

Spécificités des modalités sensorielles

Le problème central dans la compréhension des mécanismes perceptifs tient à la très grande cohérence d'ensemble des perceptions ressenties tandis que, comme nous allons le voir, le système nerveux central est essentiellement un ensemble de sous-systèmes relativement autonomes (Delorme et Flückiger, 2003, *cf.* Lectures conseillées). Les données neurophysiologiques succinctes qui seront mentionnées dans cette partie ont pour seul objectif de souligner quelques-unes des propriétés des traitements effectués par le cerveau. Celles-ci constituent des contraintes pour toute explication de la perception. Ainsi, le cerveau apparaît comme un ensemble de structures, chacune étant spécialisée dans certains types de traitements. Quand on connaît cette spécialisation, il est tentant de penser que toutes les informations convergent ensuite vers une structure centrale qui réalisera la synthèse de ces informations et les interpréterait pour générer nos perceptions. Cette conception est totalement erronée.

Afin de recueillir l'information qui lui est utile, l'organisme est doté de capteurs spécialisés connectés à une partie du système nerveux central pour constituer une modalité sensorielle. Les cinq sens traditionnels – vue, audition, toucher, goût et odorat – correspondent à des sensibilités **extéroceptives**, qui mettent l'organisme en contact avec les stimuli du monde environnant. À ces modalités s'ajoutent les modalités **proprioceptives** qui concernent l'activité propre de l'organisme et qui se subdivisent en des modalités kines-thésiques liées aux mouvements des membres et des modalités vestibulaires liées à l'équilibre et aux accélérations subies par le corps. À chaque modalité sensorielle correspond un (ou plusieurs) types de capteurs spécialisés dans la transformation (ou transduction) d'une énergie physique en une activité neuronale.

La spécialisation qualitative de chaque modalité sensorielle n'est pas due qu'à la nature de ses récepteurs et de l'énergie qui les active. En effet, si l'on stimule électriquement des neurones d'une modalité sensorielle en aval des récepteurs, le patient ressentira une sensation qualitativement propre à cette modalité. Par exemple, une stimulation électrique du nerf auditif génère la perception de sons et pas de lumière ou une autre sensation. Les données des neurosciences confortent l'hypothèse selon laquelle, pour la plus grande part, les traitements perceptifs sont spécifiques à chaque modalité sensorielle. À l'intérieur de toute modalité, il existe des spécialisations à la fois structurales et fonctionnelles qui favorisent une conception modulaire des traitements.

1 - Les capteurs et leurs stimuli

Les **récepteurs sensoriels** sont des capteurs spécialisés qui réagissent à certaines énergies physiques et ce, pour une certaine étendue des niveaux de cette énergie appelée leur **étendue dynamique**. Les étendues dynamiques des récepteurs ne sont pas les mêmes d'une

espèce animale à une autre. Elles sont étroitement liées aux besoins et aux adaptations des espèces pour leur survie. De plus, certaines espèces ne possèdent pas de récepteurs d'une des modalités principales.

Les animaux cavernicoles **ne possèdent pas de récepteurs visuels**. Ils n'en ont pas besoin puisqu'ils vivent dans l'obscurité. D'autres possèdent des récepteurs que les humains ne possèdent pas. Ainsi, certains serpents disposent d'un capteur d'infrarouge qui leur sert à détecter la chaleur de leurs proies potentielles, les rongeurs disposent de récepteurs tactiles particuliers, les vibrisses, etc.

A - Stimuli et sensibilités extéroceptives

- **La lumière** est une énergie électromagnétique faite de particules élémentaires, les photons, et définie par sa longueur d'onde. Les récepteurs rétiniens (cônes et bâtonnets) contiennent des pigments qui sont décomposés par ces photons. Ce processus photochimique de décomposition génère une activité électrique qui sera transmise aux neurones du système visuel. La grandeur de ce signal électrique dépend du nombre de photons absorbés et de leur longueur d'onde.
- **Le son** est une perturbation qui se propage dans un milieu fait de molécules, entraînant des contractions et des dilatations de la densité de ces molécules. Ces perturbations vont faire vibrer le tympan, une membrane située au fond du conduit de l'oreille, vibration qui va se communiquer à un liquide contenu dans la cochlée (l'endolymph) et entraîner la déformation mécanique des cils des cellules réceptrices (cellules ciliées). Cette déformation mécanique va générer l'activité électrique qui sera à l'origine des signaux neuronaux.
- Pour le **goût** et l'**olfaction**, ce sont des molécules diffusées par les substances qui seront captées par des récepteurs chimiques destinés à déclencher les signaux nerveux.
- **Le toucher** se décompose en plusieurs modalités sensorielles cutanées selon la nature des récepteurs impliqués et des sensations que leur stimulation provoque. Dans la peau, on distingue entre 4 et 6 types de récepteurs qui permettent de séparer fonctionnellement des sensations de toucher (pression), de vibration, de chaud, de froid et de douleur. Ces récepteurs ne sont pas uniformément répartis sur toute la surface du corps.

B - Les modalités kinesthésiques

- **La kinesthésie** (Bonnet et Lestienne, 2003, cf. Lectures conseillées) est l'ensemble des modalités qui informe l'organisme sur sa position et son mouvement ainsi que ceux de ses membres dans l'espace. Elle comprend les sensations vestibulaires et la proprioception.
- **Les sensations vestibulaires** : le système vestibulaire est logé dans l'oreille interne. Il comprend d'une part les 3 canaux semi-circulaires et d'autre part les **otolithes** (utricle et saccule). Les cellules réceptrices sont des **cellules ciliées** baignant dans un liquide, l'endolymph. Les mouvements de ce liquide sous l'influence de forces d'accélération déforment les cils et génèrent ainsi l'activité électrique à l'origine des influx nerveux.
- **La proprioception** concerne le sens de la position et du mouvement des membres. Elle met en jeu trois types de récepteurs : les fuseaux neuromusculaires, les organes tendineux de Golgi et les récepteurs articulaires. Les récepteurs cutanés participent à la kinesthésie dans la mesure où le mouvement des articulations entraîne des mouvements de la peau et donc des pressions.

