

*Laboratoire de Psychologie expérimentale¹
Université René-Descartes et EPHE 3^e section
associé au CNRS**

*Istituto di Neurofisiologia del CNR, Pise, Italie***

INTERACTIONS ORIENTATIONNELLES ENTRE DES RÉSEAUX STATIONNAIRES ET EN MOUVEMENT

par Andrei GOREA* et Adriana FIORENTINI**

SUMMARY : *Orientational interactions between stationary and drifting gratings.*

Drifting gratings of high contrast are shown to mask stationary gratings at low spatial frequencies, whereas stationary gratings mask drifting gratings at higher spatial frequencies. These interactions are orientationally specific : the masking effects decrease with increasing the angle between the masking and test grating. The orientational effects are strongly attenuated in dichoptic vision. Subthreshold experiments indicate that orientational interactions between stationary and moving patterns occur even in those cases where masking experiments fail to reveal them. As a whole, sub- and supra-threshold interactions between two orthogonal stimuli, one of which is stationary and the other is temporally modulated, are strongly asymmetrical : whereas a stationary test is inhibited by a temporally modulated background, the reciprocal is true only for a very few experimental conditions and in a lesser degree. Moreover, subthreshold interactions between stationary and temporally modulated gratings of the same orientation are always facilitatory ; this suggests that the sustained and transient mechanisms partially share a common information processing stage.

Key-words : spatial frequencies, masking effects, contrast sensitivity.

INTRODUCTION

Parmi les multiples caractéristiques proposées pour définir et opposer les mécanismes psychophysiques hypothétiques responsables de la détection de la « forme » d'une part et de la détection du « mouvement » d'autre part (voir Legge, 1978, pour une revue de question) leurs sélectivités respectives à l'orientation ont été relativement peu étudiées (Campbell et Kulikowski, 1966 ; Blakemore *et al.*, 1970 ; Kulikowski *et al.*, 1973 ; Sharpe et Tolhurst, 1974). De plus, malgré les connaissances que nous avons sur les interactions réciproques de ces deux mécanismes (Breitmeyer et Ganz, 1977 ; Breitmeyer, 1978 ; Grünau, 1978), aucune étude n'a été consacrée, autant que nous le sachions, à leurs possibles interactions orientationnelles, ou, plus précisément, à la manière dont la sensibilité à l'orientation de l'un peut varier en fonction de la sensibilité à l'orientation de l'autre. Une telle étude est intéressante à plusieurs niveaux :

i) Selon l'idée qui veut que le substrat neurophysiologique des deux mécanismes soit constitué par les populations cellulaires de type X (tonique) et Y (phasique) découvertes par Enroth-Cugell et Robson (1966) dans la rétine du chat et dont la séparation fonctionnelle est bien moins évidente au niveau du cortex visuel (Lennie, 1980), les interactions de ces deux mécanismes sembleraient devoir avoir lieu, elles aussi, à un niveau périphérique du système visuel. Néanmoins cette hypothèse n'est pas toujours clairement étayée par les données électrophysiologiques (Zeki, 1978 ; Lennie, 1980). L'étude de la sélectivité à l'orientation des interactions entre des stimuli stationnaires et en mouvement peut apporter de nouvelles informations à ce sujet. En effet, au vu de données électrophysiologiques aujourd'hui classiques (Hubel et Wiesel, 1962 ; 1968), il est peu probable que, si une telle sélectivité existait, elle puisse être due à des structures neuronales précorticales.

ii) Une comparaison entre la sélectivité orientationnelle des mécanismes « toniques » et « phasiques » d'une part, et la sélectivité orientationnelle de leurs interactions d'autre part, pourrait nous apprendre davantage sur la réalité psychologique de la dichotomie entre perception de la forme et perception du mouvement.

Nous avons, par conséquent, étudié les interactions orientationnelles entre des stimulus stationnaires et modulés temporellement et nous les avons comparées aux interactions entre deux stimulus de même nature (tous deux stationnaires, ou tous deux modulés temporellement) en vision monoptique et en vision dichoptique. Nous avons travaillé en utilisant deux paradigmes expérimentaux : un paradigme de *masquage* et un paradigme de *sommation sous-liminaire*. L'utilisation du paradigme de sommation sous-liminaire nous a été dictée par une possible ambiguïté d'interprétation des résultats obtenus dans une situation de masquage : une élévation du seuil de détection obtenue avec cette technique peut être le résultat de deux processus sous-jacents entièrement différents. En se plaçant dans le cadre théorique qui veut qu'un seuil de détection soit atteint lorsque le rapport signal/bruit (S/B) atteint une certaine valeur critique, on comprend facilement qu'un stimulus-masque puisse jouer un double rôle au niveau de la détection : ou bien il est traité par le même mécanisme que celui qui détecte le stimulus-test, ou bien il stimule un mécanisme différent. Dans le premier cas, il devrait diminuer le rapport S/B en ajoutant du bruit ; dans le deuxième cas, il pourrait diminuer aussi ce rapport, mais en retranchant une partie du signal à travers un processus d'inhibition. Il est clair qu'une situation de masquage ne peut pas discriminer entre ces deux éventualités. Par conséquent la comparaison des résultats obtenus en situation de masquage et de sommation sous-liminaire peut nous apporter des informations supplémentaires sur les processus sous-jacents aux interactions orientationnelles des stimuli stationnaires et en mouvement.

MÉTHODE ET PROCÉDURE

1. MÉTHODE DE L'AJUSTEMENT

SUJETS

Deux sujets (A. F. et A. G.) ont participé à l'ensemble des expériences. Ils avaient une vision normale et une grande pratique dans ce genre de mesures.

STIMULUS

Les stimulus étaient des réseaux sinusoïdaux stationnaires et/ou en mouvement générés sur la face de deux tubes cathodiques. Leur fré-

quence spatiale était de 0,5 ou 4 cycles/degré. Les deux stimulus étaient superposés optiquement à l'aide d'un miroir semi-transparent et ils étaient vus avec des pupilles naturelles à 60 cm de distance. La présentation dichoptique des deux stimulus — le test et le masque (ou le fond sous-liminaire) — était réalisée à l'aide de filtres polarisants. Dans toutes les conditions expérimentales les stimulus-test et masque (ou fond) étaient appariés en fréquence spatiale ; lorsqu'ils étaient tous deux en mouvement ils étaient également appariés en fréquence temporelle. Dans ce dernier cas les deux stimulus défilaient en des directions opposées et avec une fréquence temporelle de 6 Hz. Le champ d'inspection était circulaire et sous-tendait 10° d'angle visuel, ou 20° si le stimulus-test était un réseau stationnaire de basse fréquence (0,5 c/deg) ; ceci afin de minimiser les effets du nombre de cycles visibles sur la sensibilité (Hoekstra *et al.*, 1974). La luminance moyenne du champ d'inspection était d'environ 5 cd/m² dans les conditions de vision monoptique et légèrement moindre en vision dichoptique. Les sujets fixaient le centre de l'écran, marqué d'un petit point de fixation. Les stimulus étaient présentés sur un fond noir. Dans les expériences de masquage le stimulus-masque avait un contraste de 20 %. Dans les expériences de sommation sous-liminaire, le stimulus-fond était présenté à un contraste représentant 80 % de son seuil de contraste mesuré préalablement.

