heister, G., Landis, T., Regard, M., & Schroeder-Heister, P. (1989). Shift of functional cerebral asymmetry during the menstrual cycle. *Neuropsychologia*, *27*, 871-880.
- Hellige, J., Bloch, M. I., Cowin, E. L., Eng, T. L., Eviatar, Z., & Sergent, V. (1994). Individual variation in hemispheric asymmetry: Multitask study of effects related to handedness and sex. *Journal of Experimental Psychology: General*, *123*(3), 235-256.
- Hellige, J. B., & Sergent, J. (1986). Role of task factors in visual field asymmetries. *Brain and Cognition*, *5*(2), 200-222.
- Héroult, J., Oliva, A., & Guérin-Dugué, A. (1997). *Scene categorisation by curvilinear component analysis of low frequency spectra*. Proceedings of the 5th European Symposium on Artificial Neural Network (p. 91-96). Bruxelles: D factio publications.
- Hopfinger, J. B., Buonocore, M. H., & Mangun, G. R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nature Neuroscience*, *3*(3), 284-291.
- Houdé, O., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2002). *Cerveau et Psychologie, Introduction à l'imagerie cérébrale anatomique et fonctionnelle*. Paris: PUF.
- Hubel, D. (1994). *L'oeil, le cerveau et la vision*. Paris.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, *160*, 106-154.

- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, *195*, 215-243.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1977). Ferrier lecture. Functional architecture of a macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*, *198*(1130), 1-59.
- Hübner, R. (2000). Attention shifting between global and local target levels: The persistence of level-repetition effects. *Visual Cognition*, *7*(4), 465-484.
- Hughes, H. C. (1986). Asymmetric interference between components of suprathreshold compound gratings. *Perception & Psychophysics*, *40*(4), 241-250.
- Hughes, H. C., Layton, W. M., Baird, J. C., & Lester, L. S. (1984). Global precedence in visual pattern recognition. *Perception & Psychophysics*, *35*(4), 361-371.
- Hughes, H. C., Nozawa, G., & Kitterle, F. L. (1996). Global precedence, spatial frequency channels, and the statistic of the natural image. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *8*, 197-230.
- Imbert, M. (1999). Etude du cortex cérébral des primates: comparaison des aires visuelles chez le macaque et chez l'homme. *Primatologie*, *2*, 1-28.
- Imbert, M., & De Schonen, S. (1994). Vision. In M. Richelle, J. Requin & M. Robert (Eds.), *Traité de Psychologie Expérimentale 1* (pp. 345-432). Paris: Presses Universitaires de France.
- Ivry, R. B., & Robertson, L. C. (1998). *The two sides of perception*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, *17*, 4302-4311.
- Kanwisher, N., Stanley, D., & Harris, A. (1999). The fusiform face area is selective for faces not animals. *Neuroreport*, *10*, 183-187.
- Kenemans, J. L., Baas, J. M. P., Mangun, G. R., Lijffijt, M. N., & Verbaten, M. N. (2000). On the processing of spatial frequencies as revealed by evoked-potential source modeling. *Clinical Neurophysiology*, *111*, 1113-1123.
- Kimura, D. (1969). Spatial localization in left and right visual field. *Canadian Journal of Psychology*, *23*, 445-458.
- Kimura, D. (1992). Sex differences in the Brain. *Scientific American*, *267*, 118-125.
- Kinchla, R. A. (1974). Detecting target elements in multielement arrays : A confusability model. *Perception & Psychophysics*, *15*, 148-158.

- Kinchla, R. A., & Wolfe, J. M. (1979). The order of visual processing: "Top-down," "bottom-up", or "middle- out". *Perception & Psychophysics*, 25(3), 225-231.
- Kitterle, F. L., Christman, S., & Hellige, J. B. (1990). Hemispheric differences are found in the identification, but not the detection, of low versus high spatial frequencies. *Perception & Psychophysics*, 48(4), 297-306.
- Kitterle, F. L., Hellige, J. B., & Christman, S. (1992). Visual hemispheric asymmetries depend on which spatial frequencies are task relevant. *Brain and Cognition*, 20(2), 308-314.
- Kitterle, F. L., & Selig, L. M. (1991). Visual field effects in the discrimination of sine-wave gratings. *Perception & Psychophysics*, 50(1), 15-18.
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge pattern and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, 16, 37-68.
- Kunde, W., & Stöcker, C. (2002). A Simon effect for stimulus-response duration. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 55A(2), 581-592.
- Lamb, M. R., & Robertson, L. C. (1989). Do response time advantage and interference reflect the order of processing of global- and local-level information? *Perception & Psychophysics*, 46(3), 254-258.
- Lamb, M. R., & Robertson, L. C. (1990). The effect of visual angle on global and local reaction times depends on the set of visual angles presented. *Perception & Psychophysics*, 47(5), 489-496.
- Lamb, M. R., Robertson, L. C., & Knight, R. T. (1990). Component mechanisms underlying the processing of hierarchically organized patterns: inferences from patients with unilateral cortical lesions. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 16(3), 471-483.
- Lamb, M. R., & Yund, E. W. (1993). The role of spatial frequency in the processing of hierarchically organized stimuli. *Perception & Psychophysics*, 54(6), 773-784.
- Lamb, M. R., & Yund, E. W. (1996a). Spatial frequency and attention: effects of level-, target-, and location-repetition on the processing of global and local forms. *Perception & Psychophysics*, 58(3), 363-373.
- Lamb, M. R., & Yund, E. W. (1996b). Spatial frequency and interference between global and local levels of structure. *Visual Cognition*, 3(3), 193-219.
- Lamb, M. R., & Yund, E. W. (2000). The role of spatial frequency in cued shifts of attention between global and local forms. *Perception & Psychophysics*, 62(4), 753-761.
- Lamb, M. R., Yund, E. W., & Pond, H. M. (1999). Is attentional selection to different levels of hierarchical structure based on spatial frequency? *Journal of Experimental Psychology: General*, 128(1), 88-94.