Otolithes : éléments du système vestibulaire, situé dans l'oreille interne et sensible aux accélérations linéaires.

Cellules ciliées : cellules réceptrices du système vestibulaire et du système auditif comportant des cils baignant dans un liquide. L'inclinaison mécanique des cils est à l'origine des potentiels de récepteurs.

Le système vestibulaire (cf. Berthoz, 1997) fournit deux types d'informations. La première catégorie concerne la direction de la tête par rapport à la verticale gravitaire. Physiquement, la gravité est une accélération linéaire. Une modification de l'angle de la tête par rapport à la gravité active les otolithes et fournit donc une indication sur la direction de la verticale gravitaire. Ce rôle de la gravité explique pourquoi nous nous sentons toujours droits (c'est-à-dire en coïncidence avec la verticale), que nous soyons au pôle Nord, à l'équateur ou au pôle Sud. Cependant, l'essentiel des informations fournies par le système vestibulaire concerne des accélérations, c'est-à-dire des changements de vitesse lors du déplacement du corps. Complémentairement, il fournit une information d'immobilité.

2 - Structures sensorielles centrales

Pour générer des sensations conscientes, les informations captées par les récepteurs doivent parvenir au cortex après relais dans le **thalamus** (les **corps genouillés**). L'olfaction est la seule modalité sensorielle qui ne fasse pas relais dans le thalamus.

A - Les aires corticales

Globalement, le cerveau comprend des **structures sensorielles** dans toutes les régions situées en arrière de la **scissure de Rolando** (sillon central) et de la **scissure de Sylvius** et des structures liées à la motricité en avant de cette limite. Les aires corticales sont spécialisées dans différents traitements sensoriels ou moteurs de sorte que des lésions localisées entraînent des déficits plus ou moins spécifiques. La spécialisation observée au niveau des récepteurs se maintient encore pour ces projections corticales. En arrière, du côté occipital, se trouvent les aires visuelles qui occupent une très large partie du cortex humain. Au fond de la scissure de Sylvius se trouvent les aires auditives. En arrière du sillon de Rolando se trouvent les aires somesthésiques qui reçoivent les afférences tactiles et kinesthésiques. L'une des propriétés remarquables du système nerveux central est le lien relativement étroit qui existe entre structure et fonction. Chaque structure définie à partir de critères anatomiques réalise un nombre limité et relativement précis d'opérations, de fonctions. Toutes les aires sont spécialisées. Cependant, il existe des interactions plus ou moins importantes entre elles.

Thalamus : ensemble de noyaux sous-corticaux impliqués dans le traitement des informations sensorielles.

Corps genouillés : noyaux du thalamus.

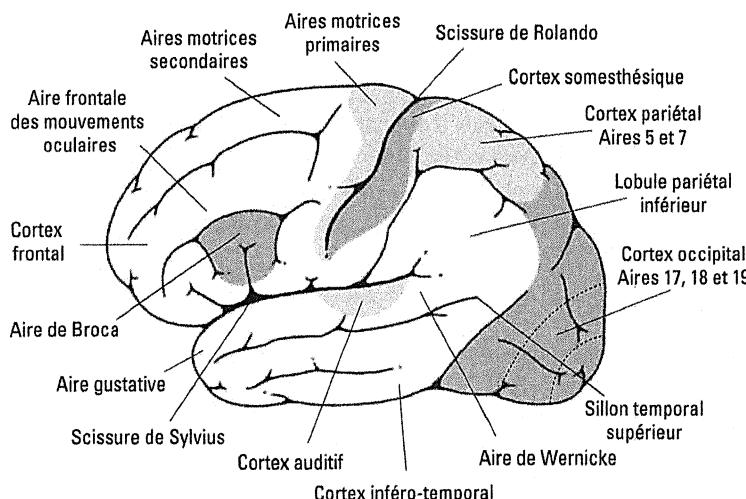


Figure 3 - Emplacement de quelques aires sur la moitié gauche d'un cerveau humain
(En arrière les aires sensorielles, en avant les aires motrices)

Dans **chaque structure sensorielle**, les neurones ne sont pas distribués au hasard. Ainsi, dans chaque structure visuelle, il existe une relation topographique entre la position des neurones et la région de la rétine dont la stimulation les active. C'est la rétinotopie qui constitue en quelque sorte une carte corticale de la rétine. Dans le système nerveux central, on relève quelque 30 régions comprenant de telles cartes rétinotopiques chez le macaque (*cf.* Zeki, 1994). Dans les aires somesthésiques, il y a correspondance topographique entre les régions du corps stimulées et la zone de cette aire qui est activée. Cela s'appelle la somatotopie, laquelle se retrouve dans les aires motrices.

B - Spécificités neuronales du système visuel

Chaque neurone visuel (ou somesthésique) répond à une petite région de la surface des récepteurs, région qui est appelée le champ récepteur du neurone. Autrement dit, chaque neurone constitue un dispositif d'analyse de certaines des propriétés locales de la stimulation : celles qui sont dans son champ récepteur. Les propriétés fonctionnelles de ces champs récepteurs nous renseignent sur la nature des analyses réalisées par le système visuel. Pour cette raison, on les a parfois appelés des **détecteurs de caractéristiques**.

