

QUELQUES BASES NEUROPHYSIOLOGIQUES DE LA PERCEPTION VISUELLE ET AUDITIVE

Claude BONNET*

Les radiations électromagnétiques (rayons gamma, rayons X, ondes radio, etc...) de certaines longueurs d'ondes lorsqu'elles vont exciter les transducteurs adéquats que sont les cônes et les bâtonnets de la rétine humaine donneront naissance à une expérience visuelle de la lumière. De la même manière, des vibrations du milieu environnant (de l'air par exemple), dans certaines gammes de fréquences, lorsqu'elles vont exciter les transducteurs adéquats que sont les cellules ciliées de l'oreille interne donneront naissance à une expérience auditive du son. Etant donné la nature physique de la lumière et du son d'une part et d'autre part la structure et la physiologie de l'organisme, comment peuvent en résulter nos perceptions visuelles et auditives? Ceci est l'une des questions fondamentales des études de la perception. Il n'est jamais inutile de rappeler que la perception n'est pas la copie directe, le reflet immédiat des événements du monde extérieur qui en sont à l'origine.

La finalité de la fonction perceptive es fondamentalement cognitive. Elle a pour objet de nous permettre d'élaborer à partir d'informations sensorielles actuelles, mais parcellaires et incomplètes, et de nos intentions, de nos besoins et de nos expériences passées une représentation pertinente de notre environnement qui nous permette un comportement adapté. L'étude de cette fonc-

* Maître de Recherche au C.N.R.S.

Laboratoire de Psychologie Expérimentale et Comparée

Université René Descartes et E.P.H.E., 3ème Section - Associé au C.N.R.S.

28, rue Serpente 75006 - Paris.

tion est nécessairement multidisciplinaire car pour en rendre compte, comme pour rendre compte de tout phénomène biologique, elle doit être abordée à plusieurs niveaux. En effet comme le dit François Jacob: «...l'architecture en étages (...) est le principe qui régit la construction de tout système vivant, quelque soit son degré d'organisation».

J'ai choisi de présenter ici quelques éléments des connaissances actuelles sur les processus de codage sensoriel des informations visuelles et auditives, c'est-à-dire de donner un aperçu des informations que le cerveau va devoir utiliser dans sa construction d'une représentation perceptive. Déjà à ces niveaux primitifs, c'est-à-dire aussi premiers, de l'activité perceptive apparaîtront des conséquences importantes du principe de la construction en étages. Il existe des niveaux d'organisation tels que chacun doit être envisagé par référence à ceux qui sont d'un ordre antérieur. Chaque niveau résulte de l'intégration des propriétés de sous-ensembles qui le composent, intégration qui permet l'émergence de propriétés nouvelles. A chacun de ces niveaux d'organisation correspondent des niveaux d'explication différents qui chacun font appel de manière prédominante à une discipline particulière fournissant les cadres conceptuels les plus adéquats.

LE SYSTÈME VISUEL

La source élémentaire des sensations visuelles est constituée par la lumière. C'est une énergie électromagnétique composée de particules, les photons, dont l'énergie est proportionnelle à la fréquence. Les longueurs d'ondes visibles par le système visuel humain s'étendent approximativement de 400 nanomètres (violet) jusqu'à 700 nanomètres (rouge). Les images du monde extérieur formées sur notre rétine sont décrites comme des distributions spatiales et temporelles de longueur d'onde ayant différentes amplitudes, c'est-à-dire différentes intensités. Prenant en compte la distribution spatiale des intensités lumineuses et des longueurs d'onde, on définit des formes et des tailles qui spécifient certaines parties de l'image mises en rapport avec les objets-sources du monde extérieur. Enfin les images ne sont pas stables au cours du temps soit en raison de nos propres mouvements, soit en raison de mouvements des objets dans le monde extérieur, ces images se déplacent sur la rétine. Rapidement exposées, ce sont les données brutes qui vont être analysées par notre système sensoriel dans le but d'extraire un certain nombre d'informations qui contribueront à la construction d'une représentation perceptive.

Physiologie du système visuel

Comme tout système sensoriel, le système visuel est organisé hiérarchiquement non sans actions en retour (*feedback*) qui seront négligées dans cet exposé. La rétine est un système très complexe qui comprend d'une part des cellules réceptrices (cônes et bâtonnets) assurant la transduction de l'énergie électromagnétique en énergie bioélectrique. Cette énergie recueillie par des cellules nerveuses (bipolaires, amacrines, horizontales) subit déjà un certain nombre de transformations, d'intégrations avant d'arriver aux cellules ganglionnaires dont les axones forment les nerfs optiques qui vont conduire ces informations déjà traitées aux Corps Genouillés Latéraux (CGL) puis au Cortex Visuel (occipital). L'une des propriétés fondamentale du système visuel est la rétinitopie, c'est-à-dire le fait que la carte rétinienne est préservée sous forme topologique dans la disposition spatiale des neurones dans une structure donnée.

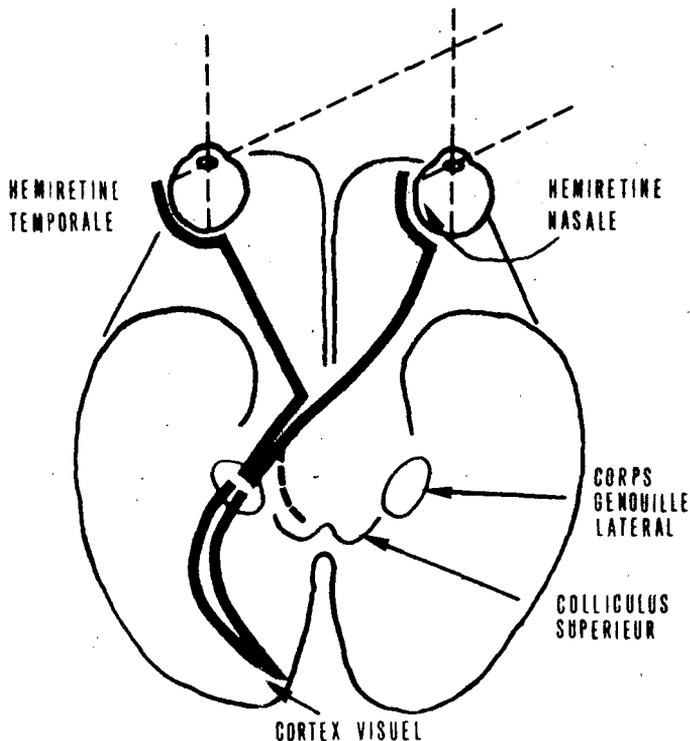


Figure 1. Schéma du système visuel

Les évènements physiologiques qui accompagnent la réception et la perception sont de nature biochimique. Ils ont des conséquences électriques qui sont mesurables directement. De grands progrès au cours des deux dernières décades ont été réalisés grâce à des enregistrements de l'activité unitaire des neurones.

Une cellule nerveuse au repos manifeste une différence de potentiel de quelques dizaines de millivolts entre l'intérieur et l'extérieur de sa membrane. Une stimulation du neurone se traduit par des signaux électriques appelés potentiels d'action. Pour un neurone donné l'amplitude des potentiels d'action est constante, le neurone transmet (ou émet) des potentiels d'action ou n'en transmet pas. C'est la loi du tout ou rien qui indique que le code neural ne consiste pas en des variations d'amplitude de ses potentiels d'action. Par contre si l'intensité de la stimulation augmente, le nombre des potentiels d'action et leur fréquence augmenteront. L'assemblage de neurones qui constitue un sous-ensemble du système nerveux n'est pas passif. Chaque neurone est à la fois un générateur d'impulsions, mais aussi un intégrateur d'information. Le message qui sort du neurone et qui est transmis le long de son axone à d'autres neurones n'est que pour partie fonction des messages qu'il a reçu. Les contacts entre les neurones, appelés synapses, sont soit excitateurs, soit inhibiteurs selon qu'ils facilitent ou freinent la transmission des potentiels d'action. Ces quelques notions indiquent déjà la richesse des opérations qui peuvent être réalisées dans le système neurosensoriel.

Grâce aux interconnexions multiples qu'un neurone d'un niveau donné peut avoir avec ceux des niveaux précédents, il est possible, pour chaque neurone visuel, de définir une zone appelée *champ récepteur* du neurone et qui couvre une certaine surface de la rétine et de l'espace-objet correspondant et dont la stimulation par une petite source lumineuse entrainera une réponse du neurone. La forme de ces champs récepteurs est caractéristique d'un étage donné. Ainsi les champs récepteurs des cellules ganglionnaires de la rétine et du Corps Genouillé Lateral (CGL) ont une forme circulaire. De plus cette surface n'est pas homogène mais présente deux régions concentriques à activité antagoniste. Pour certains neurones, le centre du champ récepteur aura une activité dite ON, c'est-à-dire que sa stimulation par une lumière déclenchera une série de potentiels d'action. Le pourtour de cette région aura alors une activité OFF, sa stimulation par une lumière entrainera une diminution de l'activité spontanée du neurone, mais l'arrêt de cette stimulation déclenchera l'activité du neurone. De manière complémentaire, il existe des neurones à centre OFF et à pourtour ON.