PROCÉDURE

La procédure utilisée dans les *expériences de masquage* était très similaire à celle de Campbell et Kulikowski (1966). Alors que le stimulus-masque était toujours présent, le stimulus-test n'apparaissait que pendant des intervalles de temps d'une seconde. Entre deux présentations, le sujet ajustait le contraste du test à l'aide d'un atténuateur avec une résolution de 1 dB ; l'amplitude du signal d'entrée était variée aléatoirement par l'expérimentateur avant chaque essai. Le stimulus-test était toujours vertical et, en vision dichoptique, présenté à l'œil dominant. L'orientation du masque était variée aléatoirement de 0° à 90°. D'une manière générale le sujet ajustait son seuil de sorte qu'il puisse (ou ne puisse plus) détecter une différence, quelle qu'elle soit, entre le masque seul et le masque joint au test. Certaines conditions expérimentales envisagées où cette règle ne pouvait pas être respectée strictement ont été abandonnées. Jusqu'à 15 ajustements de seuil ont été obtenus pour chaque condition expérimentale.

Le paradigme de *sommation sous-liminaire* était le même que celui décrit par Fiorentini (1972) et Kulikowski et King-Smith (1973). Les seuils étaient ajustés de la même façon que dans les expériences de masquage. Les interactions entre le stimulus-test et le stimulus-fond sous-liminaire ont été étudiées pour des angles de 0° et 90° et seulement pour un petit nombre de cas particuliers. Au moins dix mesures de seuil ont été recueillies pour chacune des conditions expérimentales.

2. MÉTHODE DU CHOIX FORCÉ

Les résultats obtenus avec la méthode de l'ajustement peuvent être critiquables à plusieurs égards. En tant que technique expérimentale dite « subjective »² cette méthode est d'autant plus discutable que la situation expérimentale elle-même est susceptible d'introduire des variations non négligeables du critère de réponse du sujet. Cela avait été effectivement le cas avec le paradigme de masquage où ce que le sujet voyait (ou croyait voir) au seuil dépendait de la différence d'orientation entre le stimulus-masque et le stimulus-test. Lorsque les effets mesurés sont faibles, la variation du critère de réponse peut jouer un rôle fondamental en exagérant ou, au contraire, en réduisant ces effets. De plus, la méthode de l'ajustement ne permet pas une mesure stricte des effets facilitateurs ou inhibiteurs en situation de sommation sous-liminaire. En effet, sans connaître les *fonctions psychométriques* décrivant la sensibilité au stimulus-test et au stimulus-fond pris indépendamment on ne peut pas déterminer dans quelle mesure leurs interactions éventuelles ne sont pas tout simplement dues à une *sommation de probabilités* (voir pour une revue de question à ce sujet Watson, 1979). Ces raisons nous ont conduit à révéifier certaines des données obtenues avec la méthode de l'ajustement à l'aide d'une méthode dite « objective », à savoir la méthode du *choix forcé* (*two alternative forced choice*).

SUJETS

Seulement un des deux sujets (A. G.) mentionnés plus haut a pris part à ces expériences.

STIMULUS

Certaines modifications ont été apportées aux stimulus décrits précédemment : les stimulus étaient des réseaux sinusoïdaux ayant toujours une fréquence spatiale de 1 c/deg. Ils étaient présentés dans tous les cas binoculairement. Alors que l'un des stimulus (qu'il soit « fond » ou « test ») était stationnaire, l'autre était modulé en contrephase. Ainsi, seulement les conditions où les deux stimulus étaient différents du point de vue de leur modulation temporelle ont été étudiées. La modulation en contrephase présente un avantage majeur par rapport au mouvement linéaire. Alors qu'elle est similaire à ce dernier aussi bien d'un point de vue mathématique que sur le plan psychophysique (Levinson et Sekuler, 1975), elle est moins susceptible d'induire un nystagmus optokinétique comme cela pouvait être le cas dans les expériences de masquage. Le champ d'inspection était rectangulaire et il sous-tendait 6° d'angle

2. Dans la mesure où le sujet décide lui-même de choisir tel ou tel autre contraste comme étant son contraste liminaire.

visuel à 1 m de l'observateur. La luminance moyenne du champ d'inspection ainsi que celle du champ qui l'entourait était de 20 cd/m². D'autres détails sont donnés dans la procédure.

PROCÉDURE

La méthode du choix forcé consiste dans le fait de présenter le stimulus à détecter avec une égale probabilité dans l'un des deux intervalles temporels successifs et marqués par des tops sonores. Le sujet doit désigner l'intervalle où il croit avoir vu le stimulus. Ses réponses donnent lieu à un pourcentage de détections correctes variant entre 50 % et 100 %, en fonction du contraste du stimulus. Cela a été fait pour le stimulus stationnaire ainsi que pour le stimulus modulé en contrephase pour quatre contrastes variant par pas de 2 dB et choisis de sorte qu'ils donnent lieu à des pourcentages de détections correctes variant entre 54 % et 95 %. Sur la courbe psychométrique ainsi obtenue le seuil de détection a été arbitrairement défini comme étant le contraste induisant 82 % de bonnes réponses. Une fois le seuil trouvé, la méthode du choix forcé a été appliquée dans des expériences de sommation *sous-liminaire* et de *masquage*.

Dans le cas de la *sommation sous-liminaire* le stimulus « fond » était présenté avec un contraste donnant lieu soit à 55 %, soit à 70 % de bonnes réponses sur la courbe psychométrique préalablement établie³. Le stimulus-test était présenté en même temps que le stimulus-fond et il était fixé à son contraste liminaire (82 % de bonnes réponses). Les mesures portaient donc sur le pourcentage des bonnes réponses du stimulus composite. A ce sujet une précision importante est nécessaire. Les lois des probabilités montrent que, indépendamment de la sensibilité sensorielle du sujet, la détection de deux stimulus présentés conjointement est plus probable que la détection de l'un des deux lorsqu'il est présenté seul. En effet, étant donné la probabilité p_1 de détecter le stimulus 1 et p_2 la probabilité de détecter le stimulus 2, la probabilité de détecter *au moins* l'un des deux lorsqu'ils sont présentés ensemble peut s'écrire comme étant la réciproque de l'intersection des probabilités de n'en détecter aucun :

$$P_{1,2} = 1 - [(1 - p_1) \times (1 - p_2)] \quad (1)$$

En résolvant cette équation on constate aisément que la probabilité $P_{1,2}$ est plus grande que p_1 et que p_2 . Cela est couramment appelé *sommation des probabilités*. Ainsi toute modification du seuil (du pourcentage des bonnes réponses) en sommation sous-liminaire doit être

3. Cela correspond pour un réseau stationnaire respectivement à des contrastes de 0,0025 et 0,0036 (ou encore à des facteurs de 0,62 et 0,9 fois son seuil) ; pour le réseau modulé temporellement cela correspond respectivement à des contrastes de 0,0009 et 0,0014 (ou encore à des facteurs de 0,56 et 0,88 fois son seuil).

comparée à la sommation des probabilités plutôt qu'au seuil de l'un des deux stimuli lorsqu'il est présenté seul.

Le choix forcé a été appliqué aussi dans la situation de *masquage*. Dans ce cas le stimulus-masque (qui pouvait être stationnaire ou modulé en contrephase) était visible dans les deux intervalles temporels, alors que le stimulus-test était présenté au hasard dans l'un des deux seulement. Ce dernier était toujours fixé à un contraste induisant 82 % de bonnes réponses lorsqu'il était présenté seul. Le stimulus-masque pouvait avoir un contraste de 20 % lorsqu'il était modulé en contrephase (ce qui correspondait à un facteur de 125 fois son propre seuil à 82 % de bonnes réponses) et de 20 % ou 51 % lorsqu'il était stationnaire (ce qui correspondait respectivement à un facteur de 50 et 125 fois son propre seuil à 82 % de bonnes réponses). Seulement les cas où les deux stimuli étaient orthogonaux ont été étudiés.