Mesure d'un champ récepteur visuel. Une microélectrode est insérée à proximité d'un neurone dont la présence est attestée par le recueil de potentiels d'action (activité spontanée). Pour déterminer le champ récepteur du neurone, l'ensemble de la rétine étant dans le noir, on présente un bref éclair lumineux à différentes positions rétiniennes. Seule la stimulation d'une petite région va provoquer des modifications de la réponse du neurone enregistré. Ces modifications d'activité sont soit de type ON, et consistent en une augmentation de la fréquence des potentiels d'action à l'apparition d'une stimulation lumineuse, soit de type OFF, et consistent en une augmentation de la fréquence des potentiels d'action à l'extinction d'une stimulation lumineuse. De très nombreux neurones visuels ont un champ récepteur comportant deux régions, l'une ON, l'autre OFF. Les cellules ganglionnaires de la rétine ont des champs récepteurs de forme approximativement circulaire et présentant deux régions concentriques à activités antagonistes : soit ON au centre et OFF à la périphérie, soit OFF au centre et ON à la périphérie. La réponse d'une cellule ganglionnaire à centre ON sera maximale si son centre est totalement éclairé et sa périphérie, dans le noir. La fréquence des potentiels d'action du neurone dépendra donc du contraste spatial stimulant son champ récepteur. Ces propriétés font de ces neurones des dispositifs adéquats pour signaler à l'organisme l'étendue spatiale et l'importance du contraste local dans leur champ récepteur.

Sans aller plus loin dans les détails (Delorme et Flückiger, 2003, *cf.* Lectures conseillées), les données de la neurophysiologie cellulaire conduisent à penser que le système visuel réalise dans ses étapes précoces de traitement des analyses locales de certaines propriétés de la partie du stimulus tombant dans leur champ récepteur. Ces analyses constituent en quelque sorte des codages de caractéristiques locales. Ces dimensions principales sont :

- l'étendue et l'intensité des contrastes spatiaux (fréquence spatiale),
- les contrastes chromatiques fondés sur la longueur d'onde,
- l'orientation des contours,
- la direction et le sens des mouvements,
- la disparité binoculaire.

Ainsi, structurellement et fonctionnellement, les traitements précoce du système visuel consistent en des traitements locaux et séparés des caractéristiques de la forme, de la couleur, du mouvement et de la profondeur (ou du relief). Dans chaque structure visuelle, les neurones sont organisés spatialement selon une représentation rétinotopique de l'espace de la rétine. À une échelle plus fine au niveau du cortex visuel, pour chaque région de la rétine, on trouve rassemblés des neurones ayant les différentes sélectivités déjà mentionnées dans des structures fonctionnelles appelées **hypercolonnes**. Cette spécialisation locale s'articule dans une organisation plus large du système visuel en deux sous-systèmes.

Hypercolonnes :

ensembles fonctionnels de neurones du cortex visuel ou du cortex somesthésique. Les champs récepteurs de ces neurones sont situés dans une même région des récepteurs. Ils présentent toutes les sélectivités d'orientation et de binocularity, par exemple pour le cortex visuel.

C - Deux systèmes visuels

Fonctionnellement et anatomiquement, on a démontré l'existence de deux voies (ou systèmes) de traitement des informations visuelles fonctionnant en parallèle (Milner et Goodale, 1995, cf. Lectures conseillées). Le système parvocellulaire, ou **système ventral**, dont on peut suivre les connexions depuis les cellules ganglionnaires de la rétine jusqu'au cortex inféro-temporal, traite essentiellement les informations de forme (orientation par exemple) et de couleur. Sa fonction principale est la reconnaissance des objets. Le système magnocellulaire, ou **système dorsal**, qui aboutit au cortex pariétal, traite les informations de mouvement et de profondeur. Il est impliqué dans la préparation des actions (transformations sensori-motrices) grâce à ses étroites connections avec le cortex somesthésique et avec les structures frontales prémotrices et motrices. Comme nous le verrons plus loin, les traitements plus cognitifs apparaissent au-delà du cortex visuel primaire avec des neurones dont les champs récepteurs sont de plus grande taille et donc intégrant des informations sur de larges surfaces de la rétine.

Une démonstration de la séparation fonctionnelle des deux voies visuelles.

Pour procéder à l'évaluation de la taille d'un objet par le système visuel, on peut utiliser la méthode psychophysique d'égalisation. Une autre méthode est possible. On a, en effet, montré (Jeannerod) que lors d'un mouvement de saisie d'un objet, l'ouverture de la pince digitale (écart entre pouce et index) se prédisposait au cours du mouvement d'approche. Elle varie linéairement avec la taille des objets à saisir. Les informations sur la taille de l'objet ne sont pas toujours cohérentes. Plusieurs arguments suggèrent que les résultats de la méthode d'égalisation reposent sur des traitements de la voie ventrale, tandis que ceux de la pince digitale dépendent de traitements de la voie dorsale. La dissociation fonctionnelle des deux voies visuelles est confirmée par la comparaison des performances de deux sujets cérébrolésés (Milner et Goodale, 1995, cf. Lectures conseillées). Le premier (patient DF), chez qui a été diagnostiquée une agnosie visuelle, réussit correctement les mouvements de saisie, mais se révèle incapable de donner des jugements cohérents sur la taille de l'objet. Le second (patient AT), chez qui a été diagnostiquée une ataxie optique, réussit normalement la tâche d'égalisation, mais présente des gestes de saisie inadaptés.