La règle générale du fonctionnement du système nerveux est la réponse au *changement* soit spatial, soit temporel. De fait les neurones ganglionnaires

et du CGL se subdivisent encore en deux classes principales dans leur fonctionnement. Certains d'entre eux sont dits *toniques*; leur réponse se maintient pendant toute la durée de la stimulation qui est alors constituée par une variation spatiale de l'intensité lumineuse dans leur champ récepteur. Ces cellules toniques ont un fonctionnement linéaire en ce sens que l'activité totale de la cellule est pour une stimulation donnée égale à la somme de l'activité générée au centre de son champ récepteur et à celle qui est générée à son pourtour. Un éclairage homogène de leur champ récepteur n'entraîne pas de réponse. Ces neurones se comportent donc comme des détecteurs d'hétérogénéité spatiale. D'autres neurones sont dits *phasiques* parcequ'ils répondent essentiellement à l'établissement et à la cessation de la stimulation lumineuse. Leur fonctionnement est bien évidemment non linéaire et ils se comportent essentiellement comme des détecteurs de transitoires, c'est-à-dire de changements temporels mais aussi spatiaux.

Certains phénomènes perceptifs sont déjà explicables sur la base de l'activité de ces neurones pourtant situés à un niveau relativement périphérique du système visuel. Bien entendu une telle hypothèse n'implique pas que les étapes ultérieures de l'activité nerveuse qui conduiront à la formation d'une expérience sensorielle consciente sont court-circuitées. Tout au plus est-on amené à supposer que l'information contenue dans les messages nerveux sur leur versant afférent ne subira plus de modification fondamentale et pourra être interprétée directement lors de son élaboration cognitive.

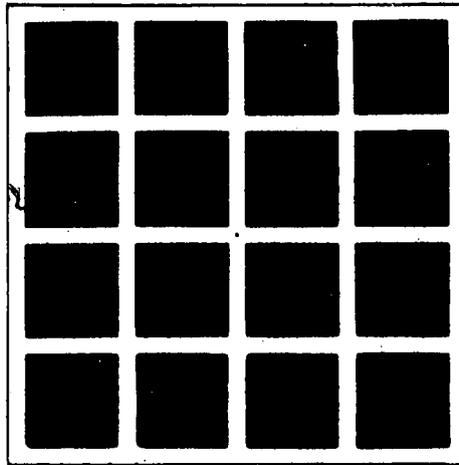


Figure 2. *Grilles d'Hermann-Hering*. Des effets de contraste peuvent être observés aux intersections. Ils prennent la forme de tâches sombres sur la grille blanche et de tâches claires sur la grille noire.

Sur la Figure 2 est représentée ce qui est traditionnellement appelé une grille d'Hermann-Hering. Aux intersections des bandes blanches horizontales et verticales on peut apercevoir des taches sombres qui sont des effets de contraste et dont on peut expliquer la présence par une atténuation de l'activité des cellules toniques dont les champs récepteurs sont centrés sur cette intersection; le centre ON de ces champs récepteurs reçoit une intensité lumineuse élevée, le pourtour lui reçoit plus de lumière que lorsqu'il est localisé dans les segments verticaux ou horizontaux. Ainsi ce qui constituerait l'information traitée par l'organisme serait le gradient d'activité des cellules dont les champs récepteurs sont alignés sur ces segments. Des enregistrements électrophysiologiques des réponses neuroniques du chat confirment l'existence de ce gradient d'activité cellulaire en fonction de la localisation des champs récepteurs. Sans être en toute rigueur décisif, ce parallélisme des données cellulaires et phénoménales, joint à la cohérence de l'interprétation est un argument en faveur de la validité de cette interprétation.

Les bases de la vision des couleurs

Deux grandes théories de la vision des couleurs ont été proposées et qui de nos jours ont été intégrées en une théorie unique. La théorie trichromatique de Young et Helmholtz se base sur une expérience connue de tous. En mélangeant trois lumières monochromatiques, bleue, verte et rouge largement séparées dans le spectre, on peut reproduire toutes les nuances spectrales y compris le jaune et le blanc, mais à l'exclusion du noir et du marron qui ne sont pas des couleurs spectrales. Dans la rétine on peut distinguer trois types de cônes dont la courbe d'absorption varie selon la longueur d'onde de la lumière, longueur d'onde qui caractérise chaque couleur spectrale. Certains cônes atteignent une absorption maximale pour des longueurs d'onde aux environs de 450 nm (bleu), d'autres aux environs de 520 nm (vert), d'autres enfin aux environs de 630 nm (rouge). Cette théorie trichromatique peut rendre compte de certains phénomènes de mélange de couleurs et de certaines anomalies de la vision des couleurs attribuées à un déficit génétique de certains pigments.

La théorie des couleurs opposées (complémentaires) de Hering dans sa version contemporaine est basée sur l'existence de neurones ganglionnaires et du CGL qui ont une réponse à des différences de longueur d'onde. Les champs récepteurs de ces neurones ont par exemple un centre activé par le rouge et un pourtour activé par le vert; si du rouge est projeté sur le pourtour

de ces champs récepteurs, l'activité de la cellule sera inhibée. Pour d'autres cellules, le centre de leur champ récepteur sera activé par le vert et le pourtour par le rouge. On désigne l'ensemble de ces cellules sous le nom de système rouge-vert. A côté de ce système rouge-vert, il existe un système bleu-jaune qui fonctionne de manière analogue. La réponse neuronique jaune est « créée » par l'addition d'afférences venant des cônes verts et des cônes rouges. Le fonctionnement de ces systèmes de couleurs opposées est illustré par le phénomène des images consécutives colorées. L'observation plus ou moins prolongée d'une couleur entraîne à sa disparition une image consécutive dont la couleur apparente est complémentaire de la couleur observée. Une autre illustration est donnée par un phénomène bien connu des peintres: les couleurs induites. Si une surface grise est par exemple incluse dans une surface colorée (rouge par exemple), elle sera perçue d'une nuance colorée complémentaire (verdâtre).

Tous les problèmes relatifs à la vision des couleurs ne sont pas résolus loin de là, cependant on est arrivé à une première approximation des mécanismes de la vision des couleurs qui permet de comprendre comment à partir d'une absorption maximale centrée sur l'une parmi trois longueurs d'ondes, le système visuel peut réaliser une intégration en couleurs complémentaires.

A côté de ces deux systèmes chromatiques Rouge-Vert et Bleu-Jaune on peut étudier un système achromatique (Blanc-Noir) réalisé à partir des afférences de trois types de cônes et de celles des bâtonnets et qui analyse essentiellement des contrastes de luminance comme nous l'avons vu au paragraphe précédent.

Les trois systèmes Blanc-Noir, Rouge-Vert et Bleu-Jaune constituent des unités fonctionnelles d'un ordre supérieur à celui de l'activité des neurones enregistrés individuellement. Ils sont abstraits en ce sens qu'ils ne sont isolables les uns des autres que conceptuellement et non matériellement. Cependant la validité d'un tel modèle peut être soumise à l'épreuve expérimentale en testant les conséquences d'une telle structure fonctionnelle. Bien que l'on sache que le traitement des contrastes chromatiques et achromatiques est réalisé pour l'essentiel au niveau des cellules ganglionnaires et des cellules du CGL et que l'on puisse rattacher de nombreux phénomènes perceptifs qui en dépendent à ce niveau de fonctionnement, il faut concevoir que l'information élaborée dans une structure puisse transiter dans des structures nerveuses d'ordre plus élevées où elle sera éventuellement sujette à des remaniements.

Le fait que le code neural soit essentiellement un code temporel (fréquence des potentiels d'action) s'applique aussi à la perception des couleurs. Il est possible de provoquer la perception de couleurs dites subjectives en modulant temporellement une lumière blanche, c'est-à-dire un mélange de toutes les

couleurs spectrales. Si une lumière blanche s'allume et s'éteint à une fréquence d'environ 15 cycles par seconde de sorte que l'intensité de la lumière en fonction du temps décrive une onde carrée, la lumière sera perçue blanche. Si dans cet intervalle de temps, l'intensité augmente en fonction du temps le sujet percevra une lumière rougeâtre, si elle diminue il percevra une lumière bleuâtre.

Les attributs des formes

Jusqu'à présent ce que nous avons exposé permet d'imaginer le système visuel comme un ensemble de détecteurs de contrastes, chromatiques ou non, localisés dans des régions précises de la surface rétinienne. La forme des champs récepteurs étant circulaire, l'orientation des contrastes spatiaux dans leur champ récepteur est sans effet sur la réponse des cellules pour autant que les répartitions d'éclairement et de longueur d'onde entre centre et pourtour du champ soient maintenues.