Dans tous les cas mentionnés chaque pourcentage de bonnes réponses a été calculé à partir d'au moins 100 essais expérimentaux composant une session expérimentale.

RÉSULTATS

MÉTHODE DE L'AJUSTEMENT

Dans toutes les expériences, l'écart type des points de mesure vaut environ 10 % de la moyenne. Les niveaux de signification statistique (*t* de student) donnés plus bas apporteront une information indirecte sur la variabilité des mesures.

EXPÉRIENCES DE MASQUAGE

La figure 1 montre les interactions orientationnelles entre des réseaux stationnaires en vision monoptique et dichoptique pour deux sujets et deux fréquences spatiales.

Les courbes d'accord en situation monoptique pour les réseaux de 0,5 c/deg n'ont pas pu être obtenues pour des raisons mentionnées plus haut. D'une manière générale les courbes d'accord sont très similaires à celles obtenues par Campbell et Kulikowski (1966) avec, peut-être, une seule différence importante : l'effet du masquage est encore significatif à 90° pour les réseaux de 0,5 c/deg ($p < 0,05$ pour le sujet A. F. et $p < 0,01$ pour le sujet A. G.) alors qu'il ne l'est pas pour les réseaux de 4 c/deg. La sélectivité à l'orientation est entièrement préservée en vision dichoptique, ce qui suggère que les interactions ont lieu corticalement.

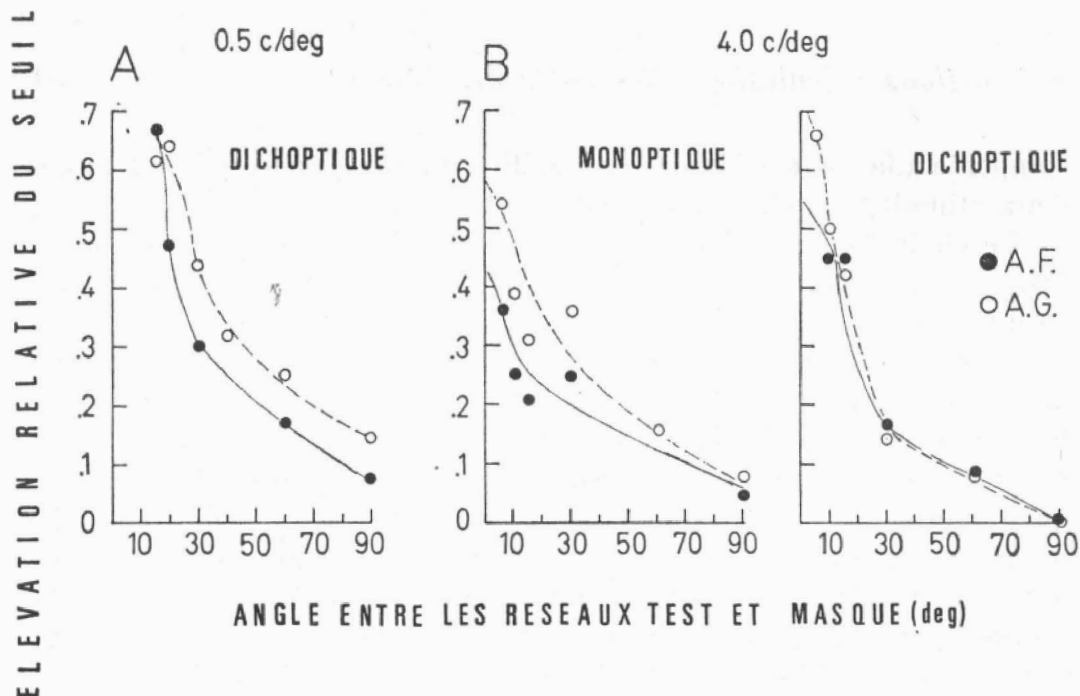


Fig. 1. — Courbes d'accord d'orientation (sujets A. F. et A. G.) pour des réseaux stationnaires à 0,5 c/deg (vision dichoptique ; fig. 1A) et 4 c/deg (vision monoptique et dichoptique ; fig. 1B). L'axe des ordonnées représente l'augmentation relative du seuil en unités-log calculée selon la formule : $\log [\text{Seuil (Test + Masque)}] - \log [\text{Seuil (Test)}]$.

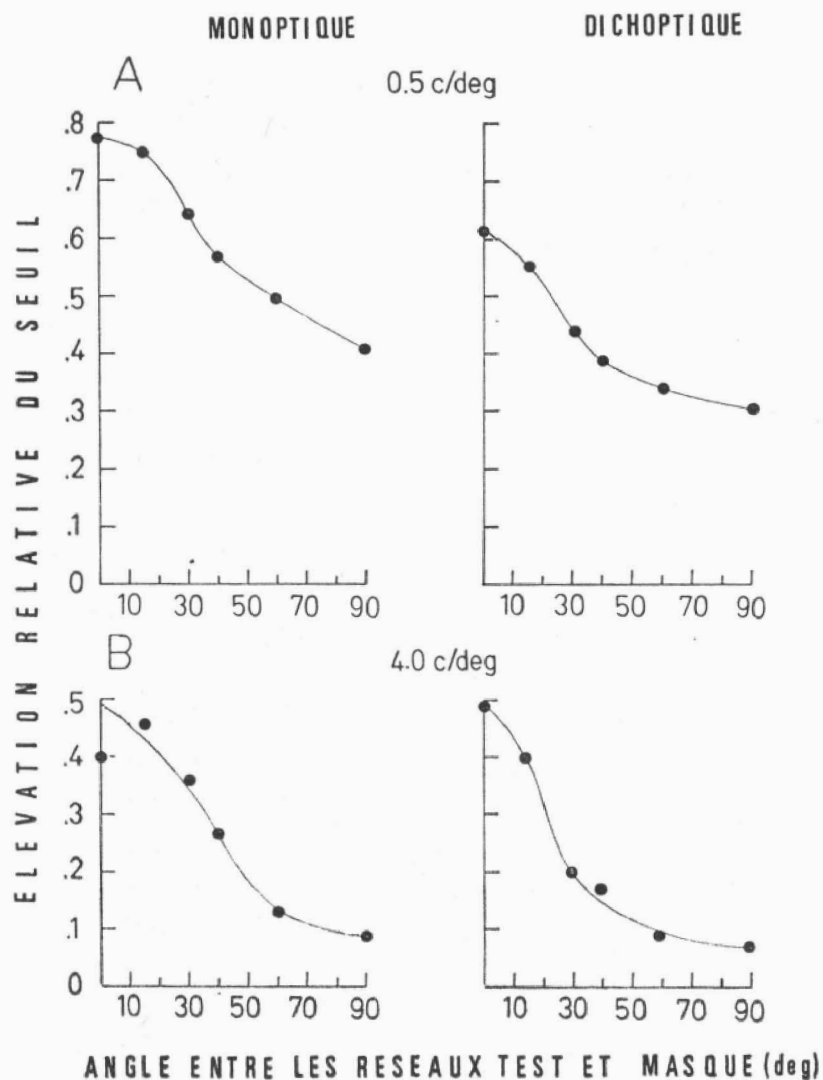


Fig. 2. — Même légende que pour la figure 1 mais avec des réseaux-test et masque en mouvement (sujet A. G.)