D - Conclusion

Au niveau phénoménal, la perception est ressentie comme unitaire et essentiellement centrée sur l'environnement. Nous percevons des objets, des événements et non des sensations disparates de couleurs, de toucher, d'odeurs, etc. Mais ce caractère **holiste** de l'expérience ressentie ne permet pas d'induire la nature des mécanismes sous-jacents. De plus, il ne garantit pas que ce qui est consciemment perçu constitue la nature même de l'information utilisée par l'organisme. Les différents systèmes sensoriels forment des ensembles, des **modules**, anatomiquement localisés et fonctionnellement spécialisés. Les neurones de chaque structure ne réalisent qu'un nombre limité d'opérations, d'où leur spécialisation. Les neurones voisins réalisent des opérations voisines. Mais les systèmes sensoriels ne sont pas organisés que de manière ascendante, hiérarchique. D'une part, à chaque niveau, il existe des relations latérales entre neurones qui entraînent des interactions à l'intérieur des hypercolonnes, en particulier. Ces interactions seraient à la base des mécanismes locaux de groupement des informations. D'autre part, il existe aussi des rétroactions des structures plus tardives sur les structures plus précoces. Ces rétroactions aboutiraient à des synchronisations des activités neuronales à l'intérieur d'une population de neurones activés par un même stimulus et pourraient constituer un second niveau de structuration des informations. À un niveau de granularité déjà relativement élevé, plus global, cette spécialisation des structures nerveuses se reflète dans la spécificité des symptômes qui résultent de lésions limitées étudiées en neuropsychologie.

Holist : qui présente un caractère global, total.

Résumons quelques principes du fonctionnement neurosensoriel évoqués dans cette partie.

1) La modularité qui résulte d'une liaison étroite entre la structure concernée et les fonctions que l'on peut attribuer à cette dernière est à considérer à plusieurs niveaux de granularité, des plus locaux aux plus globaux à l'intérieur d'une même modalité. Les modalités sensorielles occupent des régions différentes du cerveau. Le deuxième niveau est intramodalitaire, où des spécialisations fonctionnelles et structurales sont mises aussi en évidence, par exemple le système ventral et le système dorsal dans la vision. Un troisième niveau est représenté par la distribution géographique des neurones d'une aire donnée, comme dans la rétinotopie ou la somatotopie.

2) Les chemins suivis par les influx nerveux depuis les récepteurs jusqu'à ces structures centrales évoquent bien une organisation hiérarchique des traitements. Fonctionnellement, on peut considérer trois grandes étapes dans la hiérarchie des traitements : traitements sensoriels (locaux), traitements de structuration et enfin interprétation, c'est-à-dire accès aux représentations. Structuralement, les deux dernières étapes ne sont pas nécessairement ou en tout cas pas totalement organisées de manière hiérarchique, et comme la terminologie de processus ascendant-descendant pourrait le laisser penser. La question d'une structure « centrale » vers laquelle convergeraient les informations, comme il a été dit en introduction de cette partie, est fallacieuse et non confirmée par les données neurobiologiques. Il est vraisemblable que les rétroactions mentionnées plus haut sont à la base de ces traitements. Elles pourraient permettre la coordination d'informations distribuées dans différentes structures et conduire ainsi à leur mise en cohérence.

3 - Traitements visuels précoce

Par mécanismes précoce, on entend des mécanismes précognitifs, ascendants, de traitement des informations par lesquels les systèmes sensoriels analysent, c'est-à-dire décomposent, les informations, puis les structurent. Dans le cadre de ce chapitre, à titre d'illustrations, nous nous limiterons à l'examen de quelques-uns de ces mécanismes intervenant dans la perception visuelle. Seront examinés d'une part les traitements des formes qui relèvent de la voie ventrale et d'autre part les traitements du mouvement et du relief qui relèvent de la voie dorsale tels qu'ils peuvent être abordés par les méthodes comportementales de la psychophysique.

A - Traitements des formes

Une **forme** est d'abord, pour le système visuel, une distribution spatiale d'intensité lumineuse (luminance) et de longueurs d'onde sur la rétine. Dès le niveau des cellules ganglionnaires de la rétine, les informations concernant les contrastes spatiaux (à l'origine des formes) et les contrastes chromatiques (à l'origine des couleurs) sont traitées par des neurones différents. Il ne sera question ici que des premiers. Chaque cellule ganglionnaire possède un champ récepteur de forme approximativement circulaire et comprenant deux régions concentriques dont les activités sont antagonistes. Nous avons déjà mentionné que cela faisait de ces neurones des dispositifs spécialisés dans le codage des contrastes spatiaux locaux.

Un **contour**, pour le psychophysiologiste de la vision, est toute limite perceptivement continue entre deux régions de l'espace. Il existe une grande variété de ces contours (Bonnet, 1989, cf. Lectures conseillées), autrement dit, un grand nombre de moyens de générer une perception de contours. Les contours « naturels » marquant visuellement les limites spatiales des objets se présentent comme des transitions de luminance formant des bords. Dans les dessins, le contour est souvent obtenu par un trait continu. En fait, on observe que tout changement brusque d'une caractéristique spatiale présentant une propriété de **continuité spatiale** peut être perçu comme un contour. La question est maintenant de connaître les mécanismes qui conduisent à ces perceptions.

Les figures dites à contours virtuels, illusoires, ou « subjectifs » (Spillmann et Dresp, 1995), fournissent un matériel de choix pour étudier certains des mécanismes précoce s d'extraction des informations de contour (cf. figure 4).

Quels mécanismes génèrent ce phénomène ? Schématiquement, on peut classer les explications en deux groupes : celles qui se réfèrent à des **mécanismes sensoriels** plus ou moins précoce s et celles qui suggèrent qu'il s'agit du résultat de **processus cognitifs** de haut niveau. Parmi ces dernières, certains font l'hypothèse que la perception d'une surface carrée serait due à une interprétation (cognitive) fondée sur des informations d'interposition : nous interpréterions les pacmen comme des disques entiers masqués par une surface située en avant. Cette interprétation est séduisante dans son apparente simplicité. Elle suppose cependant que le phénomène résulte de processus représentationnels de haut niveau mais n'indique pas comment le système visuel pourrait générer les contours perçus, ni comment, pour des pacmen clairs sur fond sombre, l'assombrissement de la surface du carré le fait percevoir plutôt en arrière qu'en avant du fond. C'est en tout cas vers ce genre d'explication qu'orientent des dénominations telles que contours illusoires ou contours subjectifs. C'est pourquoi nous préférions les appeler contours virtuels pour signifier que potentiellement l'information de contours est dans le stimulus. L'appel à un phénomène d'interposition ne peut plus s'appliquer si on utilise comme inducteurs non plus des disques échancrés, mais des « papillons », inducteurs avec lesquels les phénomènes (contours et luminosité) apparaissent, cependant. En règle générale, d'ailleurs, un phénomène (interposition) ne peut pas être l'explication d'un autre phénomène (les contours illusoires).