- Levy, J., Heller, W., Banich, M., & Burton, L. (1983). Asymmetry of perception in free viewing of chimeric faces. *Brain and Cognition*, 2, 404-419.
- Livingstone, M. S. (2000). Is it warm? Is it real? Or just low spatial frequency? *Science*, 290, 1299.
- Luh, K. E., Rueckert, L. M., & Levy, J. (1991). Perceptual asymmetries for free viewing of several types of chimeric stimuli. *Brain and Cognition*, 16(1), 83-103.
- Marendaz, C., Rousset, S., & Charnallet, A. (2003). Reconnaissance des scènes, des objets et des visages. In A. Delorme & M. Fluckiger (Eds.), *Perception et Réalité*. Montréal: Gaëtan Morin Editeur.
- Martin, M. (1979). Hemispheric specialization for local and global processing. *Neuropsychologia*, 17, 33-40.
- Martinez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Frank, L. R., Buxton, R. B., Dubowitz, D. J., Wong, E. C., Hinrichs, H., Heinze, H. J., & Hillyard, S. A. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nature Neuroscience*, 2(4), 364-369.
- Martinez, A., DiRusso, F., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Buxton, R. B., & Hillyard, S. A. (2001). Putting spatial attention on the map: Timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Research*, 41, 1437-1457.
- Martinez, A., Moses, P., Frank, L., Buxton, R., Wong, E., & Stiles, J. (1997). Hemispheric asymmetries in global and local processing: evidence from fMRI. *Neuroreport*, 8(7), 1685-1689.
- McGlone, J. (1977). Sex differences in the cerebral organization of verbal functions in patients with unilateral brain lesions. *Brain*, 100, 775-793.
- McGlone, J. (1978). Sex differences in functional brain asymmetry. *Cortex*, 14, 122-128.
- Measso, G., & Zaidel, E. (1990). Effect of response programming on hemispheric differences in lexical decision. *Neuropsychologia*, 28(7), 635-646.
- Michel, C. M., Thut, G., Morand, S., Khateb, A., Pegna, A. J., Grave de Peralta, R., Gonzalez, S., Seeck, M., & Landis, T. (2001). Electric source imaging of human brain functions. *Brain Research Reviews*, 36, 108-118.
- Miller, J. (1981). Global precedence in attention and decision. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 7(6), 1161-1174.
- Morris, J. S., Öhman, A., & Dolan, R. J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating "unseen" fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 1680-1685.

- Nakamura, K., Kawashima, R., Sato, N., Nakamura, A., Sugiura, M., Kato, T., Hatano, K., Ito, K., Fukuda, H., Schormann, T., & Zilles, K. (2000). Functional delineation of the human occipito-temporal areas to face and scene processing. A pet study. *Brain*, *123*, 1903-1912.
- Navon, D. (1977). Forest before trees: the precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology*, *9*, 353-383.
- Nowicka, A., Grabowska, A., & Fersten, E. (1996). Interhemispheric transmission of information and functional asymmetry of the human brain. *Neuropsychologia*, *34*(2), 147-151.
- Ogawa, S., Menon, R. S., Tank, D. W., Kim, S. G., Merkle, H., Ellermann, J. M., & Ugurbil, K. (1993). Functional brain mapping by blood oxygenation level-dependent contrast magnetic resonance imaging. A comparison of signal characteristics with a biophysical model. *Biophysical Journal*, *64*(3), 803-812.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*, 97-113.
- Oliva, A. (1995). *Perception de scènes: Traitement fréquentiel du signal visuel, aspects psychophysiques et neurophysiologiques*, Institut National Polytechnique, Grenoble.
- Oliva, A., & Schyns, P. G. (1997). Coarse blobs or fine edges? Evidence that information diagnosticity changes the perception of complex visual stimuli. *Cognitive Psychology*, *34*(1), 72-107.
- Palmer, S. (1993). Modern theories of gestalt perception. In G. W. Humphreys (Ed.), *Understanding Vision* (pp. 39-70). Blackwell: Oxford.
- Pambakian, A. L. M., Wooding, D. S., Patel, N., Morland, A. B., Kennard, C., & Mannan, S. K. (2000). Scanning the visual world: a study of patients with homonymous hemianopia. *Journal of neurology, neurosurgery, and psychiatry*, *69*, 751-759.
- Perea, M., Rosa, E., & Gomez, C. (2002). Is the go/no-go lexical decision task an alternative to the yes/no lexical decision task? *Memory & Cognition*, *30*(1), 34-45.
- Piazza, D. M. (1980). The influence of sex and handedness in the hemispheric specialization of verbal and nonverbal tasks. *Neuropsychologia*, *18*, 163-176.
- Polich, J. M. (1978). Hemispheric differences in stimulus identification. *Perception & Psychophysics*, *24*(1), 49-57.
- Posner, M. I., Snyder, C. R. R., & Davidson, B. J. (1980). Attention and detection of signals. *Journal of Experimental Psychology: General*, *109*(2), 160-174.
- Proverbio, A. M., Minniti, A., & Zani, A. (1998). Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information. *Brain research. Cognitive brain research*, *6*(4), 321-334.