En considérant l'aire primaire (V1) du Cortex Visuel qui reçoit ses afférences principales du CGL, on observe un changement radical. Tous les champs récepteurs enregistrés ont maintenant une forme rectangulaire. La forme de la stimulation lumineuse qui, déplacée dans leur champ récepteur, optimise la réponse de ces neurones c'est-à-dire maximise la fréquence des potentiels d'action doit comporter un contour rectiligne ayant une orientation précise dans l'espace. Une fente lumineuse, une barre noire, un bord rectiligne sont les caractéristiques de la stimulation visuelle qui activent optimalement ces cellules.

On a distingué plusieurs classes de ces cellules dont les champs récepteurs sont rectangulaires.

Les unes sont dites cellules simples. Elles reçoivent principalement leur afférences des cellules toniques du CGL. Leur champ récepteur présente des régions ON et OFF spatialement séparées mais toujours orientées parallèlement au grand côté du champ récepteur. Leur fonction est considérée comme étant celle de détecteur d'orientation des contours. En effet pour chaque cellule la stimulation de son champ récepteur par une barre présentée dans différentes orientations permet de déterminer une orientation «préférée», c'est-à-dire l'orientation de la barre qui maximise la fréquence des potentiels d'action. Cette orientation préférée est parallèle au grand côté du champ récepteur. Lorsque l'on s'écarte de l'orientation préférée la fréquence des potentiels d'action diminue et devient nulle pour une orientation orthogonale.

En portant en abscisse l'orientation de la barre et en ordonnée la fréquence des potentiels d'action, on obtient la courbe d'accord de la cellule à l'orientation dont la largeur estime la sélectivité de la réponse de la cellule à cet attribut du stimulus rétinien.

D'autres cellules sont dites complexes et qui reçoivent principalement leurs afférences des cellules phasiques du CGL. Elles sont sensibles à l'orientation des contours qui stimulent leur champ récepteur, mais en moyenne leur sélectivité est moins grande.

Bien qu'une preuve directe n'ait pas encore pu être apportée on admet généralement que la forme rectangulaire des champs récepteurs des cellules du cortex visuel résulte du fait qu'une cellule reçoit des afférences d'un ensemble de cellules du CGL dont les champs récepteurs sont alignés sur une orientation.

C'est le moment de rappeler qu'aux trois niveaux du système visuel (ganglionnaire, CGL et Cortex Visuel) on retrouve une même propriété de rétinotopie. La carte rétinienne et donc celle de l'espace objet correspondant est préservée topographiquement: telle région V1 est activable par une stimulation de telle partie de la rétine, et telle région voisine de V1 est activable par une région voisine de la rétine. Cependant cette projection est non-linéaire. La région fovéale qui n'occupe que 1 à 2° d'angle visuel est largement prédominante et plus on s'éloigne de la fovéa, moins la surface de projection est grande. Corrélativement la taille moyenne des champs récepteurs augmente avec leur excentricité rétinienne. Les fibres nerveuses en provenance de l'hémirétine temporale se projettent dans les structures supérieures du côté ipsilatéral, tandis que celles qui proviennent de l'hémirétine nasale se projettent du côté contralatéral. Dans le CGL les cellules reçoivent des afférences en provenance d'un seul oeil. Ainsi pour le CGL droit on trouvera des couches de cellules en provenance alternativement de l'hémirétine nasale gauche et de l'hémirétine temporale droite; ces deux hémirétines «regardant» la même région de l'espace. Ce n'est qu'au niveau du cortex que l'on trouvera des cellules qui reçoivent des afférences binoculaires. C'est-à-dire des cellules activables par l'un et/ou l'autre des deux yeux. Leurs champs récepteurs sont localisés sur des régions homologues des deux rétines qui correspondent à une même localisation dans l'espace-objet et leurs préférences d'orientation sont identiques. Le degré de binocularité et la sélectivité d'orientation des cellules du cortex visuel ne sont pas morphologiquement disposés au hasard. A l'intérieur d'une petite région du cortex toutes les cellules auront des champs récepteurs centrés sur la même région de l'espace. Sur une direction perpendiculaire à la surface du cortex, toutes les cellules auront la même préférence d'orientation, on parle de colonne d'orientation. Mais les cellules de la colon-

ne voisine auront une préférence d'orientation voisine, la progression étant régulière. Sur une direction perpendiculaire à celle de la variation des préférences d'orientation, on observera aussi une variation régulière du degré de binocularité des cellules. Pour une colonne donnée on ne trouvera que des cellules répondant à une stimulation monoculaire de l'oeil contralatéral, pour une colonne voisine on ne trouvera que des cellules répondant à une stimulation monoculaire de l'oeil ipsilatéral.

Plus récemment, des auteurs ont avancé que la taille moyenne des champs récepteurs pourrait être constante le long d'une direction parallèle à la surface du cortex, mais varierait progressivement en profondeur. Si un tel résultat était confirmé, on se trouverait en face d'unités fonctionnelles qui regardant une même région de l'espace pourraient en détecter les orientations des contours, les tailles des objets (voir plus loin, *Les analyses fréquentielles dans le système visuel*) et les distances relatives puisqu'en effet une information de disparité rétinienne pourrait être disponible parmi les cellules binoculaires. Ces unités fonctionnelles résultent principalement de la morphologie du système. Elles permettent d'imaginer des modèles de fonctionnement de la perception des formes visuelles du type holographique. Mais il s'agit pour le moment d'une spéculation.

Des cellules voisines n'ont pas un fonctionnement indépendant les unes des autres. Cette propriété, déjà vérifiée au niveau ganglionnaire et au niveau du CGL pour ce qui concerne les réponses au contraste va se retrouver dans le Cortex Visuel pour les réponses à l'orientation. Si l'on stimule le champ récepteur d'une cellule avec une barre présentée dans son orientation préférée, et que l'on stimule les régions voisines du champ récepteur avec un réseau (série de barres parallèles), on observera un changement de la réponse de la cellule. La fréquence des potentiels d'action sera d'autant plus faible que l'orientation du réseau sera plus proche de l'orientation préférée de la cellule. On dira qu'il y a eu inhibition de l'activité de la cellule par des cellules voisines qui répondent préférentiellement à des orientations voisines.

Dans le domaine perceptif, on connaît un certain nombre d'effets de contrastes d'orientation illustrés par des illusions géométriques telle l'illusion de Zollner.

Ces effets se traduisent par une «répulsion» apparente des orientations d'où il résulte que les droites parallèles paraissent avoir des orientations différentes. La base physiologique de ces effets pourrait résider dans l'inhibition latérale entre cellules spécifiques de l'orientation et localisées dans des colonnes voisines du Cortex Visuel.

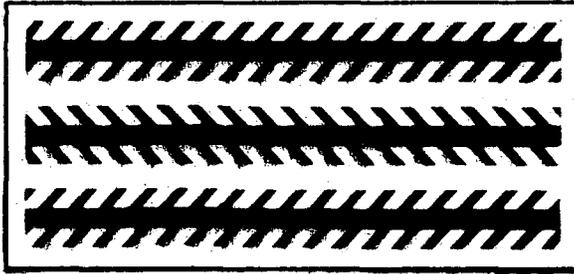


Figure 3. *Illusion de Zollner.* Les barres noires sont physiquement horizontales et parallèles entre elles. Leur orientation apparente est modifiée par l'orientation des petits segments qui les coupent. L'illusion va dans le sens d'une augmentation de l'angle apparent entre l'horizontale et les segments, et comme ces derniers sont d'une horizontale à la suivante orientés orthogonalement, les modifications de l'orientation apparente vont en sens inverse.

Un modèle d'analyse des caractéristiques

Un certain nombre de caractéristiques des stimulations visuelles activent ou inhibent sélectivement les neurones du système visuel. Les principales caractéristiques étudiées sont: les contrastes locaux, les couleurs, les orientations de contours, la disparité rétinienne (pour les cellules binoculaires), les directions de mouvement (voir plus loin, *La perception du mouvement*). Ces spécificités cellulaires résultent d'interactions entre différents niveaux du système visuel. Sur la base de ces données il a été suggéré que ces sélectivités des neurones à ces caractéristiques impliquerait que leur fonction soit de coder la présence de ces caractéristiques en certaines régions de l'image rétinienne (rétinotopie). Fonctionnellement une première analyse serait ainsi réalisée qui conduirait à une classification du type absence ou présence de telle caractéristique par des détecteurs (neurones) spécialisés, c'est pourquoi ces caractéristiques sont parfois appelées caractéristiques de déclenchement (*trigger-feature*).