Une figure à contours virtuels

Phénoménallement, dans des figures comme le Carré de Kanizsa, on perçoit, dans certaines conditions, des contours « continus » dans des régions dans lesquelles, localement, il n'y a pas de discontinuité de la luminance. Physiquement, le Carré de Kanizsa est composé de 4 disques échancrés, que nous appelons pacmen, symétriquement disposés sur une surface uniforme. Les bords droits des « becs » sont alignés deux à deux et forment des contours limitant une figure carrée d'une luminosité (luminance apparente) différente de celle du fond. Dans la figure de Kanizsa (cf. ci-contre) constituée d'éléments sombres (pacmen) présentés sur un fond clair, deux phénomènes apparaissent : d'une part, la surface carrée enserrée entre les pacmen paraît alors plus claire que le fond, d'autre part, elle est limitée par des contours perçus nets. Les contours perçus et la luminosité de la surface résultent de mécanismes séparés, mais en interaction.

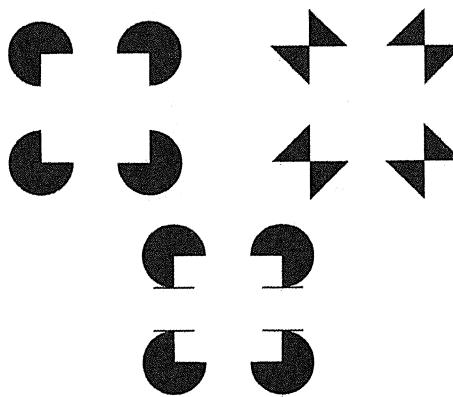


Figure 4 - Figure de Kanizsa

La figure standard est en haut à gauche. Les sujets perçoivent une région centrale plus lumineuse que le fond (effet de luminosité) de forme carrée aux contours nets (contours virtuels). À droite, le même phénomène est démontré avec des inducteurs en forme de papillon. En bas, la présence de segments de droite coupant les contours virtuels verticaux ne les rend plus perceptibles.

La démonstration de la perception de ces contours virtuels chez toutes les espèces animales testées est un argument très fort contre une explication en termes de mécanisme cognitif et en faveur de l'existence de mécanismes précoce s. Cela ne signifie pas qu'il n'y a pas d'intervention de processus cognitifs, mais que l'origine de ces perceptions est en amont de ces processus. Dans cette perspective, la question se pose de déterminer quelle(s) information(s) contenue(s) dans le stimulus est (sont) à la base de ce traitement et comment le système visuel le réalise. Abordant un tel problème, nous sommes amenés,

comme très souvent, à redéfinir le stimulus en prenant en compte les caractéristiques des **mécanismes** dont on fait l'hypothèse. Il est vrai que, dans le carré de Kanizsa, localement, il n'y a pas de marque physique du contour entre les couples de pacmen. Il ne s'ensuit pas nécessairement que l'information de contour soit absente du stimulus lui-même. En effet, si le système visuel est équipé de neurones pouvant, par exemple, être activés par deux segments colinéaires spatialement séparés, alors la discontinuité locale n'est pas un obstacle à l'extraction d'une information de contour orienté. Même si, simultanément, ce même système nous donne une information sur la discontinuité.

Deux classes de **mécanismes** au moins sont nécessaires pour comprendre la formation des figures à contours virtuels.

Mécanismes de luminosité

La première classe de mécanismes opère sur la luminosité. En toute région de la rétine, il existe des relations antagonistes entre deux systèmes. Les cellules ganglionnaires à centre ON et les cellules à centre OFF forment deux systèmes neuroniques dits Clair et Sombre, qui sont en interaction. Cela vaut encore au niveau des aires occipitales. Si un système est activé, l'autre est relativement inhibé et sa sensibilité est alors moindre. Ainsi, dans la région sombre située près du bord lumineux d'un élément inducteur clair, la sensibilité du système Clair sera plus faible qu'à distance de cet inducteur. On peut étudier les variations de cette sensibilité locale en mesurant les seuils de détection d'un point lumineux qui sollicite l'activité du système Clair. On constate alors que les seuils du point lumineux commencent à s'élever lorsque l'on se rapproche de l'inducteur clair, « comme si » le caractère sombre du fond était accentué. Ce mécanisme que l'on appelle « mécanisme d'inhibition latérale » n'explique pas complètement le phénomène de luminosité dans le carré de Kanizsa. En effet, cette inhibition n'apparaît pas qu'à l'intérieur de la figure, elle se manifeste aussi à l'extérieur. L'assombrissement apparent de la surface résulte non seulement de la diffusion de l'inhibition latérale mise en évidence par les mesures locales de seuil, mais aussi d'un mécanisme plus global de contraste simultané entre les activités globales du système Sombre et celles du système Clair. La mesure des seuils, utilisant un stimulus ponctuel lumineux, sollicite l'activité locale du seul système Clair et révèle une diffusion spatialement limitée de l'inhibition latérale. Nous verrons que l'appel à un second mécanisme plus global se révèle nécessaire pour expliquer la modification de luminosité de toute la surface du carré.

