



HAL
open science

Perception de la 3D et estimation du temps chez les patients cérébro-lésés

Marie de Montalembert

► **To cite this version:**

Marie de Montalembert. Perception de la 3D et estimation du temps chez les patients cérébro-lésés. Psychologie. Université Paris Descartes - Paris V, 2010. Français. NNT: . tel-01392605

HAL Id: tel-01392605

<https://hal.science/tel-01392605>

Submitted on 4 Nov 2016

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

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

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PARIS DESCARTES
PSYCHOLOGIE COGNITIVE

ED 261 : Cognition, Comportement, Conduites Humaines

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS DESCARTES

Perception de la 3D et estimation du temps chez les patients cérébro-lésés

Présentée par

MARIE DE MONTALEMBERT

Soutenue le 26 Novembre 2010

Directeur de thèse Pascal Mamassian

Rapporteurs Anne Giersch Christian Marendaz

Examineurs Paolo Bartolomeo Sylvie Chokron

Christian Lorenzi Florian Waszak

**Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158)
Université Paris Descartes**

Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'une Allocation de Recherche de la Région Ile de France (NeRF, Neuropôle de Recherche Francilien / INSERM), au sein de l'équipe Vision du Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158, Université Paris Descartes).

RESUME

Perception de la 3D et estimation du temps chez les patients cérébro-lésés

Les études physiologiques et neuropsychologiques chez l'homme ont permis de rendre compte, en partie, du rôle essentiel que joue le carrefour anatomique temporo-pariétal et notamment le lobe pariétal, dans la cognition. Celui-ci est en effet connu pour être impliqué aussi bien dans des tâches d'analyse visuo-perceptive que dans le jugement d'événements temporels. Néanmoins, du fait de la complexité des mécanismes traités par ces structures anatomiques, leur rôle exact reste encore mystérieux. Le but de cette thèse est d'allier à la méthodologie psychophysique les données issues de patients cérébro-lésés lors de tâches de perception 3D d'une part et, d'autre part, d'estimation temporelle. La première partie de cette thèse vise à faire un état des lieux des connaissances actuelles sur le rôle du cortex pariétal dans la perception de la profondeur et du temps, et les liens entre ces deux dimensions et la neuropsychologie de patients cérébro-lésés. La deuxième partie – expérimentale – de la thèse a comme objectif d'apporter des éléments quantitatifs nouveaux à cet état des lieux. Les trois premiers travaux sont réalisés chez des patients cérébro-lésés pariétaux (avec ou sans négligence spatiale) et visent à étudier la manière dont ils perçoivent certains indices monoculaires, l'ombre dans un premier temps, la perspective linéaire dans un deuxième temps. La dernière étude a pour cadre la problématique de la perception temporelle chez le même type de patients, mais aussi chez des patients schizophrènes, chez qui l'on retrouve fréquemment un trouble de l'estimation des durées. Les résultats de ces études, lésionnelles et psychophysiques, confirment le rôle prépondérant du cortex pariétal dans l'intégration des indices de profondeur et ce pour différents niveaux de traitements – basiques, dans le cadre de la perspective linéaire et plus complexes, avec l'abstraction de la position de la source lumineuse dans le cas de l'ombre. Par ailleurs, notre dernière étude nous permet de rendre compte de l'implication de cette région cérébrale au cours d'une tâche de jugement temporel. Les patients pariétaux droits présentent un trouble spécifique lié au déroulement temporel d'une tâche. Enfin, nous présentons de nouveaux arguments en faveur d'un trouble du désengagement de l'attention (du côté ipsi vers le côté controlésionnel) chez les patients négligents, à la fois pour des tâches spatiales et temporelles. La double approche méthodologique utilisée dans les études présentées dans cette thèse renforce, et apporte de nouveaux éléments, concernant les connaissances sur le rôle du cortex pariétal dans la perception de la profondeur, de manière spécifique pour certains indices, et dans l'estimation des durées.

Mots clés : perception visuelle ; perception de la profondeur ; estimation temporelle ; négligence spatiale unilatérale ; schizophrénie.

Abstract

3D perception and time estimation in brain damaged patients

Physiological and neuropsychological studies in humans have helped to account, in part, for the essential role played by the temporo-parietal junction, including the parietal lobe, in cognition. It is indeed known to be involved in visual-analysis tasks and in the analysis of temporal events. However, because of the complexity of mechanisms addressed by these anatomical structures, their exact role remains mysterious. The aim of this thesis is to combine the psychophysical methodology to the data from brain damaged patients in 3D perception tasks on the one hand and, in temporal estimation on the other hand. The first part of this thesis aims to make an inventory of current knowledge on the role of the parietal cortex in the perception of depth and time, and the links between these two dimensions and the neuropsychology of brain damaged patients. The second part – experimental – of this thesis is intended to provide new quantitative results to this review. The first three studies are performed on patients with parietal brain damage (with or without spatial neglect) and aim to explore how they perceive some monocular depth cues, such as the shadow in a first study and linear perspective in two others studies. The final study is part of the problem of time perception with the same type of patients but also with schizophrenic patients, who often present a disorder of temporal estimation. The results of these lesional and psychophysical studies confirm the predominant role of the parietal cortex in the integration of depth cues, and for different levels of treatment – basic, for the linear perspective, and more complex with the abstraction of the light source position in the case of the shadow. Moreover, our last study allows us to account for the involvement of this brain region during a temporal task. Right parietal brain damaged patients present a specific disorder associated with the estimation of time duration. Finally, we present arguments in favor of a trouble for disengaging attention from the ipsilesional side in neglect patients for spatial and temporal tasks. This dual methodological approach used in the studies presented in this thesis strengthens, and provides new evidence, for understanding the role of the parietal cortex in depth perception, specifically for certain clues, and for the estimated duration of two events.

Key words: visual perception; depth perception; time estimation; spatial neglect; schizophrenia.