Des expériences de psychophysique humaine apportent des données qui sont compatibles avec cette idée d'un codage de ces caractéristiques et donc avec l'hypothèse que le système visuel analyse, au sens propre du terme, la stimulation visuelle. A cette fonction de classification locale, s'ajouterait une fonction de réduction de la redondance de l'information contenue dans les messages neurosensoriels et qui permettrait à l'organisme d'accentuer les discontinuités et les irrégularités des contours des formes.

A partir de ces données il est possible de spéculer sur les étapes ultérieures de l'intégration perceptive. Deux grandes directions ont été proposées. Pour les uns les spécificités cellulaires deviennent d'étage en étage moins abstraites et plus proches de l'image complexe formée sur la rétine. Ces auteurs ont ainsi parlé, non sans humour, de détecteurs de Volkswagen ou de Grand-mère. En faveur de cette démarche, il faut mentionner l'existence d'un certain nombre d'observations d'activation de neurone du cortex infero-temporal, qui reçoit des afférences visuelles, par des images de visage ou de main. Mais ces observations souvent fortuites n'ont pas le caractère systématique et répétable de celles qui concernent la sélectivité à l'orientation ou à la direction du mouvement. De plus la logique d'une telle démarche est antinomique avec la notion d'économie du système.

Une autre hypothèse consiste à proposer qu'à une étape ultérieure à cette étape de codage, il y aurait comparaison des informations recueillies avec des modèles (*templates*) stockés en mémoire et que cette étape consisterait pour l'organisme à décider de la compatibilité de tel ensemble d'informations actuelles avec tel modèle. Bien qu'exposé métaphoriquement de tels modes de fonctionnement ont été mis en oeuvre dans des systèmes de reconnaissance automatique des formes.

Cette question sera donc laissée ouverte pour présenter un autre type de conceptualisation de l'analyse sensorielle dans le système visuel.

Les analyses fréquentielles dans le système visuel

Les champs récepteurs des cellules du système visuel ont une taille définie correspondant à une certaine grandeur angulaire dans l'espace-objet. Pour une région donnée de la rétine, on observe une certaine distribution des tailles des champs récepteurs. Si l'on considère les cellules ganglionnaires et les cellules du Corps Genouillé Latéral pour qui l'orientation n'est pas pertinente, la stimulation de leur champ récepteur par un réseau (alternance de barres sombres et claires) de taille variable permettra de mettre en évidence une préférence de taille telle que la largeur d'une barre claire soit égale au diamètre du centre ON du champ récepteur et que la largeur d'une barre sombre soit égale à la largeur du pourtour OFF. Les largeurs des barres sombres et claires étant égales, on utilisera pour décrire la taille du réseau une dimension appelée fréquence spatiale et qui s'exprime en cycles par degré d'angle visuel (cpd), un cycle comprenant une barre sombre et une barre claire. Répétant l'expérience avec des fréquences spatiales différentes, on

décrira la courbe d'accord de la cellule à la fréquence spatiale. La largeur de la courbe d'accord d'un neurone est de l'ordre de plus ou moins un octave.

Cette dimension de fréquence spatiale va permettre d'utiliser une description fort intéressante de toute forme de distribution spatiale de luminance sur la rétine. Le mathématicien français Fourier a montré que toute distribution périodique pouvait être approximée par une somme d'ondes sinusoïdales de fréquence, d'amplitude et de phases correctement choisies. Comme nous le verrons plus loin Helmholtz avait déjà appliqué cette approche dans la modalité auditive. Ernst Mach avait suggéré son application dans la modalité visuelle.

Le réseau décrit plus haut représente une distribution carrée de luminance (égalité de barres claires et sombres et intensité constante de la lumière à l'intérieur de chaque barre). Des réseaux ayant une distribution sinusoïdale de luminance peuvent être produits sur un écran d'oscilloscope. Si l'on superpose plusieurs réseaux sinusoïdaux de fréquence spatiale par exemple $1F = 3\text{cpd}$, $3F = 9\text{cpd}$, $5F = 15\text{cpd}$, $7F = 21\text{cpd}$, etc... et que l'amplitude de leur modulation (A) (différence entre le maximum et le minimum d'intensité lumineuse) soient respectivement A , $1/3 A$, $1/5 A$, $1/7 A$, etc... l'image produite sera indiscernable de celle d'un réseau carré de fréquence spatiale 3cpd et d'amplitude A . Le spectre de raies du réseau est le graphique qui porte en abscisse les fréquences spatiales et en ordonnée les amplitudes de modulation correspondantes. Par des techniques automatiques, toute scène visuelle peut être décrite par son spectre de raies.

Muni de cet appareil conceptuel le psychophysicien peut étudier les capacités de transmittance du système visuel comme l'ingénieur étudie celle d'un système électro-optique. La valeur limite (seuil) de l'amplitude relative ou contraste de la luminance d'un réseau qui permet de juste le détecter varie curvilinéairement avec la fréquence spatiale. La gamme de fréquences spatiales détectables par le système visuel d'une espèce donnée est limitée et couvre environ 7 à 8 octaves. La fréquence la plus élevée correspond au *minimum separabile* ou seuil d'acuité. La limite supérieure d'acuité est de 6 cpd chez le chat, 10 cpd chez les singes nocturnes, 25 cpd chez le macaque, 30 cpd chez les primates et l'homme, 160 cpd chez le faucon. La fréquence spatiale la mieux détectée est à environ 3 octaves en dessous de cette limite. Ainsi pour détecter une souris faisant un très faible contraste sur le fond, sur la seule base d'informations visuelles, le chat le pourra à 2 mètres et le faucon à 57 mètres. Cette fonction de sensibilité aux contrastes spatiaux est la résultante globale des sélectivités cellulaires aux différentes fréquences spatiales. Des cellules ganglionnaires, aux neurones du CGL et aux cellules simples du Cortex Visuel, la sélectivité est croissante. Ce qui indique une certaine accen-

tuation des informations relatives aux discontinuités de luminance, en d'autres termes une accentuation du contraste des contours. Le spectre de raies définit parfaitement la nature de l'information due à la netteté des contours. Les contours d'une forme seront d'autant plus nets que son spectre de raies contiendra plus de fréquences élevées. Du fait que la sélectivité cellulaire aux fréquences spatiales est d'une part croissante avec le niveau de la structure étudiée et que, d'autre part, la fonction de sensibilité d'ensemble semble reconstructible à partir des distributions des sélectivités cellulaires, l'hypothèse a été émise que le système visuel dans ses premières étapes de traitement analyserait les fréquences spatiales des stimulations: chaque fréquence spatiale du spectre de raies exciterait des cellules différentes ayant ces fréquences spatiales comme fréquences «préférées». Le système visuel réaliserait ainsi une analyse de Fourier, assez grossière certes, et les neurones des premiers étages seraient en fait des filtres de fréquence spatiale. Quelque soit la conclusion des controverses que suscite cette hypothèse dont le valeur heuristique est indéniable si l'on en juge par le volume de recherches qu'elle a suscité, elle fournit à tout le moins un outil descriptif des images visuelles permettant par exemple de démontrer la présence dans la stimulation visuelle d'une information pouvant expliquer certaines perceptions «illusoires» et qu'une description plus classique ne mettrait pas en évidence. Ainsi en est-il des figures à contours dit «subjectifs».

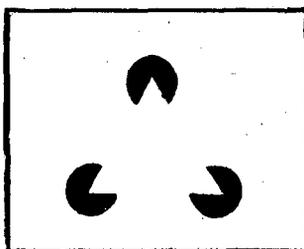


Figure 4. *Les contours subjectifs.* Un triangle complet est perçu alors que seuls ses sommets sont matérialisés. Il semble plus lumineux que le fond sur lequel il apparaît.

Le triangle perçu dans la Figure 4 ne comporte pas en effet de trait délimitant son contour. Cependant il est perçu. L'analyse physique de son spectre de raies révèle que, si le système visuel peut l'utiliser, l'information concernant ses contours est contenue dans ce spectre, de sorte que le contour pourrait ne rien avoir de subjectif.

Les variations temporelles de l'intensité lumineuse sont descriptibles de manière analogue en terme de fréquences temporelles et là encore on observera que la sensibilité varie curvilinéairement avec la fréquence temporelle. Les micromouvements dont l'oeil est animé semblent avoir pour fonction principale de permettre le maintien d'une bonne visibilité des images. Si par un appareillage adéquat, l'image d'un objet est rendue solidaire du déplacement de l'oeil, elle «s'évanouit» en environ 2 secondes et ne réapparaît que si elle est modifiée temporellement ou déplacée. La sélectivité des neurones du système visuel est trop faible pour que l'on considère, à la différence du cas des fréquences spatiales, qu'il y a codage de la fréquence temporelle. Cette dimension a un rôle modulateur de la sensibilité neuronale, accentuant la sensibilité aux fréquences spatiales basses qui contiennent l'information «signifiante» des figures et la diminuant aux fréquences spatiales élevées qui n'apportent d'information que sur les détails des images.