- Proverbio, A. M., Zani, A., & Avella, C. (1997). Hemispheric asymmetries for spatial frequency discrimination in a selective attention task. *Brain and Cognition*, *34*(2), 311-320.
- Raichle, M. E. (1994). Images of the mind: studies with modern imaging techniques. *Annual Review of Psychology*, *45*, 333-356.
- Rainer, G., Augath, M., Trinath, T., & Logothetis, N. K. (2001). Nonmonotonic noise tuning of BOLD fMRI signal to natural images in the visual cortex of the anesthetized monkey. *Current Biology*, *11*, 846-854.
- Ringo, J. L., Doty, R. W., Demeter, S., & Simard, P. Y. (1994). Time is of the essence: a conjecture that hemispheric specialization arises from interhemispheric conduction delay. *Cerebral Cortex*, *4*, 331-343.
- Rizzolatti, G., & Butcher, H. A. (1977). Hemispheric superiority in reaction times to face: A sex differences. *Cortex*, *13*, 300-305.
- Robertson, L. C. (1996). Attentional persistence for features of hierarchical patterns. *Journal of Experimental Psychology: General*, *125*, 227-249.
- Robertson, L. C., & Lamb, M. R. (1991). Neuropsychological contributions to theories of part/whole organization. *Cognitive Psychology*, *23*(2), 299-330.
- Robertson, L. C., Lamb, M. R., & Knight, R. T. (1988). Effects of lesions of temporal-parietal junction on perceptual and attentional processing in humans. *Journal of Neuroscience*, *8*(10), 3757-3769.
- Robertson, L. C., Lamb, M. R., & Zaidel, E. (1993). Interhemispheric relations in processing hierarchical patterns: Evidence from normal and commissurotomy subjects. *Neuropsychology*, *7*(3), 325-342.
- Rosen, B. R., Buckner, R. L., & Dale, A. M. (1998). Event-related functional MRI: Past, present, and future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*, 773-780.
- Rossel, S. L., Bullmore, E. T., Williams, S. C. R., & David, A. S. (2002). Sex differences in functional brain activation during lexical visual field task.
- Rossion, B., Dricot, L., Devolder, A., Bodart, J. M., Crommelinck, M., De Gelder, B., & Zoontjes, R. (2000). Hemispheric asymmetries for whole-based and part-based face processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*(5), 793-802.
- Roy, C. S., & Sherrington, C. S. (1890). On the regulation of the blood-supply of the brain. *Journal of Physiology, London* *11*, 85-108.
- Sasaki, Y., Hadjikhani, N., Fischl, B., Liu, A. K., Marret, S., Dale, A. M., & Tootell, R. B. H. (2001). Local and global attention are mapped retinotopically in human occipital cortex. *Psychology*, *98*(4), 2077-2082.

- Saslow, M. G. (1967). Effects of components of displacement-step stimulus upon latency of saccadic eye movements. *Journal of Optical Society of America*, 57, 1024-1029.
- Sato, N., Nakamura, K., Nakamura, A., Sugiura, M., Ito, K., Fukuda, H., & Kawashima, R. (1999). Different time course between scene processing and face processing: a MEG study. *Neuroreport*, 10, 3633-3637.
- Schulman, G., Sullivan, M., Gisch, K., & Sadoka, W. (1986). The role of spatial frequency channels in the perception of local and global structure. *Perception*, 15, 259-273.
- Schulman, G., & Wilson, J. (1987). Spatial frequency and selective attention to local and global information. *Perception*, 16, 89-101.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1994). From blobs to boundary edges: Evidence for time- and spatial-scale-dependant scene recognition. *American Psychological Society*, 5(4), 195-200.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1997). Flexible, diagnosticity-driven, rather than fixed, perceptually determined scale selection in scene and face recognition. *Perception*, 26(8), 1027-1038.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1999). Dr. Angry and Mr. Smile: when categorization flexibly modifies the perception of faces in rapid visual presentations. *Cognition*, 69(3), 243-265.
- Sekuler, B., & Bennet, P. J. (2002). Visual neurosciences: Resonating to natural images. *Current Biology*, 11, R733-R736.
- Séré, B., Marendaz, C., & Héroult, J. (2000). Nonhomogeneous resolution of images of natural scenes. *Perception*, 29, 1403-1412.
- Sergent, J. (1982a). Basic determinants in visual-field effects with special reference to the Hannay et al. (1981) study. *Brain and Language*, 16(1), 158-164.
- Sergent, J. (1982b). The cerebral balance of power: confrontation or cooperation? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 8(2), 253-272.
- Sergent, J. (1982c). Influence of luminance on hemispheric processing. *Bulletin of Psychonomic Society*, 20, 221-223.
- Sergent, J. (1982d). Theoretical and methodological consequences of variations in exposure duration in visual laterality studies. *Perception & Psychophysics*, 31(5), 451-461.
- Sergent, J. (1983). Role of the input in visual hemispheric asymmetries. *Psychological Bulletin*, 93(3), 481-512.
- Sergent, J., & Hellige, J. B. (1986). Role of input factors in visual-field asymmetries. *Brain and Cognition*, 5(2), 174-199.

- Shaywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Pugh, K. R., Constable, R. T., Skudlarski, P., Fulbright, R. F., Bronen, R. A., Flechter, J. M., Shankweller, D. P., Katz, L., & Gore, J. C. (1995). Sex differences in the functional organization of the brain language. *Nature*, *373*(607-609).
- Simon, J. R. (1969). Reactions toward the source of stimulation. *Journal of Experimental Psychology*, *81*, 174-176.
- Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., & Tootell, R. B. H. (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *96*, 1663-1668.
- Sperry, R. W. (1984). Consciousness, personal identity and the divided brain. *Neuropsychologia*, *22*, 661-673.
- Springer, S. P., & Deutsch, G. (2000). *Cerveau gauche, cerveau droit. A la lumière des neurosciences*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. 3-dimensional proportional system: An approach to cerebral imaging*. New York: Thieme.
- Tanaka, K. (1993). Neuronal mechanisms of object recognition. *Science*, *262*, 685-688.
- Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annual review of neuroscience*, *19*, 109-139.
- Thorpe, S. (1998). Mécanismes cérébraux de la perception d'une scène visuelle. In M. Boucart, M. A. Hénaff & C. Belin (Eds.), *Vision : aspects perceptifs et cognitifs* (pp. 43-62). Cahors: SOLAL.
- Thorpe, S., Gegenfurtner, K. R., Fabre-Thorpe, M., & Bülhoff, H. H. (2001). Detection of animals in natural images using far peripheral vision. *European Journal of Neuroscience*, *14*, 869-876.
- Thorpe, S. J., Fize, D., & Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Nature*, *381*(6582), 520-522.
- Tucker, D. M. (1976). Sex differences in hemispheric specialization for synthetic visuospatial functions. *Neuropsychologia*, *14*, 447-454.
- Van Essen, D. C., & DeYoe, E. A. (1995). Concurrent processing in the primate visual cortex. In M. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive Neurosciences* (pp. 383-400). Cambridge: Bradford Book.
- Virsu, V., & Näsänen, R. (1978). Cortical magnification factor predict the photopic contrast sensitivity of peripheral vision. *Nature (London)*, *271*, 54-56.