REMERCIEMENTS

Cette thèse est le fruit d'un travail collectif et elle représente à mes yeux trois années de rencontres et d'échanges, de découvertes scientifiques et amicales. Ces trois ans ont été l'occasion d'un long et précieux voyage et avant d'entamer la longue (et bien sûre incomplète) liste des personnes qui m'ont aidé à effectuer cette traversée, je souhaiterais en premier lieu remercier vivement, chaleureusement, le capitaine, mon directeur de thèse, Pascal Mamassian. Depuis cinq ans maintenant qu'il m'a accordé sa confiance, pas un seul jour ne s'est passé sans que je lui sois reconnaissante du soutien qu'il m'a offert. C'est un guide exceptionnel dont les connaissances et le savoir, la gentillesse et le sourire n'ont cessé d'être pour moi source d'émerveillement. Tenter de résumer le quart de la moitié du commencement de tout ce qu'il m'a appris prendrait une autre thèse. Merci Pascal.

Pour effectuer un si long voyage il faut être préparé, et c'est grâce au soutien financier de la Région Ile de France et du Neuropôle de Recherche Francilien (NeRF / INSERM) que j'ai pu naviguer sur des eaux calmes.

Merci aux membres de mon jury –et plus particulièrement aux deux rapporteurs : Paolo Bartolomeo, Sylvie Chokron, Anne Giersch, Christian Lorenzi, Christian Marendaz et Florian Waszak. Ils me font l'honneur de juger mon travail et je suis très heureuse qu'ils aient accepté d'être présents à ma soutenance.

Merci à Sylvie Tordjman, Olivier Bonnot et l'équipe du service de pédopsychiatrie de la Salpêtrière, Nathalie Coulon et Jacques-Henri Guignard à Rennes, c'est grâce à eux que j'ai pu réaliser la dernière étude de cette thèse chez les patients schizophrènes. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma gratitude pour la confiance qu'ils m'ont donnée, me permettant de tester tous les patients dans les meilleures conditions qu'il soit.

Ce voyage de 3 ans a été l'occasion d'échanger et de partager, connaissances scientifiques et savoirs de toutes sortes, avec les membres du Laboratoire Psychologie de la Perception et plus particulièrement de l'équipe Vision du LPP. Merci à eux de nous permettre de rencontrer des personnalités scientifiques exceptionnelles et d'assister à de formidables échanges. Le LPP a été ma maison pendant cinq ans – en comptant mon master 1 et 2 –, source de découvertes infinies. Merci aussi à l'équipe administrative et technique du labo, leur efficacité a réussi à résoudre tous les casse-têtes quotidiens. Merci à Karin Badt pour les cours d'anglais au LPP, une respiration nécessaire, une bouffée d'oxygène philosophique et théâtrale.

Merci à mes compagnons de voyage, à savoir la Mamassian'Team, les anciens et les nouveaux, mais en particulier : Simon Barthelmé, Adrien Chopin, Thomas Otto et Marina Zannoli ; j'ai aimé partager avec eux des jours et des nuits, les plages de Floride et les piñas coladas, les discussions sans queue ni tête, et même les gabors, la transparence et la rivalité binoculaire... Votre richesse scientifique et amicale est un bonheur.

Merci à mes relectrices, Marine Ardoint, Zoé Ogeret et Marina Zannoli ; les chapitres de cette thèse avec fautes sont ceux que je ne leur ai pas donnés à relecture; Elles ont été précises, rapides et efficaces et ont effectué leurs corrections avec une bonne humeur incroyable.

Merci à Adrien, Karima, Marina et Zoé qui m'ont nourrie et ont régalié mes papilles, plus particulièrement dans les derniers mois de thèse, vous avez apporté le carburant nécessaire à la touche finale de cette thèse.

Dès le début de cette thèse, il était clair pour moi que la clinique allait m'accompagner, parce que le contact avec les patients est un apprentissage quotidien précieux. C'est à la Pitié Salpêtrière que j'ai pu exercer le métier de psychologue qui m'est si cher et tester la majorité de mes patients. Je voudrais remercier ici ma collègue Marisa Denos ; elle n'a pas dû voir un patient vasculaire avec négligence

spatiale depuis au moins 3 ans, me permettant de les prendre en charge dès leur arrivée dans le service, merci de ta générosité et pour la dose quotidienne de caféine et de chocolat. Merci aussi à mon chef de service, le Pr. Michel Baulac, pour la liberté qu'il laisse à ses psychologues.

Le manuscrit de thèse que vous tenez entre les mains est, bien sûr, le résultat visible de trois ans passés au LPP, mais c'est bien plus en amont qu'il faut aller rechercher son origine. Merci à Yvan Feneche pour le merveilleux professeur qu'il est –Pascal, même si je n'ai pas appris à résoudre une équation différentielle en 2^{ème} année de maternelle, sache que c'est lui qui m'a appris tout ce que je sais en maths ; à la même époque, Tony Brachet m'a fait découvrir Kojeve et Liszt, quelques notes de bonheur supplémentaire. Un peu plus tard, Sylvie Chevret m'a appris « que ce n'est pas le but qui compte, c'est le chemin », c'est elle qui m'a permis d'avancer lorsque le but s'est estompé; sa générosité est sans limite, infiniment merci. La rigueur scientifique de Stéphanie Dubal m'a sans aucun doute donné le goût de la recherche ; le mois passé à ses côtés a été d'un enrichissement considérable. Merci à tous mes anciens maîtres de stage – Didier Maillet, Marisa Denos, Sylvie Chokron et Laurent Auclair - qui ont su avec finesse et délicatesse me donner des bases fondamentales pour ma pratique clinique ; un merci tout particulier à Laurent Auclair, avec qui j'ai eu grand plaisir à travailler, et à collaborer lors de la première étude de cette thèse.