La perception du mouvement

La direction du mouvement d'une image rétinienne correspondant à une translation d'un objet dans un plan frontoparallèle est l'une des caractéristiques à laquelle répondent sélectivement beaucoup des cellules du Cortex Visuel. Ces cellules ont chacune une direction préférée pour laquelle la fréquence des potentiels d'action est maximum. Lorsque la stimulation de leur champ récepteur se fait avec des directions de plus en plus différentes de cette direction préférée, la fréquence diminue. Elle est au moins nulle lorsque la direction du mouvement est opposée à la direction préférée; dans certains cas, la cellule manifeste même une inhibition pour cette direction opposée. Autrement dit la direction du mouvement serait codée de manière antagoniste, tout comme les couleurs complémentaires. De fait, ce fonctionnement antagoniste fournit une explication à un phénomène perceptif déjà mentionné par Aristote: le mouvement consécutif. Observez par exemple le centre d'un disque en rotation sur le plateau d'un électrophone pendant 30 à 60 secondes. Puis arrêtez-le. Vous observerez alors un mouvement apparent du disque en direction opposée. Ce mouvement consécutif résulte d'un processus analogue à celui qui est à l'origine des images consécutives colorées. A l'arrêt du mouvement visuel, il se produit une inhibition dans les cellules codant la direction qui vient d'être observée ce qui entraîne un déséquilibre entre leur fréquence de réponse et la fréquence de l'activité spontanée des cellules répondant à la direction opposée. Ainsi le modèle d'interprétation suppose que

la direction perçue d'un mouvement dépend du rapport des activités des sous-ensembles de cellules codant les directions opposées du mouvement.

L'analyse du mouvement visuel ne se réduit pas à une analyse de sa direction qui est en quelque sorte la variable qualitative du mouvement. Le mouvement est en effet une modulation spatio-temporelle. En ce sens la sensibilité du système va dépendre de variables spatiales et temporelles ou selon un autre langage des contenus en fréquences spatiales et temporelles. Par diverses voies d'approche, neurophysiologistes et psychophysiciens ont été amené à postuler l'existence de deux systèmes analyseurs du mouvement, retrouvant ainsi avec quelques variantes une hypothèse émise au siècle dernier par le physiologiste allemand Exner. Un système analyseur de déplacement coderait essentiellement les caractéristiques spatiales de la stimulation comme son amplitude; il serait prédominant lorsque la vitesse est faible (et/ou que les fréquences temporelles sont basses) et que les fréquences spatiales sont élevées. Faisant référence à la détection de l'aiguille des minutes, Exner parlait à ce propos d'*inférence* du mouvement. L'autre système dit analyseur de mobilité code essentiellement les caractéristiques dynamiques de la stimulation c'est-à-dire sa vitesse; il est prédominant pour des stimulations dont les vitesses sont moyennes ou élevées (et/ou pour des fréquences temporelles moyennes et élevées) et pour des gammes de fréquences spatiales basses. Ces deux systèmes fonctionnels reposent sur la distinction entre les ensembles de cellules toniques et de cellules phasiques.

Tous les mouvements physiques des objets ne sont pas réalisés dans un plan frontoparallèle. Les objets s'approchent et s'éloignent de leur observateur. Ceci se traduit pour chaque image rétinienne principalement par des changements de taille qui impliquent des translations de contours. Ces translations sont codées dans les cellules directionnelles à un premier niveau d'analyse. Mais des recherches récentes ont montré qu'à une étape ultérieure il était vraisemblable que ces informations convergent sur des cellules répondant sélectivement à des changements de taille qui apporteraient ainsi une information déjà intégrée pour la détection du mouvement en profondeur.

Mouvement de l'objet ou mouvement du sujet?

Dans ce qui vient d'être dit, on a supposé une translation des contours de l'image sur la rétine. Mais le plus souvent si un mobile se déplace dans l'espace objet, nous le suivons des yeux et alors son image peut être plus ou moins stationnaire sur la rétine. Comment donc l'organisme dans ce cas analyse-t-il

l'information pour conclure que c'est l'objet qui est en mouvement? Helmholtz avait déjà proposé une solution reprise plus tard par von Holtz et Mittelstaedt sous le nom de «copie efférente» et par Teuber sous le nom de «décharge corollaire». Ce modèle centrifuge suppose qu'une comparaison serait réalisée centralement entre les signaux du mouvement en provenance de la rétine et des signaux de commande centrale de la musculature extraoculaire. A ce modèle s'est longtemps opposé un modèle proposé par Sherrington et dit centripète et qui suppose une comparaison entre des signaux rétiens de mouvement et des signaux d'activité en provenance de la musculature extraoculaire. Si de nombreux phénomènes rendent le modèle centrifuge nécessaire, le modèle centripète n'apparaît plus improbable. L'intégration de ces deux explications en un modèle unique est l'objet des préoccupations actuelles de plusieurs chercheurs.

LE SYSTÈME AUDITIF

Les sons sont des phénomènes ondulatoires qui se propagent dans l'air avec une vitesse faible d'environ 340 m/s. La pression acoustique, mesurée en pascals, correspond à l'amplitude de l'onde sonore. Pour des raisons pratiques, elle est généralement exprimée relativement à un niveau de référence considéré comme zéro. Ce niveau de 20 micropascals permet de construire une unité sans dimension le décibel absolu (dB SPL) qui est égal à 20 fois le logarithme du rapport entre la pression actuelle d'un son et la pression de référence. Un son pur se caractérise par sa fréquence exprimée en hertz (Hz). Un son complexe pourra être décrit par son spectre de fréquence.

La liste et la définition des caractéristiques perçues des sons est matière à controverse. La hauteur totale ou tonie ne dépend de la fréquence du son que pour des sons purs. L'intensité ou sonie d'un son dépend en partie de la pression acoustique. D'autres caractéristiques qualitatives comme le timbre qui nous permet d'identifier des instruments, la rugosité, etc... ne semblent pas avoir trouvé de support physiologique non controversé.

L'essentiel des recherches physiologiques et psychophysiques en audition porte sur le codage des fréquences et la perception de la tonie, le codage des intensités et la perception de la sonie, et la localisation des sons.

Le récepteur

Avant d'arriver aux cellules réceptrices proprement dites qui assurent la transduction et donneront naissance aux potentiels d'action dans le nerf audi-

tif, les vibrations aériennes du son vont subir un certain nombre de transformations. Arrivées dans l'oreille externe qui assure une fonction de protection, les vibrations aériennes vont se trouver amplifiées dans certaines gammes de fréquences. Pour un angle d'incidence normal du son, la pression acoustique mesurée au niveau du tympan sera amplifiée (jusqu'à 10 dB) autour de 2500 Hz et autour de 6500 Hz. Mais la variation de l'angle d'incidence fait varier le niveau de pression acoustique pour les sons de fréquence supérieure à 2000 Hz. Ainsi, le message sonore a déjà subi certaines transformations en arrivant au tympan. Là, les vibrations aériennes sont transformées en vibrations mécaniques: le tympan mis en vibration entraîne mécaniquement la chaîne des osselets (marteau, enclume et étrier). Cette structure constitue l'oreille moyenne qui fonctionne comme un adaptateur d'impédance entre les vibrations aériennes et les fluides de l'oreille interne. Sans cette adaptation, l'énergie acoustique transmise aux liquides de la cochlée serait très faible (environ 2%) alors que grâce à cette transmission mécanique elle est de l'ordre de 60%.

L'oreille interne contient deux organes sensoriels, l'un qui comprend les canaux semicirculaires, l'utricule et le saccule, est l'organe de l'équilibre, l'autre, appelé cochlée, est l'organe de l'ouïe. La cochlée a une structure en hélice et comprend trois canaux remplis de liquides et séparés par des membranes. Le canal central appelé rampe cochléaire contient entre deux membranes les cellules ciliées qui sont les récepteurs sensoriels de la stimulation auditive.

Ces cellules, sans axones, fixées sur la membrane basilaire ont leurs cils en contact avec la membrane tectoriale. Les oscillations transmises à la fenêtre ovale par l'étrier se propagent dans les liquides contenus dans les rampes et le long des membranes en entraînant des déplacements des cils. Le cisaillement exercé par ces mouvements sur les cils déclenche les processus électrochimiques de transduction qui donnera naissance aux potentiels d'action.

Par sa morphologie même, la membrane basilaire, support des cellules ciliées, va réaliser un filtrage des fréquences du son et l'on a pu penser que le codage de la hauteur tonale était réalisé entièrement dès ce niveau périphérique.