Mécanismes de contours

La seconde classe de mécanismes, dont on doit faire l'hypothèse pour expliquer les phénomènes de contours illusoires, concerne l'**extraction de l'information** de contour proprement dite (*cf.* Dresp, 1998). Si les seuils de détection sont mesurés dans une direction colinéaire à un contour rectiligne d'un pacman, au lieu de trouver une élévation de ces seuils, on obtiendra un abaissement, c'est-à-dire une facilitation. Cette facilitation ne s'étend pas au-delà d'une certaine distance (environ 20 minutes d'arc). Si maintenant on mesure le seuil de détection d'une ligne lumineuse entre deux pacmen, on observera aussi que son seuil est plus bas qu'il n'est en l'absence de ces inducteurs. Ces résultats indiquent qu'il y a bien là pour le système visuel une information virtuelle de contours. Elle est d'ailleurs supprimée si l'on dessine une petite ligne d'une intensité supraliminaire qui coupe le contour virtuel (*cf.* figure 4).

Le **mécanisme de colinéarité** repose sur l'existence des neurones sélectifs à l'orientation des contours, neurones activés par le bord droit des éléments inducteurs. Zucker et Davis (1988) ont montré que la modification de la luminosité dans la figure d'Ehrenstein pouvait être obtenue lorsque les segments inducteurs étaient faits de points et non de lignes continues. Utilisant des alignements de points (*cf.* figure 5), ces auteurs ont montré qu'en

deçà d'une certaine limite de proximité spatiale entre ces points ces alignements se comportaient perceptivement comme un trait continu. Au-delà de cette limite, un brusque changement phénoménal se manifestait. Cette limite correspondrait à l'écartement maximal des éléments colinéaires intégrables par des neurones sélectifs à l'orientation.

En fait, il existe un double mécanisme d'extraction des contours dont les effets se superposent dans la figure de Kanizsa. Le premier que nous venons d'évoquer génère une facilitation dans une direction colinéaire à tout contour supraliminaire, même dans le prolongement d'une simple ligne. Pour cette raison, il sera appelé **mécanisme de colinéarité**. Ce mécanisme induit qu'une ligne faite d'éléments discrets (des points ou des tirets) peut être traitée par le système visuel comme une ligne continue. Le second mécanisme a pour fonction de lier, d'attacher, les terminaisons des segments (**mécanisme de linge des terminaisons** ou, en bref, mécanisme de terminaisons). On peut en démontrer l'existence dans la **figure d'Ehrenstein**. Dans cette dernière, on perçoit, pour des lignes inductrices sombres, un rehaussement de la luminosité dans la partie centrale. Les contours virtuels de cette surface centrale ne sont pas colinéaires aux segments inducteurs, mais joignent les terminaisons internes de ces segments. Les seuils de détection de segments de droite présentés entre les terminaisons proches sont en effet plus bas que ceux qui sont mesurés dans d'autres directions. Ce mécanisme agit sur des distances plus importantes que le mécanisme de colinéarité, jusqu'à environ 2° d'angle visuel. Comme nous le reverrons à propos du mouvement, les terminaisons sont des caractéristiques importantes du stimulus. Le système visuel contient des neurones, appelés souvent hyper-complexes, et qui sont particulièrement sensibles à la présence de telles terminaisons dans leur champ récepteur. Il a d'ailleurs été montré que certains neurones du cortex visuel sélectifs à l'orientation de contours pouvaient être activés par des contours virtuels alors que les inducteurs de ces contours sont en dehors de leur champ récepteur.

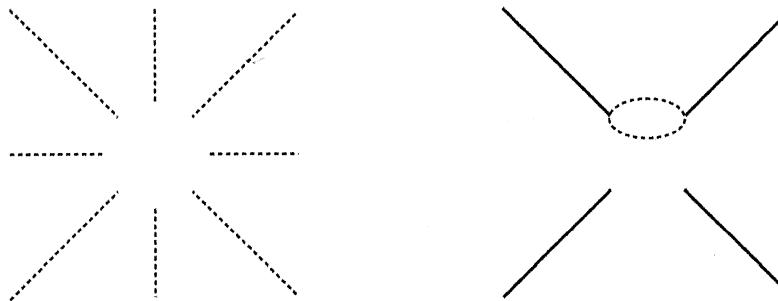


Figure 5 - Figure d'Ehrenstein

À gauche, la figure est réalisée avec des tirets, le rehaussement de luminosité de la région centrale est visible comme elle le serait si les traits étaient pleins. À droite, on a schématisé le champ récepteur d'un neurone détecteur de terminaisons qui serait à la base d'un contour virtuel.

L'information de contour extraite par les deux mécanismes (colinéarité et terminaisons) n'est plus totalement locale, mais assure déjà un groupement d'informations entre neurones séparés. Elle doit encore être structurée et combinée à l'information de luminosité. Une propriété importante est alors prise en compte : la **fermeture** des contours. Une forme visuelle est une surface enclose par un contour généralement fermé. Les contours virtuels dont nous avons vu par quels mécanismes ils étaient générés sont fermés dans les figures d'Ehrenstein ou de Kanizsa. Cette fermeture joue un rôle critique sur la luminosité apparente de la surface enclose. Avec la figure de Kanizsa faite de papillons (*cf.* figure 4), en écartant les deux triangles formant un papillon, on diminue le degré de fermeture de la figure et par là même on réduit l'effet de luminosité de la surface.

Gestaltistes: ensemble de chercheurs se réclamant de la théorie de la Gestalt (en all. *form, structure*) qui prône une approche phénoménologiste et globaliste de la perception.

Vision stéréoscopique statique: fonction qui permet aux aires visuelles de spécifier la profondeur relative des stimuli à partir de leur disparité rétinienne.

La ségrégation perceptive Figure/Fond dans une image est au centre des conceptions *gestaltistes* qui insistaient sur son caractère immédiat. Des recherches comme celles qui viennent d'être exposées montrent qu'en fait cette ségrégation représente une étape relativement tardive dans les mécanismes de la structuration des formes. Le système visuel doit d'abord réaliser les opérations permettant de structurer les éléments en un tout, une forme, et en particulier la fermeture des contours, avant de pouvoir distinguer cette région de l'image (la figure) de ce qui l'entoure (le fond). Ces opérations prennent un temps mesurable de quelques dizaines de millisecondes, mais considérablement plus court que celui qui est nécessaire pour percevoir consciemment la forme.