Merci à tou(te)s mes ami(e)s, qui malgré ma présence parfois sporadique, ont toujours été présents. Je ne peux tous les citer ici mais mes pensées affectueuses les entourent. Merci aux trois « mousquetaires de la neuropsychologie » : Clotilde Arnaud, Roxane Lopez et Céline Toussaint – nos réunions / discussions / échanges sont toujours de grands moments de bonheur ; un very big special thanks à Dominique Cazin, pour « tout » : les discussions passionnées et passionnantes, ta présence, ta confiance et ton écoute ; Karima Mersad pour ton inestimable et précieux soutien, surtout dans les derniers mois de thèse, pour les innombrables cafés que tu m'as offert et les délicieuses tartes au citron, je n'aurais pu compter meilleure alliée de fin de thèse; Marie-Astrid Philippart, pour toutes nos divagations, pour l'Espagne et la Bourgogne, les cavalcades et les sourires, l'amitié partagée ; Marine Ardoit, pour m'avoir motivée pendant trois ans, les longues traversées Parisiennes à Noël et m'avoir fait rêver par tes voyages extraordinaires ; Irène Fasiello pour toute l'Italie et les soirées cosmopolites chez toi, et parce que pendant deux ans tu as été mon point de mire dans la salle des doctorants ! Peggy Gerardin, pour ton immense générosité et ton sourire... j'espère avoir été une digne « héritière » du Polo Mint !

Merci à mes parents, d'avoir été là, d'être là, tout simplement ; se sont les pierres angulaires de ma vie et sur lesquelles je sais pouvoir me reposer. Ils sont un exemple pour moi, une source de fierté de tous les jours, une dose de confiance dans l'avenir. Merci à mes frères, Pierre et Emmanuel, pour la richesse de leurs échanges et même si j'arrive (très) rarement à tout comprendre de leurs discussions je leur suis reconnaissant de m'y faire participer.

Pas de voyage sans but, pas de thèse sans expériences, pas de manip's sans participants... tous les mercis du monde aux sujets contrôlés, mais aussi (et surtout) aux patients cérébro-lésés et aux patients schizophrènes, qui ont accepté de passer de longues minutes / heures devant mes protocoles expérimentaux. Je sais tout ce que cela demande comme courage et abnégation, je les remercie en conséquence !

En dernier lieu, je voudrais, une fois encore, remercier Pascal. Il a permis que ces trois années soient une merveilleuse et fantastique traversée que je n'ai pas vu passer et que je vais quitter avec un million de souvenirs et de connaissances supplémentaires, grâce à lui. Merci pour ces centaines d'heures passées à m'enseigner (entre autres !) Matlab et la programmation, les mathématiques et la psychophysique, ton immense culture et ta passion de la recherche. Merci pour ta patience (infinie) et ton (ahurissante) disponibilité, week-ends et soirs compris. Sache que ces remerciements ne sont que le pâle reflet de toute la reconnaissance et de toute l'admiration que j'éprouve pour le fantastique et génial directeur de thèse que tu es.

SOMMAIRE

Résumé	v
Abstract.....	vi
Remerciements.....	vii
Sommaire	ix
Chapitre 1 Introduction générale	1
Chapitre 2 Lésions du cortex pariétal : Le cas de la Négligence Spatiale Unilatérale	5
I. Principes fondamentaux de la physiologie visuelle.....	5
A. <i>Le cortex visuel primaire</i>	7
B. <i>Les voies visuelles</i>	9
1. <i>Éléments anatomiques</i>	9
2. <i>Éléments neuropsychologiques</i>	11
II. Le lobe pariétal : éléments anatomiques.....	13
III. Lésions du lobe pariétal	14
IV. La négligence spatiale unilatérale (NSU).....	16
A. <i>Éléments cliniques et tests neuropsychologiques</i>	16
B. <i>Localisations cérébrales de la NSU</i>	17
C. <i>Approches sémiologiques de la NSU</i>	21
1. <i>Négligence spatiale unilatérale et représentation mentale</i>	21
2. <i>Négligence spatiale unilatérale et orientation de l'attention</i>	23
Chapitre 3 Perception de la profondeur : Données anatomiques, physiologiques et lésionnelles	27
I. Perception de la profondeur (ou perception tridimensionnelle, 3D).....	27
A. <i>Contexte historique psychologique de la perception 3D et indices de profondeur</i>	27
B. <i>Étude d'un indice binoculaire de perception 3D : l'exemple de la disparité binoculaire</i>	30
C. <i>Étude d'un indice monoculaire de perception de la profondeur : l'ombre portée</i>	31
II. Intégration des indices de profondeur	34
A. <i>Représentation intégrée de l'orientation d'une surface en profondeur</i>	35
B. <i>Combinaison de deux indices de profondeur</i>	36
III. Cas princeps d'une perte de vision en profondeur.....	39
IV. Conclusions des études psychophysiques et physiologiques sur la perception 3D ..	40
Chapitre 4 La perception temporelle : Modèles théoriques et neurobiologiques... 43	
I. Temps et philosophie	43
II. Mesures du temps, méthodologies expérimentales.....	45
A. <i>Paradigmes de mesure du temps</i>	45
1. <i>Temps prospectif versus rétrospectif</i>	45
2. <i>Méthodes spécifiques d'investigation</i>	46
III. Modèles théoriques	47
A. <i>Modèles de l'horloge interne</i>	47
1. <i>Modèle originel de l'horloge interne</i>	47
2. <i>Modèle du temps scalaire</i>	48
3. <i>Loi de Weber</i>	50
B. <i>Modèles sans horloge interne</i>	51