- Voyer, D. (1996). On the magnitude of laterality effects and sex differences in functional lateralities. *I*, 51-83.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2001). Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: an event-related fMRI study. *Neuron*, *30*, 829-841.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature Neuroscience*, *6*(6), 624-631.
- Ward, L. M. (1982). Determinants of attention to local and global features of visual forms. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *8*(4), 562-581.
- Ward, N. S., & Frackowiak, R. S. J. (2003). Age-related changes in the neural correlates of motor performance. *Brain*, *126*, 873-888.
- Warnking, J., Dojat, M., & Segebarth, C. (2003). L'IRM : Une nouvelle fenêtre sur le fonctionnement cérébral. *Bulletin de la Société Française de Physique*, *138*, 8-14.
- Wilkinson, D. T., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Büchel, C., & Dolan, R. J. (2001). Switching between the forest and the trees: brain systems involved in local/global changed-level judgments. *Neuroimage*, *13*, 56-67.
- Yamaguchi, S., Yamagata, S., & Kobayashi, S. (2000). Cerebral asymmetry of the "top-down" allocation of attention to global and local features. *Journal of Neuroscience*, *20*(9), RC72.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Méthode de construction des stimuli..... I

Taille angulaire des scènes naturelles et excentricité rétinienne.....	I
➤ Taille angulaire	I
➤ Excentricité rétinienne	I
Filtrage en fréquences spatiales	II
➤ Transformée de Fourier discrète	II
➤ Filtre Gaussien	II
Rehaussement du contraste des HFs	V
Programme Matlab.....	VI

ANNEXE 2 : Critères d'éligibilitéVII

Critères d'inclusion	VII
Critères de non-inclusion	VII

ANNEXE 3 : PublicationsVIII

Articles et chapitres de livre	VIII
Articles an préparation	VIII
Actes de congrès	VIII
Communications orales.....	VIII
Communications affichées	IX

ANNEXE 1 : METHODE DE CONSTRUCTION DES STIMULI

Taille angulaire des scènes naturelles et excentricité rétinienne

➤ Taille angulaire

Nous avons travaillé sur des images numériques en 256 niveaux de gris, soit 8 bits de précision. Leur taille était 256 par 256 pixels. Les images étaient présentées sur un écran d'ordinateur (17" TM Ultra Scan P790) de résolution 1024 x 768 pixels et pour lequel 1 cm correspond 32,82 pixels. De ce fait, la taille des scènes était de 7,80 cm. Nous avons fixé leur taille angulaire à 4° d'angle visuel. La taille angulaire α d'un stimulus visuel est fonction de la taille réelle du stimulus w et de la distance du sujet à l'écran d :

$$\alpha = 2 \arctan\left(\frac{w}{2d}\right)$$

Afin de respecter une taille angulaire des images de 4°, les sujets ont été placés à 111,7 cm de l'écran.

➤ Excentricité rétinienne

Lorsque les scènes étaient présentées de manière latéralisée, l'excentricité rétinienne était de 2°. En tenant compte de la distance des sujets à l'écran, les scènes ont donc été présentées à 3,90 cm d'un point de fixation central, soit 128 pixels.

Filtrage en fréquences spatiales

Le filtrage a été réalisé dans le domaine de Fourier en multipliant la transformée de Fourier discrète de l'image par un filtre gaussien dont la taille varie avec la fréquence de coupure.

La transformée de Fourier discrète et les filtres gaussiens ont été réalisés à l'aide du logiciel Matlab.

➤ Transformée de Fourier discrète

La transformée de Fourier discrète $F(fx, fy)$ d'une image bidimensionnelle $I(x, y)$ de taille $N * M$ est définie comme suit :

$$F(fx, fy) = \frac{1}{NM} \sum_{x=1}^N \sum_{y=1}^M I(x, y) e^{-2i\pi \frac{(fx-1)(x-1) + (fy-1)(y-1)}{NM}}$$

Avec Matlab, on utilise la fonction `fft` qui réalise une transformée de Fourier discrète de l'image suivant un algorithme appelé Fast Fourier Transform, optimisée pour les images carrées (2^N). La fonction `fft2` réalise cette transformation sur des images bidimensionnelles.