Codage de la hauteur tonale ou tonie

Les premières bases du codage de la hauteur tonale ont été explicitées par Helmholtz. Dès 1843, Ohm avait supposé que l'oreille réalisait une analyse de Fourier des sons complexes. Pour Helmholtz cette décomposition

en fréquences sinusoïdales simples serait réalisée en quelque sorte mécaniquement par la répartition spatiale des fréquences le long de la cochlée. Les fréquences aiguës seraient localisées près de la fenêtre ovale, les fréquences graves près de l'apex de la membrane basilaire. D'où le nom de théorie de la place donnée à cette hypothèse. Von Békésy par ses travaux sur la propagation des ondes remet en cause l'interprétation d'Helmholtz en termes de résonance mais non l'hypothèse de la place. Les signaux acoustiques se propageant le long de la membrane lui imprimeraient un déplacement croissant jusqu'à un maximum. La position de ce maximum de déplacement correspondrait à la fréquence codée en ce point. Cette théorie à elle seule ne peut expliquer tous les phénomènes du codage des tonies. Ainsi la discriminabilité des fréquences réalisée par un tel système serait faible et en tout cas bien inférieure aux performances réalisées par les sujets humains. Il faut donc que d'autres mécanismes viennent compléter cette première analyse.

Les fibres de la branche cochléaire du nerf auditif peuvent être caractérisées par leur fréquence préférée. Pour une fibre donnée on observe qu'il existe une fréquence qui déclenche des potentiels d'action pour des pressions acoustiques faibles. Les fréquences voisines nécessitent des pressions de plus en plus élevées pour engendrer ces potentiels d'action. Pour des pressions acoustiques de 70 à 80 dB, la largeur de la courbe d'accord d'une fibre est de 1 à 2 octaves. Elles manifestent ainsi une fonction de filtre passe-bande assez peu sélectif. Cette sélectivité augmente dans les fibres dont les fréquences préférées sont plus élevées. Cependant la sélectivité diminue quand la pression acoustique augmente. Mais si la tonotopie manifestée dès le niveau des récepteurs, et qui se retrouvera à des degrés divers jusqu'au cortex auditif, implique une sélectivité fréquentielle, celle-ci n'est pas absolue et certains effets perceptifs la rendent insuffisante à l'explication des perceptions de hauteurs de sons complexes.

Supposons qu'un *la* soit produit avec un instrument et contienne une fréquence fondamentale ($F_1 = 440$ Hz), un troisième et un cinquième harmonique ($F_3 = 1320$ Hz, $F_5 = 2200$ Hz). Sans aucune ambiguïté sa tonie sera jugée égale à celle d'un son pur de 440 Hz conformément à la théorie de la place. Mais si l'on supprime la fondamentale du son et que l'on rajoute au 3ème et au 5ème harmoniques le 4ème ($F_4 = 1760$ Hz), en dépit de l'absence de cette fréquence fondamentale la tonie de ce son sera toujours jugée égale à celle d'un son pur de 440 Hz. Ce phénomène du fondamental absent ne trouve pas d'explication dans la théorie de la place. Une autre théorie dite de la périodicité a été proposée pour en rendre compte. Le hauteur tonale d'un son serait basée sur une analyse de la structure temporelle des potentiels d'action. On peut enregistrer dans les fibres du nerf auditif les po-

tentiels d'action correspondant à une stimulation acoustique donnée. On répète alors l'enregistrement en superposant les réponses successives du nerf. L'histogramme ainsi obtenu (PSTH: *post-stimulus time histogram*) comporte en ordonnée le nombre de potentiels enregistrés et en abscisse le moment de leur apparition; il décrit la variation de la probabilité d'émission d'un potentiel d'action en fonction du temps et donc de la stimulation. En superposant à ces histogrammes la forme du signal acoustique, il apparaît une relation étroite entre la forme de l'histogramme et la forme du signal. Cette relation se perd à partir de 5000 Hz environ. Ainsi a été mise en évidence une information que l'organisme pourrait utiliser pour réaliser des estimations de tonies et dont le processus pourrait être fondé sur la mesure de l'intervalle entre les maxima de fréquence des potentiels d'action et qui correspondent aux pics des différents harmoniques du son.

Si la gamme des fréquences audibles par l'organisme humain s'étend de 20 à 20.000 Hz environ, nos jugements de hauteur, au sens musical du terme, ne sont corrects qu'entre 50 et 5000 Hz.

Dans cet intervalle ont été étudiées des échelles psychophysiques qui relient la fréquence du stimulus acoustique à une mesure de la sensation. Elles sont raisonnablement simples et reproductibles, comme l'échelle des mels de Stevens.

La discrimination de deux fréquences peut aussi être mesurée. Elle varie curvilinéairement avec la fréquence et peut atteindre 0,3 à 0,4 % entre 1000 et 4000 Hz, mais s'élève de part et d'autre. Cependant on observe des interactions avec la pression acoustique, la discriminabilité des fréquences devenant moins bonne pour des pressions faibles.

Codage de l'intensité sonore ou sonie

Toutes les fréquences sonores n'ont pas le même seuil perceptif. Un son de 20 Hz aura un seuil de 70 dB environ. La pression acoustique correspondant au seuil diminuera ensuite quand la fréquence augmentera, atteindra à peu près 0 dB pour 1200 Hz et remontera jusqu'à 30 dB pour un son de 20.000 Hz. Au-dessus du seuil, on pourra décrire des lignes d'isonie, c'est-à-dire d'égalité subjective d'intensité qui ont une forme d'autant moins incurvée que la pression est élevée.

Il existe une relation entre la pression acoustique et le nombre de fibres du nerf auditif qui sont activées par ce son. On a pu montrer chez le chat qu'à 4000 Hz, il y avait une augmentation de 150 fibres activées pour chaque aug-

mentation d'un décibel. En réalité, comme en témoignent les expériences réalisées sur des sujets ayant subi des destructions partielles du nerf auditif, il semble que la sonie soit fonction du pourcentage de fibres activées sur le total disponible et non du nombre absolu de ces fibres. Néanmoins pour les intensités faibles il existerait une relation entre la fréquence des potentiels d'action et l'intensité du son.

Pour un bruit défini dans une certaine gamme de fréquences, sa sonie reste constante tant que la largeur de la bande de bruit n'excède pas une certaine valeur. Cette bande critique représenterait une subdivision fonctionnelle du nerf auditif à l'intérieur de laquelle il y a sommation de la puissance des signaux et donc dans laquelle ils ne peuvent être discriminés. La largeur de cette bande critique varie en fonction de la fréquence centrale de la bande de bruit. D'une largeur de 100 Hz pour une fréquence centrale de 500 Hz, elle croît jusqu'à environ de 2000 Hz pour une fréquence centrale de 10.000 Hz.

Intégrations plus centrales

Nous avons vu pour la vision l'importance de deux notions, celle de caractéristique de déclenchement et celle de champ récepteur. Dans la vision, le champ récepteur est lié à la rétinotopie du système, c'est donc une caractéristique spatiale. Dans l'audition, la notion de champ récepteur est liée aux propriétés tonotopiques du système auditif. Le champ récepteur d'un neurone auditif sera donc partiellement défini par la gamme des fréquences auxquelles cette cellule est sensible. Le concept de caractéristique de déclenchement n'a pas pu jusqu'à présent être développé en audition d'une manière aussi conséquente qu'en vision.

Le premier relai des fibres auditives est constitué par les noyaux cochléaires où il se produit un certain nombre de transformations et d'intégrations encore mal connues des informations reçues du nerf auditif. Les voies auditives bifurquent à ce niveau (voir plus loin). Dans les étapes ultérieures, colliculus inférieur, corps genouillé médian on retrouve préservée une tonotopie avec une sélectivité à la fréquence plus ou moins marquée.

Il existe quelques indications permettant de penser que dans le corps genouillé médian il y aurait un recodage des caractéristiques telles que la direction du déplacement d'un son, la différence des temps d'arrivée et d'intensité interaurals (voir localisation). Au niveau du cortex auditif primaire où l'on retrouve l'organisation tonotopique du corps genouillé médian certaines unités répondent faiblement à des sons purs, mais sont fortement excitées par des

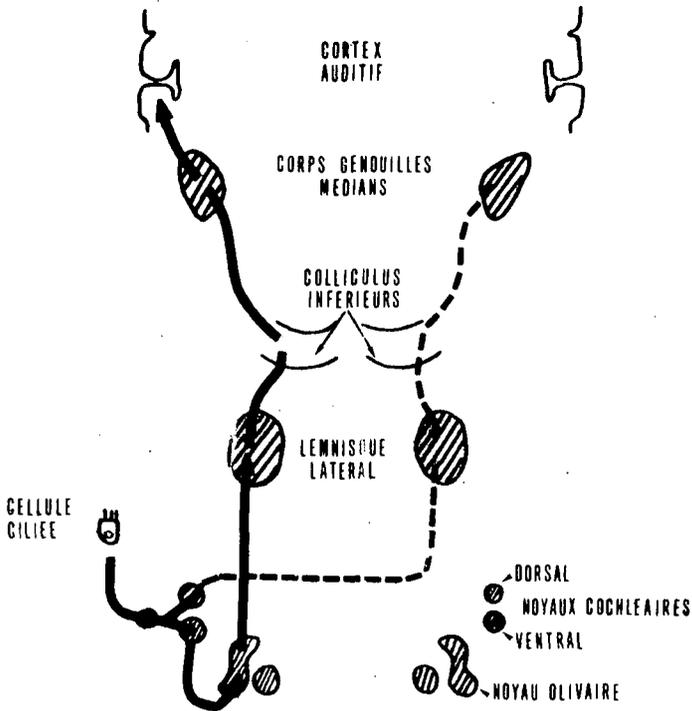


Figure 5. Schéma du système auditif.

sons modulés en fréquence. D'autres unités pourraient être spécifiques des vocalisations de l'espèce. Mais ces données sont encore parcellaires.