IV. Perception de la simultanéité	52
V. Approche neurobiologique de la perception temporelle	54
A. <i>Éléments pharmacologiques et perception temporelle</i>	<i>54</i>
1. <i>Modulation dopaminergique</i>	<i>54</i>
2. <i>Modulations glutaminergiques et noradrénergiques</i>	<i>56</i>
B. <i>Localisations cérébrales</i>	<i>57</i>
1. <i>Le cervelet.....</i>	<i>57</i>
2. <i>Le cortex pariétal</i>	<i>58</i>
Chapitre 5 La perception de l'ombre	63
I. Définitions de l'ombre	63
II. Orientation de la source lumineuse	66
A. <i>Biais pour l'orientation de la source lumineuse</i>	<i>68</i>
III. Le « Polo Mint » stimulus	71
IV. « Polo Mint » et Négligence Spatiale Unilatérale.....	74
A. <i>Préambule.....</i>	<i>74</i>
B. <i>Article.....</i>	<i>75</i>
C. <i>Conclusions</i>	<i>75</i>
Chapitre 6 Distorsions perceptives et négligence spatiale unilatérale : L'exemple de l'illusion verticale-horizontale	85
I. Distorsions perceptives dans la Négligence Spatiale Unilatérale	85
II. L'illusion verticale-horizontale.....	87
A. <i>Interprétation 3D de l'illusion verticale-horizontale</i>	<i>88</i>
B. <i>L'illusion verticale-horizontale : un biais intrinsèque du système visuel ?</i>	<i>89</i>
C. <i>Quels facteurs sont à l'origine de l'illusion verticale-horizontale ?</i>	<i>90</i>
III. Un nouveau modèle d'explication pour l'illusion verticale-horizontale.....	93
A. <i>Préambule.....</i>	<i>93</i>
B. <i>Article.....</i>	<i>94</i>
C. <i>Conclusions</i>	<i>94</i>
IV. L'illusion verticale-horizontale dans la négligence spatiale unilatérale.....	95
A. <i>Préambule.....</i>	<i>95</i>
B. <i>Article.....</i>	<i>95</i>
C. <i>Conclusions</i>	<i>96</i>
Chapitre 7 Perception 3D à partir de la perspective lineaire	115
I. Introduction.....	115
II. Méthode.....	117
A. <i>Participants</i>	<i>117</i>
B. <i>Stimulus et Procédure.....</i>	<i>117</i>
III. Résultats préliminaires et conclusions.....	120
Chapitre 8 Perception temporelle, neuropsychologie et psychiatrie	123
I. Perception temporelle et clinique	123
A. <i>Le temps du patient et le temps du psychologue</i>	<i>123</i>
B. <i>Différents intervalles temporels</i>	<i>124</i>
II. Le temps en neuropsychologie.....	125
III. Perception temporelle dans la négligence spatiale unilatérale	127
A. <i>Perception temporelle de durées brèves (< 200msec)</i>	<i>127</i>
B. <i>Perception temporelle et effets attentionnels.....</i>	<i>129</i>
1. <i>Attentional blink.....</i>	<i>129</i>
2. <i>Prior entry</i>	<i>130</i>
C. <i>Extinction (temporelle) visuelle</i>	<i>131</i>

IV. Le temps en psychiatrie, la perception temporelle dans la schizophrénie.....	133
A. <i>Sémiologie clinique de la schizophrénie</i>	133
B. <i>Aspects temporels dans la schizophrénie</i>	135
1. Historique clinique.....	135
2. Perception temporelle et troubles cognitifs.....	136
3. Perception de la simultanéité dans la schizophrénie.....	138
V. Conclusions des études temporelles chez les patients cérébro-lésés et dans la schizophrénie	139
VI. Articles	142
A. <i>Mécanismes temporels et Négligence Spatiale Unilatérale.....</i>	142
1. Préambule.....	142
2. Article.....	142
3. Conclusions.....	142
B. <i>Perception du temps et troubles cognitifs dans la schizophrénie</i>	143
1. Préambule.....	143
2. Article.....	143
3. Conclusions.....	144
 Chapitre 9 Discussion.....	 193
I. Résumé des expériences et principaux résultats de la thèse	193
A. <i>Etude de la profondeur grâce à l'indice d'ombre</i>	193
B. <i>Etude de la profondeur et distorsions spatiales.....</i>	194
C. <i>Etude de la profondeur via la perspective linéaire.....</i>	195
D. <i>Estimation temporelle, perception de la durée</i>	196
1. Etude chez les patients cérébro-lésés	196
2. Etude chez les patients schizophrènes	197
II. Critiques des expériences de la thèse	198
III. Perspectives et conclusions.....	199
 Annexes	 203
Références Bibliographiques	217

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

Madame K., 64 ans, est hospitalisée dans le service de Soins de Suite et Réadaptation de la Pitié Salpêtrière pour une prise en charge en rééducation, suite à un accident vasculaire cérébral ischémique sylvien droit. Alors qu'elle tentait de se lever, elle fut prise de violentes céphalées, de vertiges, et se sentit tomber à la renverse du côté gauche. Des Urgences Cérébro-Vasculaires, où elle est restée hospitalisée une semaine, elle est transférée dans le service de rééducation. L'imagerie cérébrale (IRM) réalisée alors fait état d'une lésion située au niveau du lobe pariétal, du lobe occipital et de la jonction temporo-pariétale droite. A son arrivée, elle présente une hémiplégie gauche à prédominance brachio-faciale, une hémiparésie gauche, une quadranopsie inférieure gauche et d'importants signes de négligence spatiale unilatérale gauche associés à une extinction tactile et visuelle. L'évaluation neuropsychologique est, dans son ensemble, correcte. La négligence spatiale unilatérale gauche apparaît donc au premier plan, comme étant le symptôme principal résultant de l'accident sylvien droit de Madame K. Enfin, elle se plaint d'« y voir difficilement », fait part de « difficultés à analyser ce qui l'entoure » sans pouvoir décrire précisément de quelle nature est son trouble, et a du mal à se situer dans le temps.

S'il est difficile pour Madame K. de préciser la nature de ses troubles, c'est qu'ils résultent d'une interaction entre de multiples déficits, dont la négligence spatiale unilatérale se révèle n'être que la partie immergée de l'iceberg. Et s'il est complexe pour Madame K. de comprendre ce qui lui arrive, il l'est tout autant pour le neuropsychologue qui n'a accès, *via* son évaluation cognitive, qu'à une petite partie des déficits présentés par Madame K. – ce qui n'est pas (re)connu, n'est pas évalué. Lorsque Madame K. déclare ne « pas bien voir » de quoi s'agit-il exactement ? Est-ce un trouble de la reconnaissance des objets ? De leur position les uns par rapport aux autres ? De leur mouvement / leur couleur ? A-t-elle des difficultés à les intégrer dans l'espace ? Dans le temps ?