➤ Filtre Gaussien

Le filtre gaussien d'un filtrage passe-bas $g(fx, fy)$ est défini comme suit :

$$g(fx, fy) = e^{-(fx^2 - fy^2) / \sigma^2}$$

où fx et fy correspondent respectivement à la fréquence spatiale horizontale et verticale et σ à la largeur du filtre gaussien. σ est calculé en fonction de l'atténuation du signal et de la fréquence de coupure qu'on désire appliquer au filtre.

$$\sigma = \frac{fc}{\sqrt{-\ln a}}$$

où fc correspond à la fréquence de coupure exprimée en cycles par image et a à l'amplitude de l'atténuation du signal. L'atténuation b habituellement utilisée en traitement de signal est de 3dB (décibels), ce qui correspond à une atténuation de moitié de l'énergie du signal d'entrée :

$$b = 10 \log_{10} a \quad \Leftrightarrow \quad -3dB = 10 \log_{10} \frac{1}{2} \quad \Leftrightarrow \quad a = \frac{1}{2}$$

Pour appliquer le filtrage passe-haut, on utilise l'inverse d'un filtre passe-bas : $1 - g(fx, fy)$

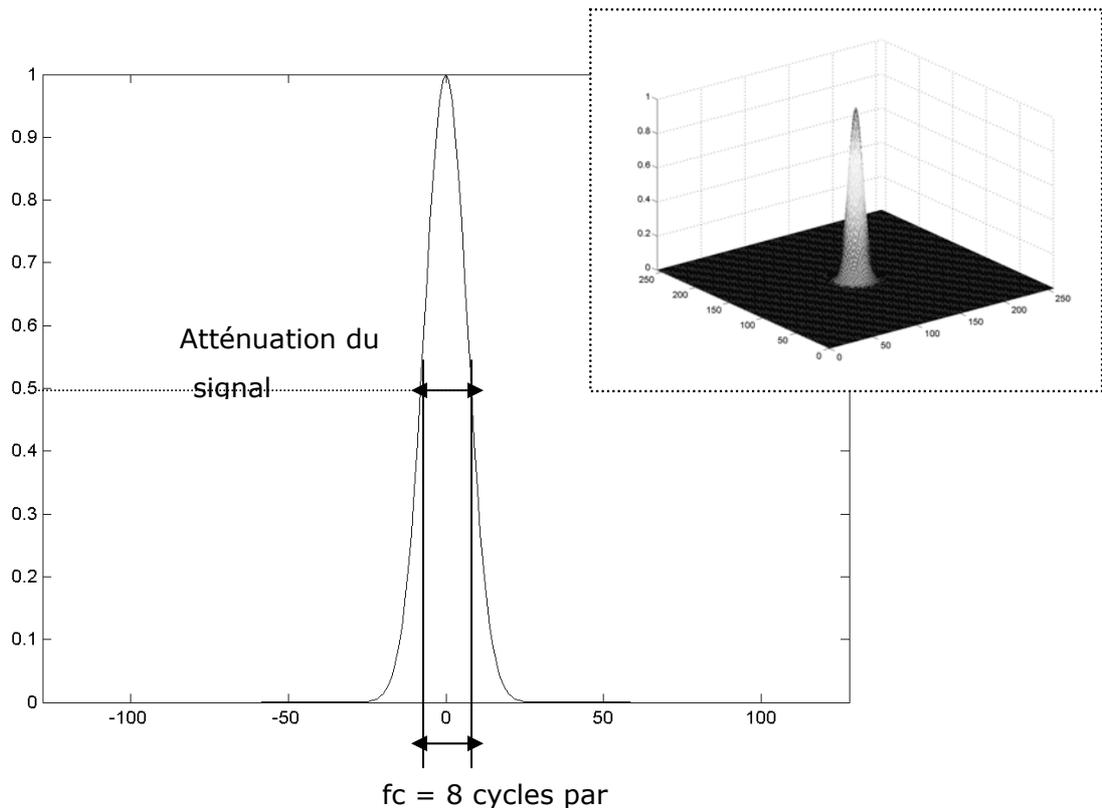


Figure 1 : 1. Exemple de filtre gaussien passe-bas pour une image carrée de 256 pixels. La largeur du filtre (σ) est fonction de la fréquence de coupure (par exemple, 8 cycles par images) et de l'atténuation de l'énergie du signal (par exemple, une atténuation de 3dB correspond à une atténuation de moitié du signal). **2. Représentation tridimensionnelle du filtre gaussien passe-bas.**

Dans l'étude de Schyns & Oliva (1994), les scènes naturelles ont été filtrées à des fréquences de coupure de 2 cycles par degré d'angle visuel (cpd) pour le filtrage passe-bas et 6 cpd pour le filtrage passe-haut. Pour un réseau sinusoïdal, les cycles par degré correspondent au nombre d'alternances sinusoïdales de niveaux de gris d'une même période pour un degré d'angle visuel.

Les cycles par image sont obtenus en multipliant les cpd par la taille angulaire de l'image. Ainsi, pour une image de 4° d'angle visuel, les fréquences de coupures 2 et 6 cpd correspondent respectivement à des fréquences de coupure de 8 et 24 cycles par image. Pour une image carrée de 256 pixels, la fréquence spatiale maximum correspond au nombre maximum de cycles "pixel clair/pixel sombre", soit 128 cycles par image.

Dans nos recherches, le filtrage passe-bas des scène naturelles de 4° d'angle visuel a été fixé à une fréquence de coupure de 4 cpd, soit 16 cycles par image, et le filtrage passe-haut à une fréquence de coupure de 6 cpd, soit 24 cycles par image. Pour une atténuation de 3dB,

- $\sigma = \frac{16}{\sqrt{-\ln 1/2}} = 19,2180$ pour un filtrage passe-bas
- $\sigma = \frac{24}{\sqrt{-\ln 1/2}} = 28,8269$ pour un filtrage passe haut

La Figure 2 représente les filtres gaussiens utilisés dans ces deux conditions.