La localisation des sons

Le système auditif apporte sa contribution à l'orientation spatiale de l'organisme. Dans la vie quotidienne, nous faisons l'expérience de la localisation assez précise que nous avons de la direction sonore. L'audition binaurale est la condition essentielle à la réalisation de cette fonction. En raison de l'écartement des deux oreilles, un son émis à quelque distance du plan médian de la tête arrivera à l'oreille la plus éloignée plus tard et avec une intensité (sonie) moindre. Ce principe est à la base de la stéréophonie. La différence des temps d'arrivée des sons aux deux oreilles peut être aussi faible que 3×10^{-5} se-

condes. Ce délai correspond à un angle de 3° entre la source et le plan médian de la tête.

On a pu montrer que la localisation des sons mettait en jeu les noyaux de l'olive. Certaines parties de ces noyaux sont liées à des localisations uniquement sonores. D'autres parties plus médianes de l'olive supérieure seraient liées aux localisations visuelles. On observe en effet dans des recherches comparatives portant sur diverses espèces de mammifères que celles qui sont à prédominance visuelle (estimée par la taille du globe oculaire et des noyaux abducens) ont un large développement de la partie médiane de l'olive supérieure, tandis que les espèces à prédominance auditive telle la chauve-souris qui pratique l'écholocation ont un large développement de la partie latérale de l'olive supérieure et peu ou pas de partie médiane.

La participation du colliculus-inférieur aux fonctions de localisation ne fait pas de doute. A ce niveau, on trouve différents types de cellules. Certaines répondent à des différences binaurales d'intensité, d'autres à des différences de durée, d'autres à des différences d'intensité et de temps. Il est intéressant de noter qu'outre les projections du colliculus inférieur sur les corps genouillés médian et de là au cortex auditif, il existe des projections du colliculus inférieur sur le colliculus supérieur qui participe aux localisations visuelles (voir plus loin). Le mésencéphale qui reçoit des afférences plurimodales serait ainsi une structure privilégiée dans les tâches de localisation et d'orientation dans l'espace.

Notre expérience quotidienne nous apprend que les coordinations mises en jeu dans de telles tâches manifestent une certaine souplesse. Il est possible de manipuler expérimentalement les localisations apparentes de sources visuelles (par un jeu de prismes) et de sources auditives. Par exemple on pourra faire venir une voix masculine d'un emplacement où se trouve un personnage féminin et de manière complémentaire faire venir une voix féminine d'un emplacement où se trouve un personnage masculin. Le caractère paradoxal d'une telle situation ne se prolongera guère même si il est remarqué par le sujet et rapidement la localisation apparente de la voix masculine sera concordante avec son émetteur, de même pour la voix féminine. La ventriloquie est une autre illustration de cette classe de phénomènes. On admet à l'heure actuelle que ce qui s'est modifié dans de tels cas, n'est pas à chercher au niveau des «cartes» sensorielles, c'est-à-dire de la correspondance entre certaines localisations spatiales des stimulations et les lieux d'excitations des systèmes sensoriels afférents, mais au niveau des mises en correspondance des localisations issues de chaque système afférent. Une telle interprétation implique un postulat d'issue unique du système perceptif qui serait préservée par une recoordination, un recalibrage, de la signification de tel code neural d'origine visuelle

et de tel autre code d'origine auditive. Dans une espèce où la vision est aussi prédominante que l'espèce humaine, c'est généralement dans le sens de la localisation visuelle que s'effectue la recalibration.

LES INTEGRATIONS CORTICALES

Le quoi et le où

Toute modalité sensorielle doit pouvoir informer l'organisme sur deux questions: *quoi*: qu'est-ce-que c'est? et *où*: dans quelle région de l'espace cela se trouve-il? Ces deux fonctions ont été particulièrement étudiées dans le système visuel qui morphologiquement et fonctionnellement est double: d'une part la voie rétino-géniculo-striée qui conduit les informations visuelles au cortex où l'on observe une sur-représentation de la région fovéale et dont la fonction principale serait bien l'analyse du *quoi* c'est-à-dire des caractéristiques spatiales des formes et d'autre part la voie rétino-mésencéphalique qui conduit les informations aux tubercules quadrijumeaux antérieurs ou colliculus supérieur. Les afférences sont ici en grande majorité croisées et les champs récepteurs des cellules sont de grande taille (jusqu'à 30°). La rétinotopie est bien sûr préservée dans cette région de projection et la plupart des cellules sont sensibles à la direction du mouvement mais non à l'orientation des contours. Les colliculus supérieur est par ailleurs connecté aux noyaux oculomoteurs. Il interviendrait donc de manière prépondérante dans la localisation des stimulus. En effet si la rétine périphérique est sensible à de faibles éclaircissements, son pouvoir de résolution spatial est faible et pour permettre l'identification d'une image, l'organisme devra amener cette image sur la région fovéale. Une analyse de la localisation des images et une connexion avec les commandes oculomotrices est donc nécessaire. On a par ailleurs montré tant chez les primates que chez l'homme que l'absence de cortex visuel ne supprimait pas toute information visuelle à l'organisme. Un singe sans cortex parvient rapidement à se déplacer en évitant les obstacles, à localiser et à attraper les objets si ceux-ci sont en mouvement. Il se révèle par contre aveugle à ces mêmes objets lorsqu'ils sont stationnaires. Chez les sujets humains, il apparaît que des patients qui à la suite de lésions unilatérales du cortex occipital sont considérés comme hémianopsiques, c'est-à-dire aveugles dans un hémichamp, n'ont pas de perceptions conscientes des stimulations présentées dans cet hémichamp, mais peuvent y réagir visuellement par exemple par

une saccade oculaire qui amènera l'image dans la partie fonctionnelle de leur champ visuel. Dans une série d'expériences menées à Lyon on montre que ces sujets peuvent avoir des performances de localisation et même de discrimination de figures simples (cercles, triangles) très supérieures au hasard s'ils sont mis en situation de choix forcé alors même qu'ils pensent avoir répondu au hasard. On admet que cette fonction résiduelle serait principalement le fait de la voie rétino-mésencéphalique. Cependant les deux systèmes visuels sont normalement interconnectés et fonctionnent de manière synergique ce qui rend difficile la mise en évidence des propriétés de chaque sous-système. Il se pourrait par exemple que les substratum anatomo-physiologique du système analyseur de mobilité soit principalement le système rétino-mésencéphalique comme le suggèrent certaines observations faites sur des sujets hémianopsiques.

Pour l'audition, une dissociation anatomofonctionnelle de deux systèmes a été suggérée. Une première voie incluerait les noyaux cochléaires ventraux, les noyaux de l'olive supérieure, les noyaux centraux du colliculus inférieur, les noyaux ventraux du corps genouillé médian et les aires de projection corticales primaires (A1). Cette voie serait concernée par l'analyse proprement auditive des stimulations. Une seconde voie empruntant les noyaux cochléaires dorsaux, les noyaux du lemnisque latéral, des parties distinctes du colliculus inférieur et du corps genouillé médian traiterait des caractéristiques non acoustiques des stimulations et serait à l'origine des connexions acousticomotrices. Il existe d'ailleurs, comme il a été mentionné plus haut, des interconnexions entre les parties «auditives» et «visuelles» du colliculus qui renforcent l'hypothèse que la localisation des stimulations implique une participation prédominante de cette structure.

L'asymétrie fonctionnelle des hémisphères cérébraux

Vers la milieu du XIX^{ème} siècle l'hypothèse de la localisation cérébrale des fonctions commence à s'imposer en dépit de certaines de ses origines comme la phrénologie de Joseph Gall. Bien sûr, quatre siècles avant notre ère, l'école hippocratique attribuait déjà ces fonctions au cerveau. Mais cette idée dut attendre bien des siècles avant d'être largement partagée. Les premières démonstrations expérimentales sont dues à des hommes comme Flourens en France, Munk en Allemagne, Holmes en Angleterre. Les neurologues firent progresser ces connaissances. En 1909 Brodmann donne une première carte du cerveau établie sur la base de différences cytoarchitectoniques. Ses désig-

nations sont encore utilisées de nos jours car elles recouvrent au moins partiellement des différences fonctionnelles. Les relations entre le lieu des liaisons et les symptômes manifestés constituent une voie d'étude largement développée par la neuropsychologie.