La zone lésée chez la patiente K. s'articule autour du cortex pariétal et temporal (jonction temporo-pariétale), du côté droit. Les études physiologiques et comportementales, chez le singe et chez l'homme, ont permis de rendre compte - en partie - du rôle complexe de ce carrefour anatomique ; celui-ci est en effet connu pour être impliqué tout à la fois dans l'analyse visuo-spatiale : perception de l'espace, attention et représentation, ségrégation figure-fond, estimation de la profondeur (*e.g.* Tsutsui *et al.*, 2005), l'analyse des événements

temporels (e.g. Battelli, Pascual-Leone, & Cavanagh, 2007) ainsi que dans des processus liés aux théories de l'esprit (dont nous ne parlerons pas dans cette thèse ; pour une revue récente sur le sujet voir Saxe & Kanwisher, 2003).

Cette thèse s'articule autour de deux problématiques principales:

(1) Evaluer les conséquences d'une lésion cérébrale dans la région pariétale lors de tâches de perception visuelle d'estimation de la profondeur *via* l'utilisation d'indices monoculaires (ombre, perspective linéaire), en s'intéressant en particulier aux patients présentant des signes de négligence spatiale unilatérale.

(2) Mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la perception temporelle (i) chez des patients cérébro-lésés, après lésion du cortex pariétal, et (ii) chez des patients schizophréniques jeunes, chez qui l'on retrouve fréquemment des difficultés d'estimation temporelle, afin de tenter de rendre compte de l'implication respective d'un déficit temporel *per se* ou d'un défaut cognitif plus général dans cette population.

La première étude présentée ici a pour but d'étudier la perception tridimensionnelle grâce à un indice monoculaire, l'ombre. Cet indice renseigne sur la position de la source lumineuse, puisqu'en fonction de celle-ci, un objet sera perçu comme convexe ou comme concave. De façon plus précise, cette étude vise à (i) déterminer si le biais que l'on observe dans la population générale pour une source lumineuse située au-dessus à gauche, se retrouve aussi chez les patients avec négligence spatiale et (ii) comprendre comment ces patients cérébro-lésés traitent une information (*i.e.* la position de la source lumineuse) non présente dans la scène visuelle – ou non imaginée dans la scène représentée.

La deuxième étude a pour but de rendre compte de la manière dont des patients cérébro-lésés gauches et droits, perçoivent une illusion visuelle (« l'illusion verticale-horizontale »), dans laquelle un segment vertical est perçu comme plus long qu'un segment horizontal de même longueur physique, et pour laquelle une interprétation 3D est souvent proposée. Un premier objectif est de proposer un modèle explicatif simple, rendant compte des distorsions perceptives observées avec cette illusion dans une population contrôle (*i.e.* sans lésion cérébrale). Un deuxième objectif a pour but d'examiner dans quelle mesure des patients avec négligence spatiale gauche perçoivent la distorsion spatiale dans cette illusion, et quelles implications possibles cela peut avoir en terme d'hypothèses théoriques explicatives de leur trouble.

La troisième étude de cette thèse s'est intéressée de manière plus spécifique à un indice en particulier de perception de la profondeur, la perspective linéaire. A la suite de la précédente étude, celle-ci vise à explorer plus précisément le rôle de cet indice dans des

conditions perceptives plus réalistes pour le sujet. L'objectif est de reprendre le stimulus vertical-horizontal de la deuxième étude et de produire des conditions expérimentales plus concrètes et écologiques afin d'estimer si la perception tridimensionnelle qui en résulte est augmentée ou non, pour des participants contrôles et pour des patients cérébro-lésés droits.

La quatrième étude de cette thèse a pour objectif d'étudier la perception temporelle chez des patients cérébro-lésés pariétaux lors d'une tâche d'estimation de durées. Des patients avec négligence gauche et extinction visuelle et des patients cérébro-lésés droits, sans négligence ni extinction, ont participé à cette étude d'estimation temporelle d'événements visuels, présentés de façon séquentielle ou partiellement recouverts dans le temps. Parallèlement, du fait des liens étroits entre les structures cérébrales sous-tendant la perception temporelle et la pathogénèse de la schizophrénie, nous nous sommes intéressés aux relations entre les troubles cognitifs présents dans cette pathologie et l'estimation temporelle chez ces patients.

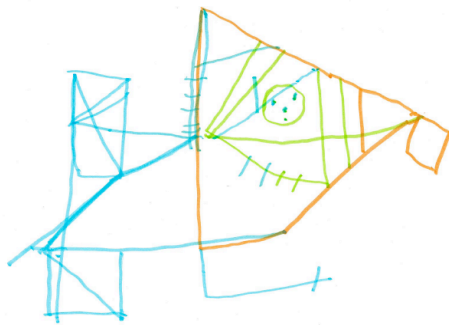
L'exposé de ces travaux (Chapitres 5, 6, 7 et 8) est précédé d'une partie introductive constituée de trois chapitres. Le premier chapitre introductif (Chapitre 2) est un exposé des données récentes dans le champ de la perception visuelle et plus précisément des connaissances sur le rôle du cortex pariétal, ainsi que sur les implications d'une lésion située dans cette région cérébrale. Une revue critique des principales hypothèses théoriques sur la négligence spatiale unilatérale y est évoquée. Le deuxième chapitre introductif (Chapitre 3) a pour but de rendre compte des mécanismes sous-jacents à la perception de la profondeur, des indices nécessaires et de la manière dont ils peuvent être intégrés pour produire une représentation tridimensionnelle stable du monde qui nous entoure, à partir d'études en psychophysique, en physiologie et en neuroimagerie. Enfin, le dernier chapitre introductif (Chapitre 4) porte sur la perception temporelle ; il présente les différentes théories émises pour rendre compte de l'estimation temporelle chez le sujet sain et des possibles localisations cérébrales sous-jacentes. Tous les chapitres mettent en avant le rôle primordial du cortex pariétal dans le traitement des informations spatiales et temporelles.

CHAPITRE 2

LESIONS DU CORTEX PARIETAL : LE CAS DE LA NEGLIGENCE SPATIALE UNILATERALE

« Notre connaissance dérive de deux sources, dont la première est la capacité de recevoir des représentations [...], et la seconde, la faculté de connaître un objet au moyen de ces représentations [...]. Intuition et concepts, tels sont donc les éléments de toute notre connaissance. Sans la sensibilité, nul objet ne nous serait donné, sans l'entendement, nul ne serait pensé. »

Kant, Critique de la Raison Pure (1781).