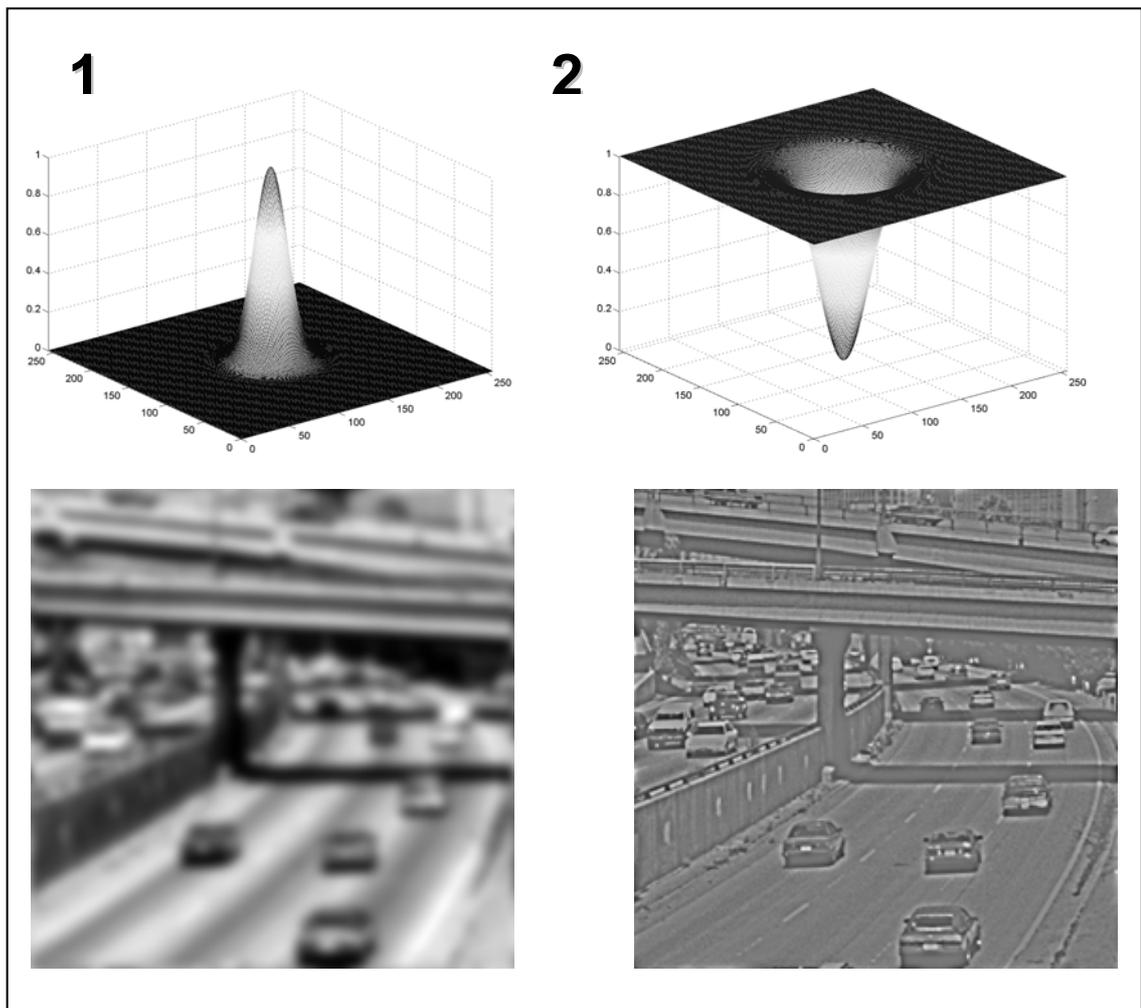


Figure 2 : Filtre gaussien utilisés dans nos recherches. (1) Filtre gaussien passe-bas pour une fréquence de coupure de 4 cpd, soit 16 cycles par image, appliqué sur une scène "autoroute". (2) Filtre gaussien passe-haut pour une fréquence de coupure de 6 cpd, soit 24 cycles par image, appliqué sur cette même scène.

Rehaussement du contraste des HFs

Du fait que l'amplitude varie de manière inverse à la fréquence spatiale pour des stimuli de type "scènes naturelles", le contraste des images filtrées passe-haut (cf. Figure 3A) est relativement plus faible que celui des images filtrées passe-bas (cf. Figure 3B). Le contraste des images en HF a été rehaussé à l'aide de la fonction suivante :

$$y = 255/2 + 255/(2 * \arctan(255/2 * gain/100)) * \arctan((x - 255/2) * gain/100)$$

où x est le niveau de gris des pixels en entrée et y le niveau de gris des pixels une fois cette fonction appliquée. Cette fonction augmente le niveau de gris des pixels dont le niveau de gris est, en entrée, supérieur au niveau de gris moyen (128) et diminue le niveau de gris des pixels inférieur au gris moyen. Le gain a été fixé à 2 (valeur maximum qui puisse être appliquée sans changer le spectre des fréquences spatiales). La figure 3C représente la fonction de rehaussement pour un gain de 2 et la figure 3D, l'image filtrée passe-haut qui résulte de ce rehaussement.