La figure 2 présente le même type de données, obtenues cette fois-ci avec des réseaux-test et masque défilant en directions opposées. Il faut noter la très importante élévation du seuil obtenue avec des réseaux orthogonaux de 0,5 c/deg aussi bien en situation monoptique qu'en situation dichoptique ($p < 0,001$). Cet effet à 90° est encore observable pour les réseaux de 4 c/deg ($p < 0,025$ en vision monoptique et $p < 0,05$ en vision dichoptique)⁴ bien qu'il soit relativement diminué.

La figure 3 présente les résultats obtenus en vision monoptique avec des réseaux-test et masque différents pour deux

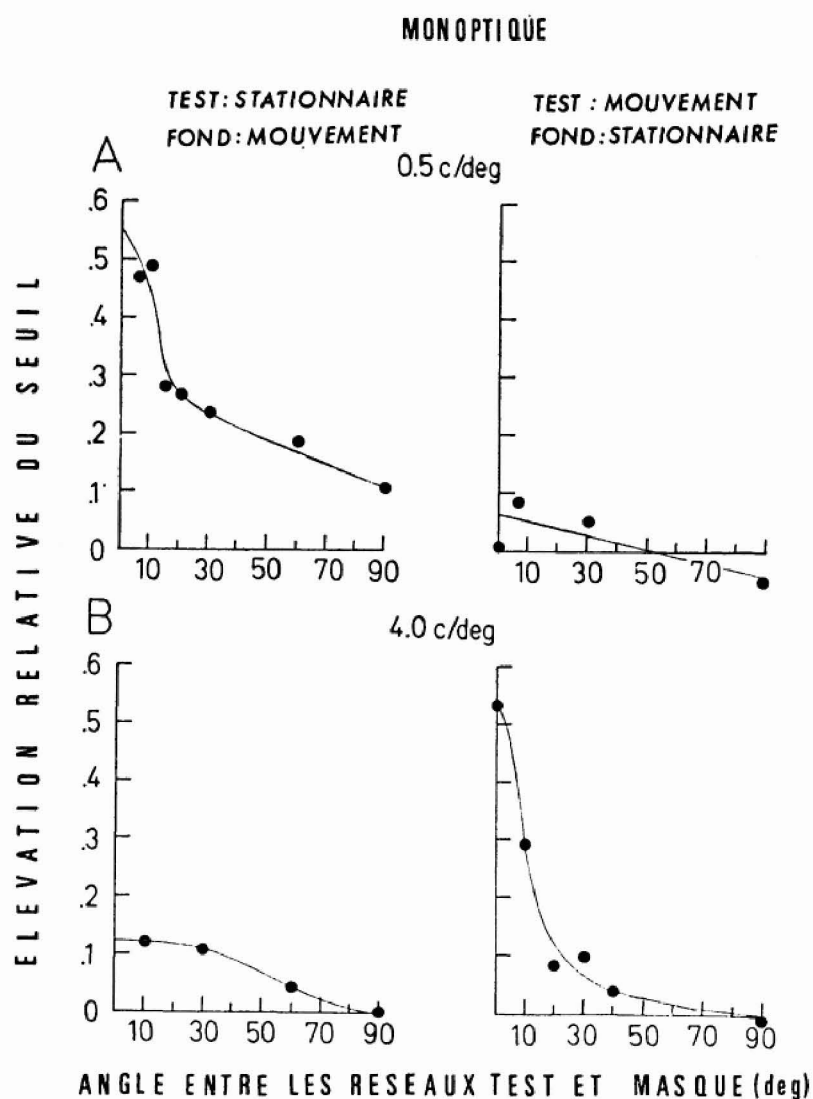


Fig. 3. — Même légende que pour les figures précédentes mais avec des réseaux-test et masque différents. Vision monoptique (sujet A. F.)

4. Il faut noter que la mention des niveaux de signification statistique ne préjuge en rien de l'importance *relative* des effets en question.

fréquences spatiales. La sensibilité à un réseau stationnaire dépend de l'orientation d'un réseau-masque en mouvement seulement à des fréquences spatiales basses (0,5 c/deg) alors que les interactions orientationnelles entre ces deux types de stimulus sont beaucoup moins marquées à 4 c/deg. L'inverse est vrai pour des réseaux-tests en mouvement et des réseaux-masques stationnaires. On peut aussi voir dans cette figure que l'« effet à 90° » est observable lorsque le réseau-masque est en mouvement et a une fréquence spatiale de 0,5 c/deg ($p < 0,05$). Le fait qu'il soit absent à 4 c/deg semble être plutôt une exception à la règle, étant donné l'ensemble des résultats (voir plus loin).

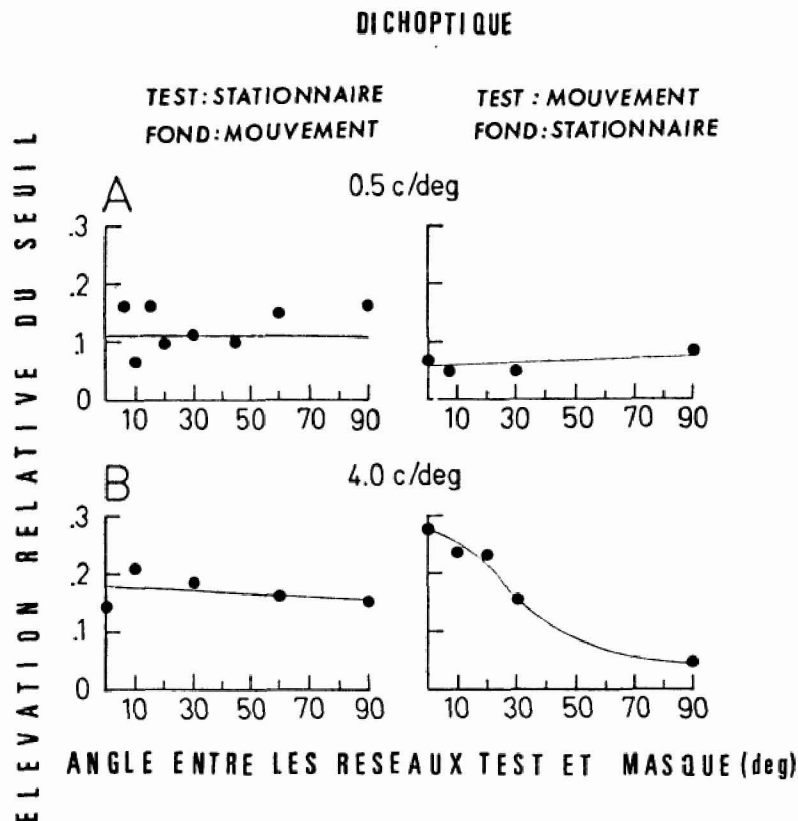


Fig. 4. — Même légende que pour la figure 3 mais en vision dichoptique (sujet A. F.)

Les résultats sont très différents en situation dichoptique (fig. 4) : un effet de masquage est toujours présent quand le stimulus-masque est en mouvement mais il ne semble pas dépendre de l'orientation relative des réseaux (quelle que soit la condition expérimentale).

EXPÉRIENCES DE SOMMATION SOUS-LIMINAIRE

Comme nous l'avons dit plus haut (Introduction), l'interprétation des résultats obtenus en situation de masquage est ambiguë : une même élévation du seuil peut être, selon les cas, le résultat d'un processus *excitateur* ou *inhibiteur*.