Dans le même temps que progressaient ces connaissances sur les répartitions des aires fonctionnelles, il devenait clair qu'en dépit d'une apparente symétrie morphologique le cortex humain n'était pas fonctionnellement symétrique. La localisation gauche des zones fonctionnelles du langage articulé, liées à la latéralisation manuelle est bien connue. Cette dominance de l'hémisphère gauche s'étend non seulement aux fonctions linguistiques, mais aussi aux fonctions symboliques. Il est intéressant de remarquer que les zones fonctionnelles du langage s'étendent largement depuis les frontières du lobe occipital (visuel) où serait localisée la fonction d'imagerie visuelle évoquée par les mots. Puis à proximité du lobe temporal et proche des aires auditives se trouve l'aire de Wernicke qui serait le centre des codages échoïques, c'est-à-dire des images auditives, des mots. De l'autre côté de la scissure de Sylvius et donc près des régions motrices se trouve l'aire de Broca considérée comme centre articulo-moteur.

Chez certains sujets épileptiques, les neurochirurgiens ont été amenés à sectionner les liaisons entre les deux hémisphères cérébraux. Lorsqu'on présente à ces sujets des chimères, c'est-à-dire des images faites de deux moitiés hétérogènes de sorte que chaque moitié se projette sur un hémisphère différent, ils n'ont pas de sentiment d'étrangeté mais complètent les images selon la tâche demandée. Présentons une chimère dont la moitié gauche de l'image, qui sera vue par l'hémisphère droit, représente un visage de vieillard moustachu et la moitié droite, qui sera vue par l'hémisphère gauche, représente un visage de petite fille. Lorsqu'on demandera au patient de reconnaître parmi un ensemble de photos non tronquées le visage qu'il voit il désignera sans hésitation le vieillard à moustache. Lorsqu'on lui demandera de la décrire verbalement, il décrira le visage de petite fille.

Ces spécialisations hémisphériques peuvent varier selon les stratégies utilisées par les sujets. Il a été montré que chez des sujets sans éducation musicale, la reconnaissance d'une mélodie se faisait dans l'hémisphère droit par contre chez les musiciens elle se faisait dans l'hémisphère gauche.

Bien que la spécialisation hémisphérique soit spécifique de l'espèce humaine, on peut observer des ébauches dans les espèces inférieures.

CONCLUSION

De ce rapide survol ressortent un certain nombre de conclusions quant à quelques principes des analyses sensorielles participant à nos expériences perceptives.

En premier lieu, l'organe récepteur réalise avant le niveau des cellules réceptrices, une canalisation et un certain filtrage de l'énergie stimulatrice. Le cas de l'oreille externe a été mentionné. Le cas de l'oeil est connu dont le cristallin permet la formation d'une image nette sur la rétine et dont l'ouverture pupillaire assure une régulation du flux énergétique.

En second lieu les types d'énergies et les gammes de fréquences qui vont pouvoir être transduites par les cellules réceptrices dépendent des caractéristiques biochimiques de ces récepteurs. Mais la spécificité des sensations évoquées (visuelles ou auditives) ne dépend pas que du récepteur stimulé, elle dépend de l'ensemble du système considéré puisqu'une stimulation électrique du cortex visuel évoque seulement des sensations lumineuses. De même une stimulation du cortex auditif évoquera seulement des sensations auditives. Cette spécificité, déjà postulée dans la théorie de l'énergie spécifique des nerfs de J. Müller, dépend vraisemblablement de propriétés biochimiques encore mal connues.

En troisième lieu, en dépit de leurs différences, les systèmes visuels et auditifs peuvent être décrits dans leur fonctionnement par un langage commun, le langage des fréquences. On peut ainsi étudier plus directement leurs ressemblances et leurs différences. Cet unicité de langage descriptif conduit en effet à utiliser des paradigmes expérimentaux d'étude analogues parce qu'empruntés tous deux à l'analyse des systèmes. Parmi les ressemblances des deux systèmes, il faut souligner l'analogie entre la courbe des seuils de pression acoustique et la fréquence des vibrations d'une part et d'autre part la courbe des seuils de contraste en fonction des fréquences spatiales et/ou temporelles. Les deux courbes ont un optimum qui manifeste que ces systèmes fonctionnent comme des filtres passe-bande ce qui rend vraisemblable l'hypothèse que chacun se comporte comme s'il était composé d'une série de filtres plus sélectifs chacun accordé sur une fréquence «préférée».

En quatrième lieu, les données présentées comportent le principe d'une organisation hiérarchique de complexité croissante impliquant un traitement sériel de l'information neurosensorielle. Néanmoins, comme l'illustre l'analyse présentée du *quoi* et du *où*, il peut exister simultanément des traitements parallèles d'autres aspects de cette information neurosensorielle ce qui donne

beaucoup de plasticité à l'organisme tout entier. Les niveaux hiérarchiques décrits ici concernent les mammifères supérieurs (chat, singe, humain). D'autres espèces sont organisées de manière différente. Le cas de la grenouille est exemplaire à ce titre. Dès le niveau des cellules ganglionnaires existent des détecteurs de caractéristiques très spécialisés. Ainsi certaines cellules sont sélectivement activées lorsque dans leur champ récepteur se déplace à certaines vitesses un petit objet sombre. Ces cellules appelées «détecteurs de mouches» semblent en effet être à l'origine des réponses de capture de la part du batracien. On peut spéculer, compte tenu de la localisation plus périphérique de ce codage, de la faible encéphalisation de l'animal et du fait que les réponses de capture sont balistiques que l'essentiel des informations codées à des niveaux très périphériques assure principalement un rôle dans des boucles de régulations automatiques et inconscientes.

En cinquième lieu, il a été possible dans le système visuel par exemple de décrire des sous-ensembles différenciables, comme ceux de la voie rétinogéniculo-striée et de la voie mésencéphalique. Mais ces sous-ensembles sont en interactions complexes. Ainsi, la sélectivité directionnelle des cellules du colliculus semble dépendre d'afférences reçues d'une aire visuelle secondaire. Ce point est aussi illustré par le problème des localisations cérébrales: chaque centre du cerveau défini morphologiquement est en rapport non pas avec une seule fonction mais avec plusieurs; même si l'une d'elles est prédominante, dans chaque aire sensorielle on trouve des cellules plurimodales c'est-à-dire recevant des afférences d'autres systèmes sensoriels et des systèmes moteurs. De manière complémentaire chaque fonction dépend de plusieurs centres. L'étude des interactions sensorielles apparaît dès à présent extrêmement prometteuse.

En sixième lieu, sans qu'il soit besoin de détailler, la multidisciplinarité de ces recherches est fondamentale. Pour compléter ce point, il faudrait signaler l'importance des informations apportées par l'étude du développement ontogénétique. Ainsi à la lumière de recherches récentes, il a été montré que la privation d'expériences sensorielles qui pouvait laisser indemne des fonctions de discrimination simple comme celles de deux orientations de contour, pouvait dégrader profondément des discriminations nécessitant la mise en relation de caractéristiques élémentaires comme c'est le cas pour N-Z.

Enfin, il resterait à présenter les étapes ultérieures du traitement de l'information perceptive pour lesquelles les données neurophysiologiques ne procurent pas encore des ensembles de connaissances articulées. Comme précédemment pour chaque étape du traitement sensoriel on aurait pu désigner une discipline dominante, pour ces niveaux de complexité, la psychologie expérimentale s'avère dominante. Dans la mesure où l'étude de ces

étapes complexes conduit à envisager la participation d'autres grandes fonctions comme la mémoire, l'attention, le langage, la psychologie expérimentale contemporaine a développé des cadres conceptuels cohérents avec ceux qui ont été utilisés ici. Et si la multidisciplinarité continue d'être le principe des démarches, de nouveaux progrès sont à attendre rapidement.

BIBLIOGRAPHIE

- CARTERETTE E.C., FRIEDMAN M.P., (Eds), *Handbook of Perception IV Hearing*, New-York, Academic Press, 1978.
- , *Handbook of Perception V Seeing*, New-York, Academic Press, 1975.
- HECAEN H., *Dominance cérébrale. Une anthologie*, Paris, Mouton, 1978.
- IMBERT M., «Apprend-on à voir? Psychobiologie du développement perceptif», *La Pensée*, 1977, 195, 63-70.
- KAUFMAN L., *Perception. The world transformed*, New-York, Oxford, University Press, 1979.
- LEGOUX J.P., *Les récepteurs cochléaires*. Groupement des Acousticiens de Langue Française. Paris, 1979.
- ROSE S., *Le cerveau conscient*. Paris, Le Seuil, 1975.
- Le Cerveau*, Numéro spécial de **Pour la Science**, Novembre 1979.
- La Recherche en Neurobiologie*, Paris, Collection Points, Sciences, 1977.