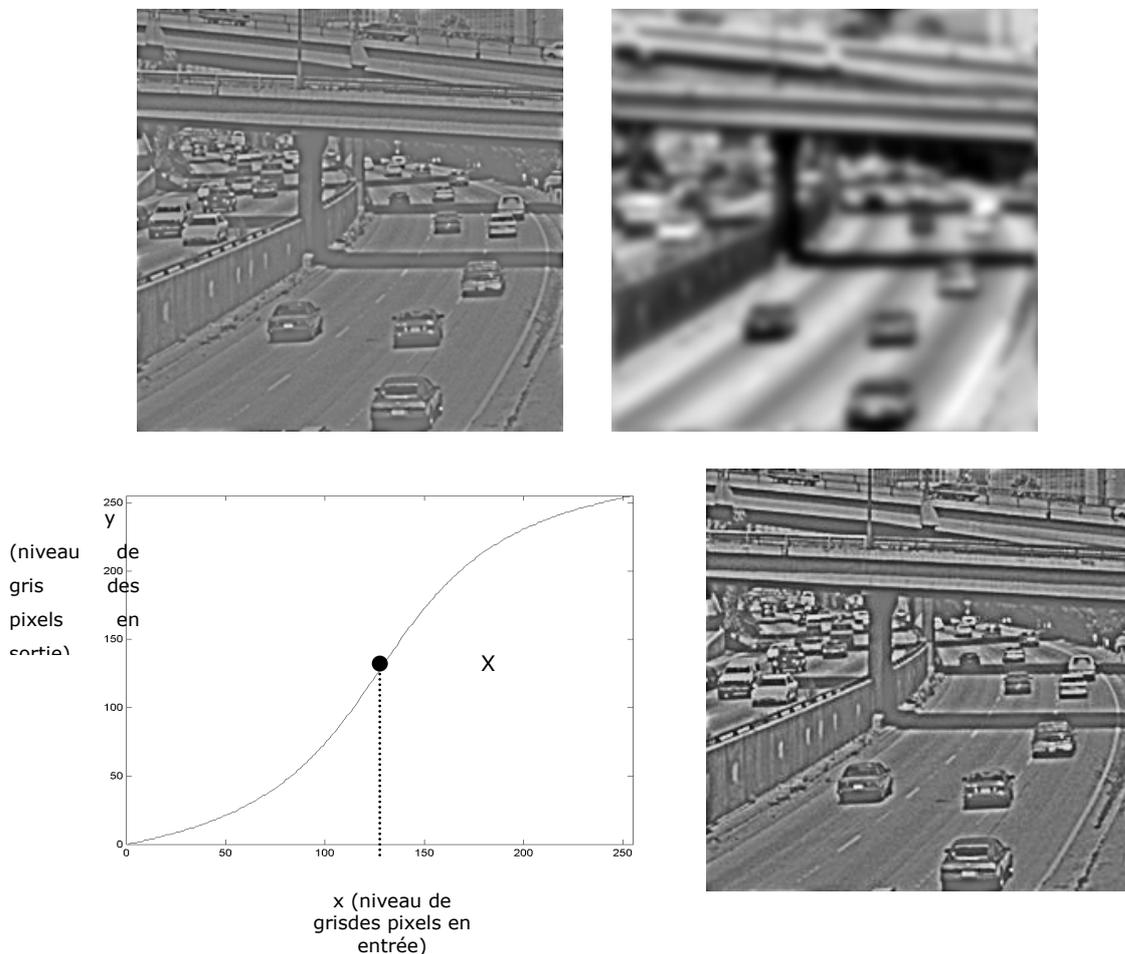


Figure 3 : Rehaussement du contraste d'une image filtrée passe-haut. L'image A représente la scène "autoroute" filtrée à l'aide d'un filtre gaussien passe-haut. Le contraste entre les zones sombres et zones claires est relativement plus faible que pour un filtrage passe-bas de cette même scène (figure B). La figure C représente la courbe de rehaussement du contraste pour un gain de 2. Sur l'axe x est reporté le niveau de gris des pixels en entrée et, sur l'axe y , le niveau de gris des pixels en sortie. Cette fonction a pour effet principal d'augmenter le niveau de gris des pixels dont le niveau de gris est, en entrée, supérieur au niveau de gris moyen (128) et de diminuer le niveau de gris des pixels inférieur au gris moyen. L'image D représente la scène "autoroute" filtrée passe-haut au contraste rehaussé.

Programme Matlab

Le programme suivant définit les fonctions utiles à la réalisation d'un filtrage en fréquence spatiales sous Matlab.

```
function [Image_bf, Image_res_hf]=filtrageimage(nom_image,fc1,fc2)
% programme adapté d'Antonio Torralba,
% réalisé avec l'aide de Nathalie Guyader, Alan Chauvin et David Alleysson
% cette fonction applique indépendamment une filtre gaussien passe-bas et passe-haut
sur une meme image,
% avec une atténuation de la fréquence de coupure fixée à 3dB

% Lecture de l'image
image = imread(nom_image);
[m,n] = size(image);

% choix de l'atténuation A du signal (par exemple, 3dB)
A=1/2;

% calcul de sigma pour une fréquence de coupure passe-bas fc1 et une
% fréquence de coupure passe-haut fc2
sigma1=fc1/sqrt(-log(A));
sigma2=fc2/sqrt(-log(A));

% création de la grille des fréquences
[fx,fy]=meshgrid(0:n-1,0:n-1);fx=fx-(n-1)/2;fy=fy-(n-1)/2;

% constuction du filtre gaussien g1 pour le filtrage passe-bas et g2 pour le filtrage
passe-haut
g1=exp(-(fx.^2+fy.^2)/(sigma1^2));
g2=1 - exp(-(fx.^2+fy.^2)/(sigma2^2));

% multiplication du filtre au spectre de fréquences spatiales de l'image
Image_bf=real(iff2(fftshift(fftshift(fft2(image)).*g1)));
Image_hf=real(iff2(fftshift(fftshift(fft2(image)).*g2)));

% normalisation de l'image hf
Image_hf=255*(Image_hf-min(Image_hf(:)))/(max(Image_hf(:))-min(Image_hf(:)));

% réhaussement du contraste de l'image hf
gain=2;
Image_hf=round(255/2+255/(2*atan(255/2*gain/100))*atan((Image_hf-255/2)*gain/100));
```

ANNEXE 2 : CRITERES D'ELIGIBILITE

Critères d'inclusion

- ⊖ sujet âgé de plus de 18 ans et de moins de 60 ans,
- ⊖ consentement éclairé signé,
- ⊖ un examen médical doit être fait avant la participation à la recherche,
- ⊖ obligation d'affiliation à la sécurité sociale,
- ⊖ acuité visuelle normale ou corrigée par le port de lentilles de contact,
- ⊖ le montant des indemnités versées en compensation des contraintes subies et mentionnées sera nul,
- ⊖ la personne ne pourra se prêter qu'à une seule recherche sans bénéfice individuel direct et une période d'exclusion de 3 mois sera déterminée pendant laquelle la personne ne pourra se prêter à une autre recherche sans bénéfice,
- ⊖ obligation de l'inscription au niveau du fichier national des personnes qui se prêteront à des recherches biomédicales sans bénéfice individuel direct.