La figure 5 présente les interactions observées entre un réseau-test et un réseau-fond sous-liminaire d'orientation identique (0°) ou orthogonale (90°). Les deux réseaux différaient toujours par la modulation temporelle, l'un étant stationnaire et l'autre en mouvement. L'axe des ordonnées représente l'aug-

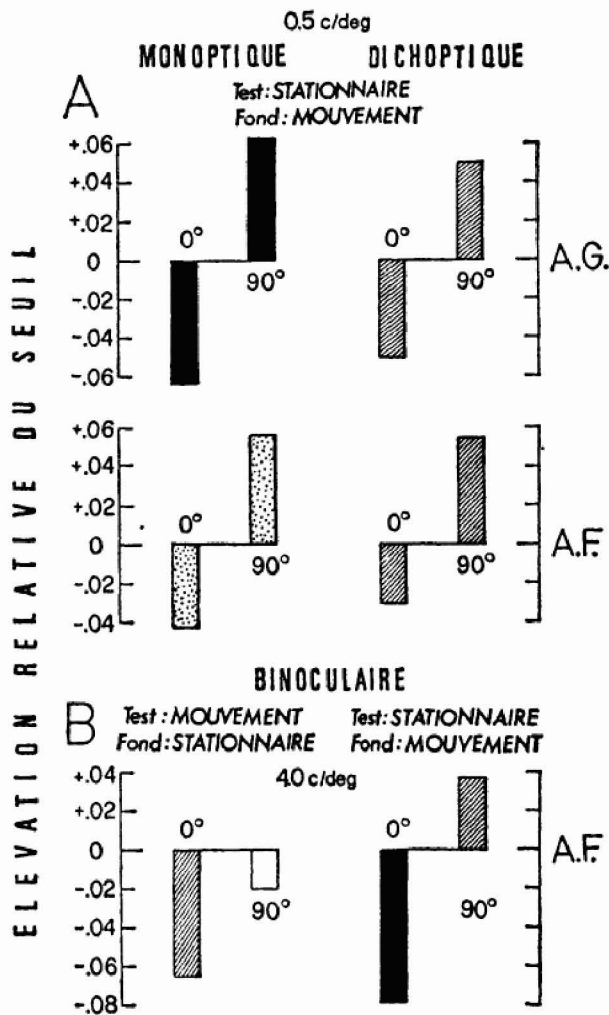


Fig. 5. — Augmentations et diminutions relatives du seuil en situation de sommation sous-liminaire obtenues avec des stimulus-test et fond différents. Les deux stimuli étaient de même orientation (0°) ou ils étaient orthogonaux (90°). La texture des barres indique le niveau de signification statistique des effets mesurés : $0,05 \leq p$, barres vides ; $0,01 \leq p < 0,05$, barres hachurées ; $0,005 \leq p < 0,01$, barres pointillées ; $p < 0,005$, barres noires. Voir texte pour plus de détails.

mentation relative du seuil en unités-log. Avec un paradigme de sommation sous-liminaire le seuil du test peut être diminué par suite d'une *sommation de l'excitation* (unités négatives), ou augmenté du fait d'un processus d'*inhibition* (unités positives). D'une manière générale la figure 5A montre qu'un réseau-fond en mouvement et un réseau-test stationnaire donnent lieu à une sommation lorsque les deux stimulus sont de même orientation, et à une inhibition lorsqu'ils sont orthogonaux. Cela est vrai en vision monoptique ainsi qu'en vision dichoptique pour les deux sujets. Cet effet est observé à 0,5 c/deg (fig. 5A) et à 4 c/deg (fig. 5B, droite ; vision binoculaire). Alors que la sommation est toujours présente lorsque le réseau-fond est stationnaire, aucune inhibition n'est remarquée dans ce cas pour des réseaux orthogonaux (fig. 5B, gauche ; vision binoculaire). Ces résultats restent néanmoins sujets à caution. La technique de l'ajustement ne permettant pas le calcul de la sommation des probabilités (voir équation 1) il ne peut pas être affirmé avec certitude que les effets de sommation reflètent réellement une « sommation de l'excitation ». La technique du choix forcé a été utilisée pour éclaircir davantage ce point.

MÉTHODE DU CHOIX FORCÉ

Ces expériences « contrôle » ont été justifiées par deux raisons principales : i) vérifier que la sommation sous-liminaire obtenue avec des réseaux de même orientation n'est pas tout simplement le résultat d'une sommation de probabilités ; ii) s'assurer que l'« effet à 90° » obtenu en situation de masquage n'est pas attribuable à une variation du critère de réponse du sujet. De plus, la méthode du choix forcé permettait de rendre négligeable une contamination éventuelle des résultats par la connaissance que les sujets avaient des buts expérimentaux poursuivis. D'une manière générale, nous avons voulu confirmer par une méthode dite « objective » ce qui nous semblait être les résultats principaux de cette étude.

La fréquence spatiale choisie (1 c/deg) permettait de prédire des effets inhibiteurs réciproques mais *asymétriques* lorsque les deux stimulus étaient orthogonaux (comparez les « effets à 90° » obtenus avec des réseaux de basse fréquence spatiale dans la figure 1A, 2A et 3A). De plus, le choix d'une modulation en

contrephase permettait de minimiser des artefacts éventuels dus au nystagmus optokinétique.

La figure 6 montre les courbes psychométriques décrivant la sensibilité à un réseau stationnaire (a) et modulé en contrephase à 6 Hz (b). Le seuil de détection a été arbitrairement fixé à 82 % de détection correcte ce qui correspond à un contraste Michelson de 0,004 pour le réseau stationnaire et de 0,0016 pour le réseau modulé en contrephase.

Les prédictions basées sur le modèle de la sommation des probabilités sont applicables telles quelles seulement à partir des données obtenues en situation de détection libre (*signal detection*). Une simple transformation permet le passage d'une fonction psychométrique obtenue en situation de choix forcé à la fonction psychométrique correspondant à la situation de détection libre (voir Pollack, 1961). Une fois cette dérivation faite, les résultats obtenus en situation de sommation sous-liminaire peuvent être directement comparés aux prédictions issues de la sommation des probabilités. L'écart éventuel (positif ou négatif) ainsi obtenu a été rajouté ou retranché du pourcentage considéré arbitrairement comme étant liminaire (82 %). Dans les cas où le stimulus-fond était supraliminaire (masquage)