B - Traitement des volumes

Les images rétiniennes sont planes, les objets ont un volume. La construction de la troisième dimension de l'espace, la profondeur, met en œuvre plusieurs ordres de mécanismes. Le premier de ces mécanismes est la **vision stéréoscopique statique**. Les deux images rétiniennes (œil gauche - œil droit) d'un objet tridimensionnel ne sont pas identiques. Hors de la fovéa, certaines parties présentent un décalage spatial appelé **disparité rétinienne** (cf. figure 6). Nous pouvons voir une image unique, en volume, parce que dans le cortex visuel il existe des neurones qui reçoivent des afférences de régions rétiniennes homologues, neurones qui sont sélectifs au degré de disparité des éléments. Certains sujets présentent un déficit de cette vision binoculaire réalisant la fusion des images rétiniennes. Ils perçoivent alors soit des images doubles (diplopie), soit seulement l'une des deux images. Ils ont pourtant, le plus souvent, l'impression de percevoir le volume et le relief.

D'autres mécanismes contribuent en effet à cette fonction et peuvent partiellement suppléer l'absence d'informations stéréoscopiques. Les uns fondés sur des indices de mouvement (cf. plus bas), les autres sur des représentations picturales.

La profondeur, le volume, le relief résultent bien de mécanismes de reconstruction de l'espace tridimensionnel par notre système visuel. On a pu caractériser de physiologiques (sous-entendu innés) la vision stéréoscopique et les mécanismes fondés sur les indices de mouvement. L'exposé serait incomplet si nous ne parlions pas d'une troisième source d'informations sur la troisième dimension : les représentations picturales de la profondeur, du relief et du volume.

Une image plane peut engendrer des impressions de profondeur et de relief. Ces impressions sont obtenues lorsque sont respectées des lois de l'optique physique. Ainsi, la taille rétinienne des images d'un même objet diminue quand sa distance par rapport à l'observateur augmente ; sur une photographie, les objets plus lointains seront plus petits que les objets proches. En conséquence de cette loi la perspective linéaire généralise cette propriété optique de la taille rétinienne : les lignes parallèles se rejoignent à l'infini, les distances angulaires entre éléments physiquement équidistants diminuent progressivement, la densité des éléments d'une texture diminue avec leur éloignement (densité de texture). À ces caractéristiques géométriques s'ajoutent des effets portant sur les contrastes lumineux et sur les couleurs. Les rayons lumineux sont d'autant plus absorbés par l'atmosphère qu'ils viennent de plus loin : en conséquence, les plans éloignés seront plus flous que les plans proches. L'absorption n'est pas identique pour toutes les longueurs

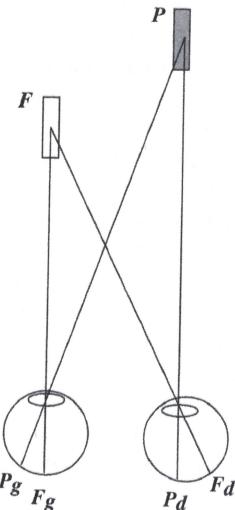


Figure 6
La disparité rétinienne

Les deux yeux fixent le point *F* dont les images se projettent sur la fovéa de l'œil gauche (F_g) et de l'œil droit (F_d). L'image du point *P* se projette à une plus courte distance de la fovéa sur la rétine gauche que sur la rétine droite. Cette différence de distance est appelée « disparité rétinienne ».

d'onde de la lumière, en conséquence les plans lointains paraîtront plus bleutés que les plans proches. C'est que l'on appelle la **perspective aérienne**.

La combinaison de tous ces indices dans une image bidimensionnelle nous permet de restituer sans effort les informations de profondeur, de relief et de volume des objets, parfois même de manière très convaincante. Notre cerveau a appris par la pratique ces lois de l'optique physique ! Il en a fait des représentations que nous utilisons quotidiennement... même si nous sommes incapables de verbaliser les lois de l'optique physique. Ces **indices picturaux**, ainsi appelés parce qu'utilisés par les peintres, ont bien une efficacité perceptive et pas seulement symbolique. Dans certaines conditions où ils apportent une information sur la profondeur relative d'objets inverse à celle fournie par des indices stéréoscopiques, (par exemple un objet proche plus pâle et plus flou qu'un objet lointain) : les indices picturaux peuvent l'emporter sur une information plus « physiologique » ! De plus, des expériences de neuro-imagerie montrent que les régions cérébrales activées par ces indices picturaux sont, dans la voie dorsale, les mêmes que celles qui sont activées par des indices stéréoscopiques, par exemple.

C - Traitement du mouvement visuel

Une certaine proportion des neurones de l'*aire V1* présentent une sélectivité au mouvement. Si l'on balaie leur champ récepteur avec un stimulus en mouvement, ces neurones sont activés lorsque le mouvement se fait dans une direction, mais pas lorsqu'il se fait dans le sens opposé. Il faut souligner qu'ils signalent la direction et le sens du mouvement d'un contour dans leur champ récepteur. L'existence de ces neurones permet d'expliquer un phénomène : le mouvement consécutif visuel.

Aire V1 : partie la plus postérieure du cortex occipital (aire 17 de Brodmann) qui reçoit des afférences de la rétine via les corps genouillés. C'est une aire visuelle (cf. figure 3).