« Figure de Rey » réalisée par un patient négligent

I. Principes fondamentaux de la physiologie visuelle

Comme les autres sens, la vue nous permet d'interagir avec notre environnement. Nous partageons ce sens avec de nombreuses espèces et la grande diversité des systèmes visuels développés suggère que la vue a constitué un avantage évolutif déterminant.

La perception visuelle ne se réduit pas à un simple traitement passif et automatique des informations lumineuses distribuées sur la rétine de chaque œil, à une simple analyse des images rétinienne. Elle résulte d'une extraordinaire construction réalisée par notre cerveau, exactement comme l'a dit le peintre S.Dali (1926) : « Regarder, c'est inventer ».

Intuitivement, il nous semble que la vision donne automatiquement, immédiatement et très facilement une image fidèle du monde qui nous entoure. Nous n'avons pas conscience des données sensorielles brutes, ni des étapes intermédiaires. Seuls sont conscients les résultats définitifs de tous les traitements qui leur sont appliqués. Faire une revue complète, anatomique, physiologique et comportementale, sur le système visuel nécessiterait une thèse entière. Notre but ici est uniquement d'en donner quelques aspects spécifiques – le système visuel primaire dans un premier temps et les voies visuelles dans un deuxième temps – qui nous permettront de mieux comprendre ensuite pourquoi certaines lésions cérébrales vont entraîner un type de déficit visuel en particulier.

On appelle « aire visuelle » une région du cortex cérébral relativement homogène dans sa fonction et dont les neurones répondent à des stimulations visuelles. Chez l'Homme, le système visuel comporte plus d'une trentaine d'aires visuelles corticales spécialisées dans le traitement de différentes informations visuelles (Figure 1, Zeki, 2003). C'est ce système visuel qui nous permet de percevoir et d'interpréter notre environnement proche et distant. Notre connaissance du cortex visuel a considérablement progressé grâce aux travaux de Hubel et Wiesel (1962) et aux nombreuses études qu'ils ont suscitées. Par ailleurs, les études de connectivité - comparant les liaisons afférentes et efférentes entre les différentes régions corticales - ont montré qu'il existait une hiérarchie entre les aires visuelles (*e.g.* Rosseti, Pisella, & Vighetto, 2003 ; Young, 1992).

Les aires de bas niveau sont presque uniquement sensibles à la modalité visuelle et répondent à des stimuli simples : contraste de couleur ou de luminance, mouvement dans une direction, ... Plus haut dans la hiérarchie du système visuel les aires deviennent sélectives à des stimuli plus complexes : formes ou combinaisons de texture et couleur dans le cortex inféro-temporal (*e.g.* Adams & Zeki, 2001 ; Taira *et al.*, 2000 ; Tanaka, Saito, Fukada & Moriya, 1991), distributions de mouvements dans le cortex pariétal (*e.g.* Treue & Andersen, 1996). Les aires de haut niveau sont souvent multimodales et répondent donc aussi à des stimulations non visuelles – par exemple, vestibulaires, sensori-motrices ou proprioceptives.

On définit le champ récepteur d'une cellule visuelle comme la portion de champ visuel dans laquelle doit être présenté le stimulus pour induire une réponse du neurone. On retrouve généralement dans les aires visuelles de bas niveau une organisation des neurones similaire à celle de la rétine, à savoir des neurones proches sur le cortex ont des champs récepteurs voisins. Cette propriété est appelée rétinotopie. En suivant la hiérarchie des aires visuelles, on observe un *continuum* entre des aires de bas niveau, très rétinotopiques, dans lesquelles les neurones possèdent de petits champs récepteurs bien distincts, et des aires de haut niveau, dans lesquelles les champs récepteurs, très étendus, se recouvrent largement (Van Essen & Zeki, 1978 ; Westheimer, 2009). La notion de rétinotopie est particulièrement

importante pour le psychologue puisque d'elle dépend en grande partie la manière dont l'information visuelle va être traitée fonctionnellement. Elle nous permet, en particulier, d'individualiser certaines aires cérébrales et d'en comprendre l'organisation fonctionnelle.



Figure 1 : Aires visuelles humaines : les aires V3 (en bleu foncé), V3A (violet), V4 (rouge) et V5 (rose), ainsi que les aires dédiées à la reconnaissance des objets et des visages (bleu) reçoivent des informations visuelles depuis V1 (en jaune) et V2 (en vert). Extraite de Zeki, 2003.

A. Le cortex visuel primaire

L'aire visuelle sans doute la mieux connue, tant du point de vue de sa fonction que de son organisation cellulaire, est le cortex visuel primaire. Cette région dispose de multiples appellations selon les études dans lesquelles elle a été décrite : V1 (comme « aire visuelle primaire »), selon la dénomination de Zeki (1990), aire 17 (nomenclature de Brodmann), ou cortex strié (d'après sa description cytoarchitectonique), mais aussi selon l'espèce étudiée (aire 17 chez l'homme *versus* aire V1 chez le singe macaque).

Comparaison homme - singe

Le macaque est l'un des primates les plus étudiés en neurophysiologie de la vision. Il existe, concernant son système visuel, une vaste littérature qui a permis d'établir une cartographie très précise de ses aires visuelles – comme chez l'homme, une trentaine ont été décrites – et de leurs connections (voir Figure 2 ; Bartels & Zeki, 2000 ; Orban, Van Essen, & Vanduffel, 2004 ; Sereno, & Tootell, 2005 ; Van Essen *et al.*, 1992 ; Zeki, 2003). Concernant V1, les études montrent qu'elle occupe seulement 3% du volume total du cortex humain, 6%

chez le chimpanzé, et 11 à 12% chez le macaque (Sereno, & Tootell, 2005). Les travaux effectués ces dernières années sur une possible homologie entre le cortex visuel de l'homme et du singe (macaque ou chimpanzé, dans la plupart des études) soulignent la difficulté de mettre en évidence des équivalences fonctionnelles entre les aires visuelles. Ainsi, s'il semble que l'on puisse parler d'homologie entre les aires V1, V2 et MT/V5 chez l'homme et le singe, la grande majorité des autres aires rétino-topiques sont toujours objet de débat (par exemple, la sensibilité au mouvement de l'aire humaine V3A ressemble à l'aire V3, mais pas à l'aire V3A, du macaque ; Felleman, & Van Essen, 1991 ; Zeki, 2003). L'extrapolation à l'homme des résultats obtenus chez le singe nécessite donc une grande prudence (pour une revue récente des homologies entre les cortex de l'homme et du singe (macaque et chimpanzé), voir Sereno & Tootell, 2005).