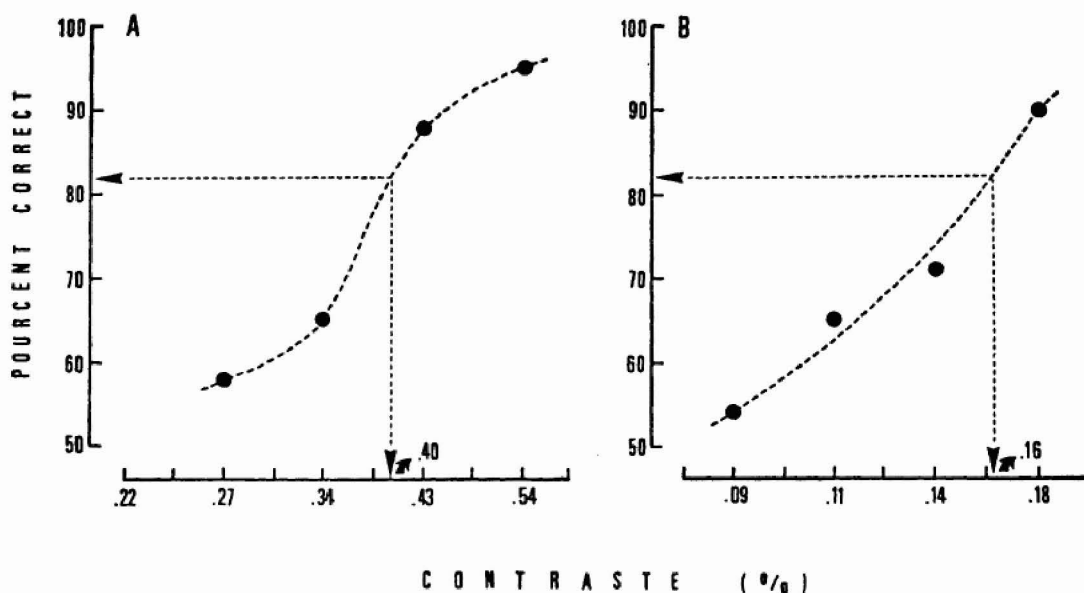


Fig. 6. — Pourcentage de détection correcte (choix forcé) d'un réseau stationnaire (a) et modulé en contrephase (b) en fonction du contraste du stimulus. Deux points voisins sont séparés sur l'axe des abscisses par une atténuation de 2 dB. Chaque pourcentage est calculé sur la base d'au moins 100 essais. Les courbes sont ajustées à la main. Les flèches verticales indiquent le contraste à 82 % de détection correcte (flèches horizontales).

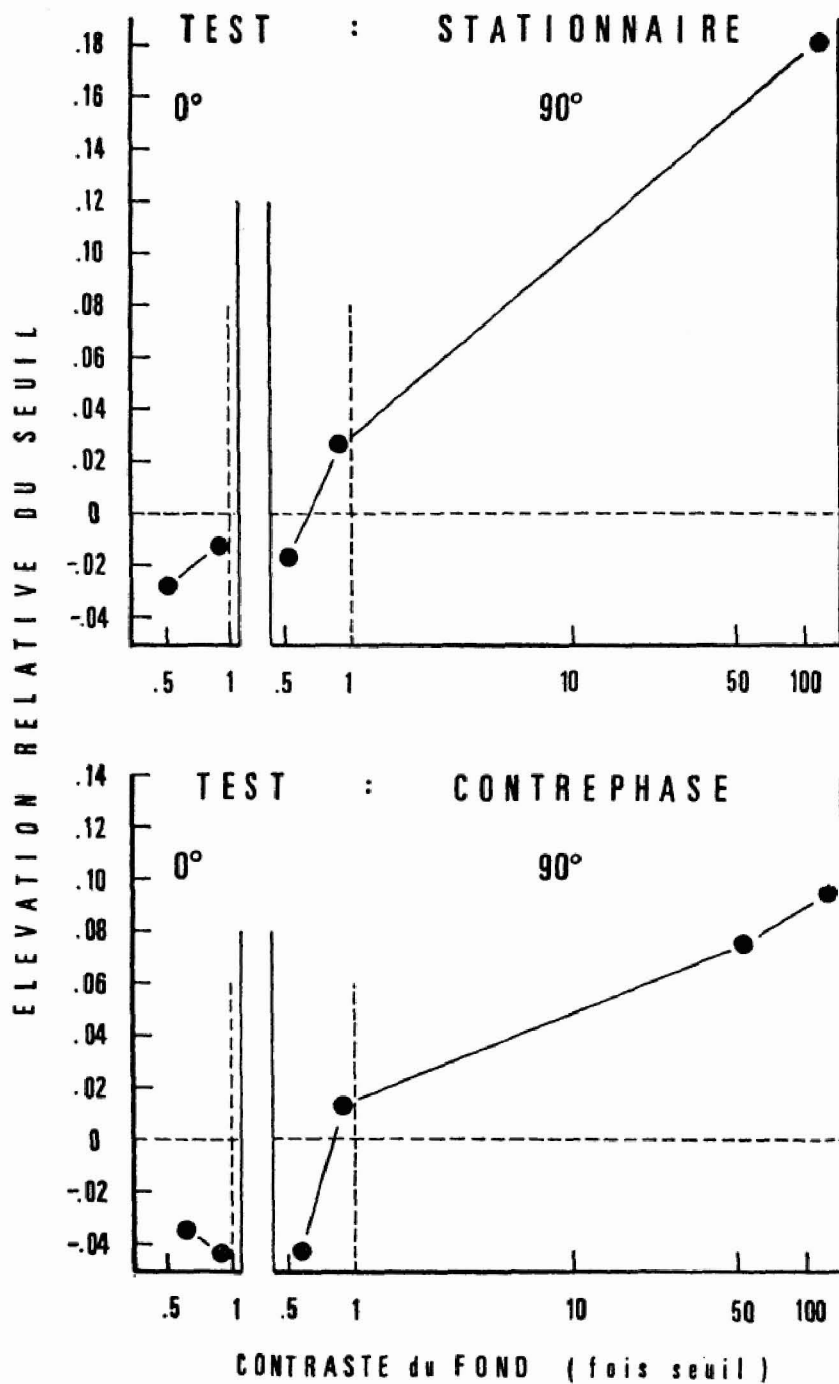


Fig. 7. — Elévation relative du seuil de contraste pour un réseau-test ayant la même orientation que le réseau-fond (0°), ou orthogonal à ce dernier (90°). L'élévation relative du seuil a été déterminée en tenant compte de la sommation des probabilités pour la situation de sommation sous-liminaire (à gauche des lignes verticales discontinues) ou par rapport au seuil du stimulus-test présenté seul (situation de masquage, à droite des lignes verticales discontinues). Chaque point représente l'élévation relative du seuil estimée à 82 % de détection correcte sur la courbe psychométrique. L'ordonnée est la même qu'en figure 5. L'abscisse représente le contraste du réseau-fond donné en nombre de fois son seuil à 82 % de détection correcte. Test stationnaire en haut de la figure ; test modulé en contrephase en bas de la figure.

la sommation des probabilités n'a pas été prise en ligne de compte⁵. En partant du principe que la courbe psychométrique obtenue avec chacun des stimuli ne change pas de pente en présence d'un fond quelconque (voir Nachmias, 1981), les nouveaux seuils de contraste (à 82 % de bonnes réponses) ont pu être estimés pour chacune des conditions expérimentales. La figure 7 représente, comme les figures précédentes, l'augmentation relative du seuil en unités log en fonction du contraste du stimulus-fond représenté sur l'axe des abscisses.

D'une manière générale, les résultats présentés dans la figure 7 confirment les conclusions basées sur les données obtenues avec la méthode de l'ajustement : les interactions entre deux stimuli dont l'un est stationnaire et l'autre est modulé temporellement sont de *type excitateur* lorsqu'ils ont la *même orientation* et de *type inhibiteur* lorsqu'ils sont *orthogonaux*. Une exception est néanmoins observable lorsque le stimulus sous-liminaire et orthogonal est fixé à un contraste très faible (55 % de réponses correctes en situation de choix forcé ; cette condition n'avait pas été étudiée avec la méthode de l'ajustement). Bien que nous n'ayons pas une explication définitive de ce phénomène, il pourrait être suggéré qu'à ces niveaux — très bas — de contraste le traitement de l'orientation n'est pas encore déclenché. Cette hypothèse conduit implicitement à l'idée que le traitement d'une modulation de luminance (contraste) n'est pas obligatoirement synonyme du traitement de l'orientation.