Le mouvement consécutif visuel. Si l'on regarde pendant quelques dizaines de secondes le défilé d'une texture vers le bas (une chute d'eau, par exemple), puis que ce mouvement s'arrête, on percevra alors un mouvement apparent de la texture dans le sens opposé (ici vers le haut) à celui du mouvement réel qui l'avait précédé. On explique ce phénomène de mouvement consécutif par l'adaptation qui a progressivement réduit la réponse des neurones sélectifs à un mouvement vers le bas. À l'arrêt du mouvement, il reste un déséquilibre entre les activités spontanées des neurones sélectifs à la direction vers le bas et ceux qui sont sélectifs à la direction vers le haut. Ces derniers, étant plus actifs, signalent à l'organisme un mouvement visuel vers le haut.

La plupart des mouvements visuels auxquels nous sommes exposés sont **complexes** en ce sens qu'ils comprennent plusieurs directions élémentaires de mouvement. Ils vont donc mettre en jeu des mécanismes d'intégration des informations analysées dans des populations séparées de neurones. La première complexité vient du fait que la direction du mouvement n'est pas toujours orthogonale à l'orientation des contours, comme dans le cas où une ligne oblique se déplace vers la droite. Le phénomène de l'enseigne du barbier illustre ce cas (cf. figure 7). C'est la direction du mouvement des terminaisons des barres qui détermine essentiellement la direction du mouvement perçu horizontal des barres. Comme le centre des barres indique une direction oblique, il en résultera perceptivement une vitesse apparente plus faible dans le cas des barres obliques que dans le cas des barres horizontales. On retrouve ici l'importance des informations liées aux terminaisons qui a déjà été signalée pour les mécanismes de traitement des contours.

Ces mouvements complexes peuvent donner lieu soit à un mouvement perçu cohérent, soit à une non-intégration de ses composants. Deux séries de barres perpendiculaires et animées chacune d'un mouvement orthogonal à leur orientation donneront lieu à la perception d'un mouvement cohérent de la structure spatiale (appelée tartan ou vichy) dans une direction oblique. Mais, si au lieu de barres, on présente des nuages de points aléatoires, on ne percevra pas un mouvement unique (cohérent) mais deux mouvements dont l'un sera vu en transparence, c'est-à-dire en profondeur.

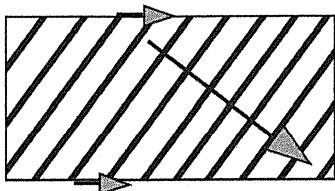


Figure 7 - L'enseigne du barbier

Une grille de barres noires est en mouvement dans la direction marquée d'une longue flèche, direction perpendiculaire à l'orientation des barres. La grille est vue au travers d'une fenêtre rectangulaire. Le mouvement des terminaisons est horizontal (marqué par des petites flèches). Il correspond à la direction du mouvement perçu par les sujets.

Des mouvements complexes d'éléments discrets

, comme des points, peuvent donner lieu à des mouvements cohérents. Lorsque nous nous déplaçons latéralement face à une scène visuelle complexe, les images des éléments (points ou objets) de cette scène se déplacent sur notre rétine. Si nous fixons un point à une distance intermédiaire, l'image de ce point reste stationnaire sur la rétine car nous compensons notre déplacement par un mouvement des yeux (et éventuellement de la tête). Les points situés entre le point fixé et l'observateur paraissent se mouvoir en sens inverse du déplacement de l'observateur. Leur vitesse rétinienne est d'autant plus élevée qu'ils sont proches de l'observateur. Les points qui sont situés au-delà du point fixé paraissent se mouvoir dans le sens du déplacement de l'observateur, à une vitesse rétinienne d'autant plus grande qu'ils sont plus éloignés du point fixé. Cette différence de vitesses apparentes liée à la profondeur est la parallaxe monoculaire de mouvement. C'est un indice utilisé par toutes les espèces animales pour traiter de la profondeur relative des objets.

Plus un objet est proche de l'observateur, plus la taille de l'image de cet objet est grande. En fait, sa taille angulaire mesurée en degrés d'angle visuel est inversement proportionnelle à la distance (*cf. document 2 C 2*). Le **changement dynamique de taille** angulaire, lorsqu'il est brusque, provoque chez toutes les espèces animales et chez le nouveau-né humain une réaction de retrait de la tête. Cette réaction innée suggère qu'il existe un mécanisme propre au traitement de cette information.

L'indice de changement dynamique de taille est monoculaire. Lorsque le mouvement de l'objet est vu avec les deux yeux, les deux images rétinianes ne se déplacent ni dans la même direction, ni avec la même vitesse. Il en résulte un indice de stéréoscopie dynamique fondé sur la **disparité des vitesses rétinianes** qui spécifient sans ambiguïté la direction du mouvement en profondeur.

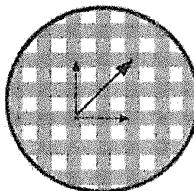


Figure 8 - Mouvement visuel complexe cohérent et non cohérent

En haut, deux grilles d'orientation orthogonale sont en mouvement : l'une dans une direction verticale, l'autre dans une direction horizontale. Les sujets perçoivent un mouvement cohérent d'un quadrillage dans une direction oblique (grande flèche).

Changement dynamique de taille. À la jonction des aires occipitales et des aires pariétales (voie dorsale), on trouve en effet dans des structures visuelles des neurones qui répondent sélectivement à un mouvement d'expansion correspondant au changement dynamique de taille. D'autres neurones répondent à un mouvement de contraction qui correspondrait à un éloignement progressif de l'objet. Ces informations rétinianes d'expansion ou de contraction correspondent à des mouvements complexes des stimuli. Ils permettent à l'organisme de repérer l'approche ou l'éloignement d'un objet, ou bien encore son mouvement propre vers l'avant ou vers l'arrière face à un environnement stationnaire.

Ces exemples montrent d'une part la grande spécialisation des procédures de traitement utilisées par le système visuel et l'articulation de niveaux de traitements très locaux avec des traitements plus globaux. D'autre part, ils illustrent la nécessaire complémentarité des données neurophysiologiques et des données comportementales. Ces dernières ne peuvent recevoir d'interprétation biologiquement plausible sans références aux premières.