Critères de non-inclusion

- ⊖ sujet de moins de 18 ans et de plus de 60 ans,
- ⊖ contre-indications de l'IRM: présence intra-corporelle d'objets ferromagnétiques (implants métalliques, pace-maker, éclats d'obus, plombs de chasse...), claustrophobie, femme enceinte, personne obèse (>120 kg),
- ⊖ existence d'une affection sévère sur le plan général : cardiaque, respiratoire, hématologique, rénale, hépatique, cancéreuse,
- ⊖ sujet diabétique,
- ⊖ sujet n'ayant pas eu de bilan biologique comprenant NFS, VS, glycémie, ASAT, ALAT, réalisé depuis moins d'1 an,
- ⊖ sujet inclus dans un autre essai clinique et/ou thérapeutique ou ayant été inclus dans un essai clinique et/ou thérapeutique depuis moins d'un mois,
- ⊖ sujet prenant de façon régulière des anxiolytiques, sédatifs, antidépresseurs, neuroleptiques,
- ⊖ sujet présentant une pathologie psychiatrique patente.

ANNEXE 3 : PUBLICATIONS

Articles et chapitres de livre

Guyader, N., Chauvin, A., **Peyrin, C.**, Hérault, J., & Marendaz, C. (submitted). Image phase or amplitude? Rapid scene categorization is an amplitude based process.

Ballaz, C., Boutsen, L., **Peyrin, C.**, Humphreys, G. W. & Marendaz, C. (en révision). Visual search for objects: Anisotropy modulated by canonical orientation. *Journal of Experimental Psychology*.

Peyrin, C., Chauvin, A., Chokron, S., & Marendaz, C. (2003). Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes. *Brain and Cognition*, 52 (2), 278-282.

Chauvin, A., Hérault, J., Marendaz, C., & **Peyrin, C.** (2002). Natural scene perception: Visual attractors and images processing. In W. Lowe & J. A. Bullinaria (Eds.), *Connectionist models of cognition and perception* (pp. 236-248). Singapore: World Scientific.

Ballaz, C., Marendaz, C., Chauvin, A., & **Peyrin, C.** (2001). L'orientation canonique comme déterminant de la saillance perceptive. *Incognito*, 22, 37-46.

Articles an préparation

Peyrin, C., Baciú, M., Marendaz, C., & Segebarth, C. (en préparation). Hemispheric specialization for spatial frequency analysis. Event-related fMRI study.

Peyrin, C., Chokron, S., Gout, O., & Marendaz, C. (en préparation). Hemispheric specialization for spatial frequency analysis and hemianopia.

Actes de congrès

Peyrin, C., Guyader, N., Chauvin, A., & Marendaz, C. (2003). *Time course of the hemispheric specialization for spatial frequency processing as a function of temporal constraints*. *Perception*, 32, 158.

Communications orales

Peyrin, C., Chokron, S., Gout, O., & Marendaz, C. (2003, 26-31 January). *Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes: A case study*. Twenty-first European Workshop on Cognitive Neuropsychology: An interdisciplinary approach, Bressanone, Italy.

Peyrin, C., Baciú, M., Segebarth, & C Marendaz, C. (2003, 5 et 6 juin). *Reconnaissance des scènes naturelles : Spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales*. Journées Scientifiques de l'IFR "RMN Biomédicale" : de la cellule à l'homme, Col de Porte, Grenoble, France.

Communications affichées

- Peyrin, C.,** Baciú, M., Marendaz, C., & Segebarth, C. (2003, 29 septembre). *Spécialisation hémisphérique du traitement des fréquences spatiales : comparaison directe inter-hémisphérique par IRMf*. Journée d'IRM fonctionnelle de Marseille, Marseille, France.
- Peyrin, C.,** Guyader, N., Chauvin, A., & Marendaz, C. (2003, 1-5 September). *Time course of the hemispheric specialization for spatial frequency processing as a function of temporal constraints*. 26th European Conference on Visual Perception (ECP), Paris, France.
- Peyrin, C.** (2003, 16 mai). *Asymétries cérébrales et fréquences spatiales : approche neurocognitive*. Pôle Rhône-Alpes de Sciences Cognitives (PRASC), Grenoble, France.
- Peyrin, C.,** & Marendaz, C. (2003, 20-22 mars). *Catégorisation des scènes naturelles et fréquences spatiales. Approche neurocognitive*. Cerveau, cognition et comportement : les apports des différentes disciplines, Rennes, France.
- Peyrin, C.,** Chokron, S., Gout, O., & Marendaz, C. (2003, 26-31 January). *Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes: A case study*. Twenty-first European Workshop on Cognitive Neuropsychology: An interdisciplinary approach, Bressanone, Italy.
- Peyrin, C.** (2002, 26 septembre). *Catégorisation des scènes naturelles et fréquences spatiales. Approche NeuroCognitive*. 13èmes Rencontres Régionales de la Recherche, Grenoble.
- Peyrin, C.,** Chauvin, A., Marendaz, C., & Chokron, S. (2002, 20,21 and 22 June). *Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes*. TENNET XIII, Montreal, Canada.
- Peyrin, C.,** Chauvin, A., Marendaz, C., & Chokron, S. (2002, 24 mai). *Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes*. EDIV, Grenoble, France.
- Peyrin, C.,** Chauvin, A., Marendaz, C., & Chokron, S. (2002, 8 March). *Dynamics of Hemispheric Specialization for Spatial Frequency Processing as a Function of Temporal Constraints*. Journée scientifique du Pôle Rhône-Alpes de Sciences Cognitives (PRASC), Archamps, France.
- Peyrin, C.,** Chauvin, A., Marendaz, C., & Chokron, S. (2001, 26 and 27 October). *Dynamics of Hemispheric Specialization for Spatial Frequency Processing as a Function of Temporal Constraints*. RISC, Paris.