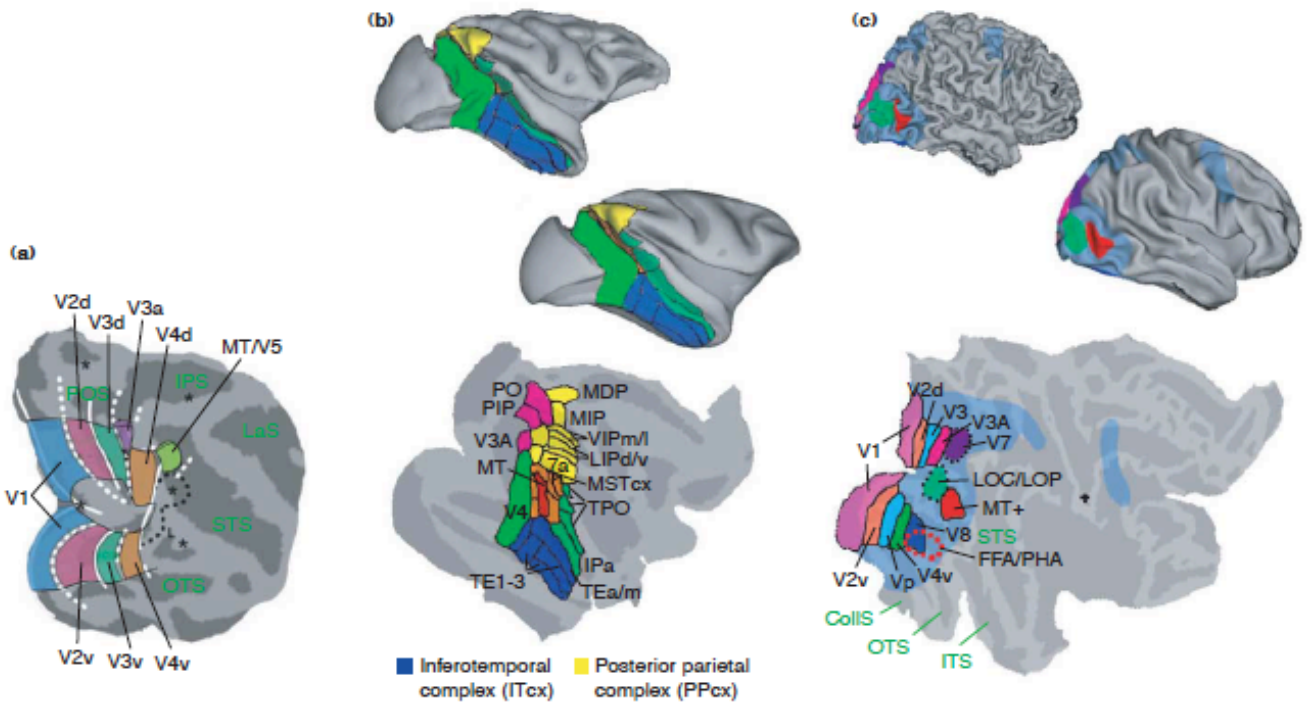


Figure 2 : Aires visuelles chez le macaque (a, b) et chez l'homme (c). IPS : Intraparietal sulcus, LaS : Lateral sulcus, OTS : Occipito-temporal sulcus, POS : Parieto-occipital sulcus, STS : Superior temporal sulcus. Extraite de Orban, Van Essen, & Vanduffel, 2004.

B. Les voies visuelles

1. Eléments anatomiques

En dépit de la complexité apparente de l'organisation anatomique des aires visuelles, Ungerleider et Mishkin (1982) ont pu dégager deux voies majeures de projections nerveuses chez le singe, toutes deux prenant racine dans le cortex visuel primaire. Il est donc assez largement admis dans la littérature qu'il existe, dans le système visuel du primate, deux voies de traitement hiérarchiques relativement distinctes (Figure 3). La voie dorsale, partant du cortex visuel primaire V1 vers le cortex pariétal, est spécialisée dans le traitement du mouvement visuel et la localisation des objets dans l'espace, et serait également associée au contrôle de l'action. En revanche, la voie ventrale, qui aboutit dans le cortex inféro-temporal, serait spécialisée dans le traitement d'indices statiques, comme la couleur et la forme, et dédiée à l'identification des objets. Suggérée par Ungerleider et Mishkin (1982), cette organisation a été confirmée par de nombreuses études anatomiques et fonctionnelles (pour une revue, voir par exemple Ungerleider & Haxby, 1994). Cependant, cette dichotomie n'est pas parfaite et le rôle de ces deux voies est loin d'être complètement élucidé.

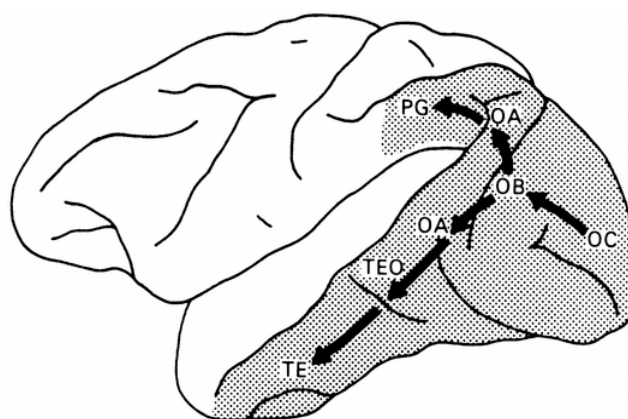


Figure 3 : Voie du « Quoi » et voie du « Où ». Extraite de Mishkin, Ungerleider & Macko, 1983.