La sommation ayant lieu entre deux réseaux de même orientation est asymétrique : elle est moins marquée pour un réseau-test stationnaire (partie supérieure de la figure), que pour un réseau-test modulé en contrephase (partie inférieure de la figure). Inversement, l'effet inhibiteur induit par un réseau modulé en contrephase est plus prononcé que celui induit par un réseau stationnaire. Cela est vrai aussi bien en sommation sous-liminaire (lorsque le réseau-fond est fixé à un contraste entraînant 70 % de bonnes réponses en situation de choix forcé) qu'en situation de masquage (partie droite de la figure, à droite de la ligne verticale discontinue). Dans ce dernier cas, un réseau modulé

5. L'idée de la sommation des probabilités part du principe que la probabilité de détecter au moins un événement parmi n possibles est plus grande que la probabilité de détecter ce même événement lorsqu'il est présenté seul. Il est évident que ce principe devient irréal du moment où la probabilité de détection d'un (ou plusieurs) de ces événements est égale à 1.

en contrephase et dont le contraste est fixé à 20 % induit un effet inhibiteur à peu près 2,5 fois plus grand qu'un réseau stationnaire ayant le même contraste nominal ; cette asymétrie n'est que légèrement diminuée lorsque les stimuli-masque sont appariés en contraste relatif à leur propre seuil (125 fois leur seuil de contraste à 82 % de détection correcte). D'une façon générale la grandeur des effets excitateurs et inhibiteurs obtenus avec la méthode du choix forcé est très similaire à celle obtenue par la méthode de l'ajustement⁶.

DISCUSSION

Les résultats de cette étude montrent de fortes interactions orientationnelles entre des stimuli stationnaires et des stimuli en mouvement. Les expériences de masquage indiquent que ces interactions sont directement dépendantes de la fréquence spatiale des stimuli, ce qui n'est pas le cas pour des stimuli de même nature (tous les deux stationnaires ou tous les deux en mouvement). L'asymétrie des interactions orientationnelles entre des stimuli différents (voir fig. 3) peut être comprise sous l'hypothèse qu'une élévation du seuil du stimulus-test a lieu quand le stimulus-masque est un stimulus au moins aussi « efficace » que le réseau-test (voir à propos de cette notion d'« efficacité » Kulikowski et Gorea, 1978). En tenant compte de la sensibilité relative aux stimuli que nous avons utilisés (voir Robson, 1966), on peut comprendre dans ce contexte que les interactions orientationnelles entre deux stimuli *différents* ont lieu seulement avec des masques en mouvement pour des fréquences spatiales basses et seulement avec des masques stationnaires pour des fréquences spatiales élevées. Alors que cette pondération des effets masquants pourrait avoir lieu à un niveau périphérique du système visuel, et plus précisément au niveau des populations cellulaires

6. Des expériences contrôle ont montré que le seuil d'ajustement du sujet A. G. correspond à à peu près 88 % de détection correcte sur la fonction psychométrique. 80 % du seuil de contraste obtenu par la méthode de l'ajustement (voir « Méthode de l'ajustement ») correspond donc à un pourcentage de détection correcte de 67 % pour le réseau stationnaire et de 72 % pour le réseau modulé en contrephase. Ces valeurs sont très proches des 70 % de détection correcte qui ont été choisis pour être l'un des deux niveaux du stimulus sous-liminaire utilisé avec la méthode du choix forcé.

de type -X et -Y (voir Lennie, 1980), leur sélectivité à l'orientation est vraisemblablement d'origine corticale.

De plus, le fait que les interactions orientationnelles entre des stimuli de même nature (tous les deux stationnaires ou tous les deux modulés temporellement) sont très similaires aux interactions orientationnelles entre des stimuli de nature différente (modulés et non modulés temporellement), suggère que les sorties éventuellement distinctes au niveau périphérique des populations X et Y convergent au niveau cortical. L'hypothèse d'une telle convergence est appuyée par les résultats concernant la sommation sous-liminaire entre des réseaux stationnaires et des réseaux modulés temporellement de même orientation. Ces interactions de type facilitateur indiquent fortement que la dichotomie « tonique-phasique » est beaucoup moins évidente au niveau cortical qu'au niveau périphérique. Cette conclusion est par ailleurs cohérente avec tout un ensemble de données anatomophysiologiques indiquant d'une part la grande dispersion des projections corticales des cellules Y (voir Lennie, 1980) et, d'autre part, le traitement conjoint de la forme et du mouvement par certaines cellules corticales (Poggio *et al.*, 1977).

Un autre fait important mis en évidence par nos résultats et déjà mentionné précédemment (Gorea, 1979 ; Gorea et Bonnet, 1979 ; Burbeck et Kelly, 1980) concerne les interactions entre deux réseaux orthogonaux. Les résultats obtenus aussi bien avec un paradigme de sommation sous-liminaire qu'avec un paradigme de masquage, quelle que soit la méthode expérimentale utilisée (ajustement ou choix forcé), suggèrent les conclusions suivantes : un stimulus modulé temporellement élève invariablement le seuil d'un stimulus-test orthogonal, quelle que soit la nature de ce dernier (modulé ou non temporellement). Cet effet est observable lorsque le stimulus-fond est stationnaire seulement pour des fréquences spatiales basses. Même dans ce cas l'effet est beaucoup moins accentué que lorsque le stimulus-fond est modulé temporellement. Les expériences de sommation sous-liminaire indiquent que l'« effet à 90° » est de nature inhibitrice. L'asymétrie des interactions entre des réseaux orthogonaux, ainsi que leur nature nous semblent suggérer une caractéristique importante du traitement visuel. En effet, si deux stimuli de même nature se facilitent réciproquement lorsqu'ils ont la même orientation, ils s'inhibent mutuellement lorsqu'ils sont orthogonaux. L'existence de deux processus opposés rendant compte

des interactions orientationnelles peut jouer dans le sens d'une *augmentation* de la sélectivité à l'orientation. Alors que la facilitation entre des réseaux de même orientation est nécessairement présente, que les stimuli soient tous les deux stationnaires ou tous les deux modulés temporellement, les effets inhibiteurs sont beaucoup plus marqués lorsque le stimulus « fond » est modulé temporellement. Si l'on admet donc que l'inhibition joue un rôle lié à une augmentation de la sélectivité à l'orientation, on doit aussi admettre que les mécanismes sensibles à une modulation temporelle (mécanismes de type « phasique ») ont une meilleure sélectivité orientationnelle que les mécanismes sensibles à la modulation spatiale (mécanismes de type « tonique »). Notre conclusion est donc opposée à celle de Sharpe et Tolhurst (1974) qui suggéraient une moindre sélectivité orientationnelle des mécanismes phasiques.

Cette interprétation concernant le rôle sélectif de l'inhibition est congruante avec un certain nombre de données électrophysiologiques qui montrent que l'inhibition intracorticale est un facteur fondamental dans la sélectivité cellulaire à l'orientation (Sillito, 1977 ; Tsumoto *et al.*, 1979 ; Morrone *et al.*, 1980).

Les résultats que nous avons obtenus en vision dichoptique et particulièrement ceux indiquant un manque d'interactions orientationnelles entre des stimuli différents sont plus difficiles à interpréter. D'une façon générale les expériences de sommation sous-liminaire en vision dichoptique semblent montrer que la sélectivité orientationnelle entre des stimuli différents pourrait encore subsister, mais que dans ce cas elle serait particulièrement due au processus inhibiteur (lui-même sélectif à l'orientation). Cela voudrait dire que la modulation temporelle est un paramètre nécessaire à la préservation d'une sélectivité orientationnelle dichoptique entre des stimuli de nature différente.

Les résultats de cette étude portent sur les interactions orientationnelles entre des stimuli stationnaires et des stimuli modulés temporellement. Ils suggèrent que :

- I. Ces interactions sont corticales ;
- II. Leur grandeur est le résultat d'une pondération faite par le système visuel dépendant des caractéristiques spatio-temporelles des stimuli ;
- III. Des réseaux stationnaires et modulés temporellement se facilitent réciproquement ce qui indique un traitement commun

(au moins partiellement) de la forme et du mouvement au niveau cortical ;

IV. Grâce à des voies intracorticales de type inhibiteur un stimulus modulé temporellement pourrait améliorer (plutôt que dégrader) la sélectivité orientationnelle du système visuel.

RÉSUMÉ

Nous montrons que pour des fréquences spatiales basses des réseaux en mouvement ayant un contraste élevé masquent des réseaux stationnaires, alors que pour des fréquences spatiales élevées des réseaux stationnaires masquent des réseaux en mouvement. Ces interactions sont sélectives à l'orientation : l'effet de masquage décroît lorsque l'angle entre le réseau-masque et le réseau-test croît. Les effets orientationnels sont fortement atténués en vision dichoptique. Des expériences de sommation sous-liminaire montrent que les interactions orientationnelles entre les réseaux stationnaires et les réseaux en mouvement ont lieu même dans les conditions expérimentales où la méthode du masquage ne les met pas en évidence. D'une manière générale les interactions sous- et supraliminaires entre deux réseaux orthogonaux dont l'un est stationnaire et l'autre est modulé temporellement sont fortement asymétriques : un réseau-test stationnaire est inhibé par un réseau modulé temporellement, alors que la réciproque n'est vraie que dans certaines conditions expérimentales et dans une bien moindre mesure. De plus, les interactions sous-liminaires entre des réseaux stationnaires et modulés temporellement de même orientation sont toujours de type facilitateur ; cela suggère que les mécanismes toniques et phasiques partagent partiellement un même stage de traitement de l'information.

Mots clefs : fréquences spatiales, effets de masquage, sensibilité au contraste.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAKEMORE (C.), CARPENTIER (R. H. S.), GEORGESON (M. A.) — Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system, *Nature*, 1970, 228, 37-39.
- BREITMEYER (B. G.) — Disinhibition in metacontrast masking of Vernier acuity targets : sustained channels inhibit transient channels, *Vision Research*, 1978, 18, 1401-1405.
- BREITMEYER (B. G.), GANZ (L.) — Temporal studies with flashed gratings : inference about human transient and sustained channels, *Vision Research*, 1977, 17, 861-866.
- BURBECK (C.), KELLY (D. H.) — Retinal mechanisms inferred from measurements of threshold sensitivity vs supra-threshold orthogonal mask contrast. Paper presented at the *Recent Advances in Vision Conference*, Sarasota, Etats-Unis, 1980.

- CAMPBELL (F. W.), KULIKOWSKI (J. J.) — Orientational selectivity of the human visual system, *Journal of Physiology*, 1966, 187, 437-445.
- ENROTH-CUGELL (C.), ROBSON (J. G.) — The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat, *Journal of Physiology*, 1966, 187, 517-552.
- FIorentini (A.) — Mach band phenomena, in D. JAMESON, L. M. HURVICH (Edit.), *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/4 : *Visual Psychophysics*, New York, Springer-Verlag, 1972, 188-201.
- GOREA (A.) — Asymmetric inhibition between flicker and movement, Paper presented at the 2nd European Conference on Visual Perception, Noordwijkerhout, Holland, 1979.
- GOREA (A.), BONNET (C.) — Inhibition between transient and sustained mechanisms : some new psychophysical evidence, *Experimental Brain Research*, 1979, 36, Supplement R12.
- GRÜNAU (M. W. von) — Dissociation and interaction of form and motion information in the human visual system, *Vision Research*, 1978, 18, 1485-1489.
- HOEKSTRA (J.), Van der GOOT (D. P. J.), Van der BRINK (G.), BILSEN (F. A.) — The influence of the number of cycles upon the visual contrast threshold for spatial sine-wave patterns, *Vision Research*, 1974, 14, 365-368.
- HUBEL (D. H.), WIESEL (T. N.) — Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex, *Journal of Physiology*, 1962, 160, 105-154.
- HUBEL (D. H.), WIESEL (T. N.) — Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *Journal of Physiology*, 1968, 195, 215-243.
- KULIKOWSKI (J. J.), ABADI (R.), KING-SMITH (P. E.) — Orientational selectivity of grating and line detectors in human vision, *Vision Research*, 1973, 13, 1479-1486.
- KULIKOWSKI (J. J.), GOREA (A.) — Complete adaptation to patterned stimuli : a necessary and sufficient condition for Weber's law for contrast, *Vision Research*, 1978, 18, 1223-1227.
- KULIKOWSKI (J. J.), KING-SMITH (P. E.) — Spatial arrangement for line, edge and grating detectors revealed by subthreshold summation, *Vision Research*, 1973, 13, 1455-1478.
- LEGGE (G. L.) — Sustained and transient mechanisms in human vision : temporal and spatial properties, *Vision Research*, 1978, 18, 69-81.
- LENNIE (P.) — Parallel visual pathways : a review, *Vision Research*, 1980, 20, 561-594.
- LEVINSON (E.), SEKULER (R.) — The independence of channels in human vision selective for direction of movement, *Journal of Physiology*, 1975, 250, 347-366.
- MORRONE (C.), BURR (D. C.), MAFFEI (L.) — Intra-cortical inhibition prevents simple cells from responding to textural visual patterns, Paper presented at the Annual General Meeting, European Brain and Behavior Society, Louvain, 1980.
- NACHMIAS (J.) — On the psychometric function for contrast detection, *Vision Research*, 1981, 21, 215-224.
- POGGIO (G. F.), DOTY (R. W.) Jr., TALBOT (W. H.) — Foveal striate cortex of behaving monkey : single neuron responses to square-wave gratings during fixation of gaze, *Journal of Neurophysiology*, 1977, 40, 1369-1391.
- POLLACK (I.) — On the combination of intensity and frequency differences in auditory discrimination, *Journal of Acoustical Society of America*, 1961, 33, 1141-1142.

- ROBSON (J. G.) — Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the visual system, *Journal of Optical Society of America*, 1966, *56*, 1141-1142.
- SHARPE (C. R.), TOLHURST (D. J.) — The effects of temporal modulation on the orientation channels of the human visual system, *Perception*, 1974, *3*, 23-29.
- SILLITO (A. M.) — Inhibitory processes underlying the directional specificity of simple, complex and hypercomplex cells in the cat's visual cortex, *Journal of Physiology*, 1977, *271*, 699-720.
- TSUMOTO (T.), ECKART (W.), CREUTZFELDT (O. D.) — Modification of orientation sensitivity of cat visual cortex neurons by removal of GABA-mediated inhibition, *Experimental Brain Research*, 1979, *34*, 351-363.
- WATSON (A. B.) — Probability summation over time, *Vision Research*, 1979, *19*, 515-522.
- ZEKI (S. M.) — Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex, *Journal of Physiology*, 1978, *277*, 273-290.

(Accepté le 23 novembre 1981.)