L'existence de ces deux axes majeurs des projections nerveuses depuis le cortex visuel primaire n'est pas contestée. Toutefois, comme le montre la Figure 4, il existe de nombreuses connexions entre les aires de la voie ventrale et celles de la voie dorsale, ce qui suggère qu'elles ne sont pas complètement indépendantes. De plus, aussi bien la voie ventrale que la

voie dorsale se projettent sur les aires motrices frontales (e.g. Rossetti, Pisella, & Vighetto, 2003, Figure 4).

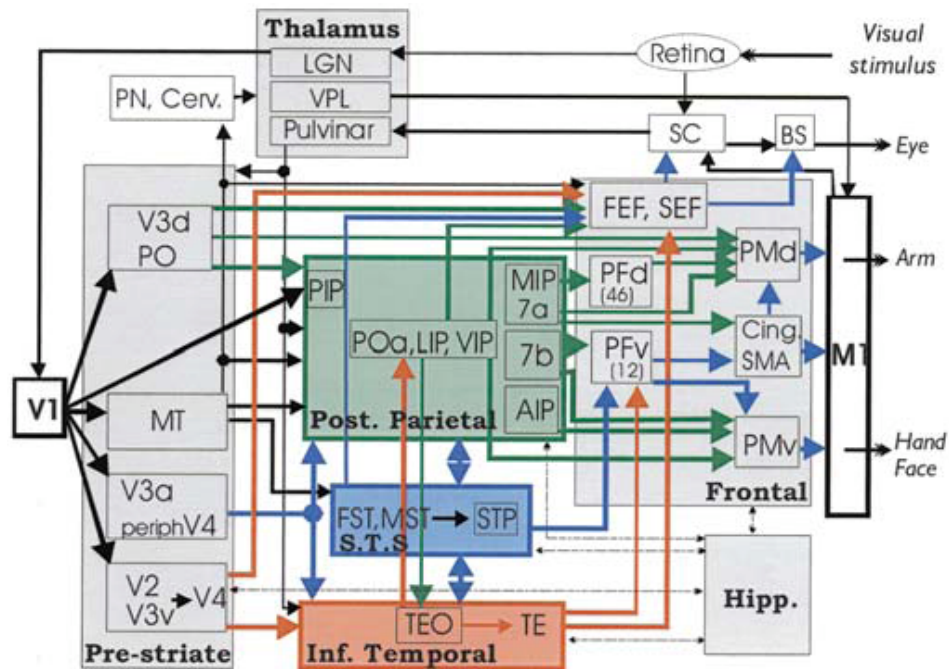


Figure 4 : Réseaux corticaux permettant d'associer aux entrées visuelles dans le cortex visuel primaire (V1) des réponses motrices (M1). La voie dorsale est représentée en vert et la voie ventrale en rouge. Les flèches bleues représentent l'information qui combine des affluences des deux voies. Il existe des projections directes entre les deux voies et de nombreuses aires dans le lobe frontal reçoivent des projections des deux voies. Extraite de Rossetti, Pisella, & Vighetto, 2003.

En particulier, Rossetti *et al.* (2003) remarquent que ce sont les contraintes temporelles qui permettent de dissocier fonctionnellement les deux voies. En effet, suite à une stimulation visuelle, les neurones des aires temporales répondent plus tardivement que les neurones de la voie dorsale, cette dernière étant qualifiée par certains de « cerveau rapide » (Nowak & Bullier, 1997). Finalement, il semblerait que le traitement de l'information visuelle ne procède pas de manière strictement sérielle comme le suppose la vision classique rétine-V1 puis voie dorsale ou voie ventrale. Des aires frontales peuvent aussi répondre à des stimuli visuels en même temps que V1 (Lamme & Roelfsema, 2000, Figure 5), voir même avant (Schmolesky *et al.*, 1998) et *via* les projections nerveuses vers les aires extrastriées ventrales et dorsales modifier le traitement de l'information par ces aires extrastriées (e.g. Moore & Armstrong, 2003).

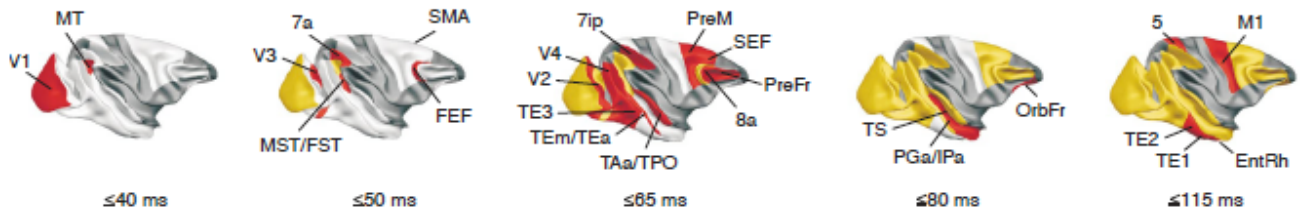


Figure 5 : *Décours temporel des activations dans le cortex du macaque, suite à une stimulation visuelle. Les aires activées au cours des périodes indiquées en dessous de chaque cerveau sont représentées en rouge ; celles qui sont en jaune ont été préalablement activées. Les régions en blanc n'ont pas été activées et celles en gris n'ont pas été enregistrées. Extraite de Lamme & Roelfsema, 2000.*

2. Éléments neuropsychologiques

Chez l'homme, des études cliniques mettent également en évidence une double dissociation entre reconnaissance visuelle et performances visuo-spatiales, suggérant ainsi une organisation en deux voies similaire à celle du singe. Parmi les symptômes spécifiques des lésions temporales se trouvent les agnosies visuelles, dont la prosopagnosie (l'incapacité à reconnaître les visages), l'achromatopsie (la perte de la perception des couleurs), mais aussi les troubles de l'imagerie mentale impliquant la description d'objets.

Les agnosies visuelles sont des difficultés à reconnaître les objets alors que l'acuité visuelle, la mémoire et les fonctions intellectuelles générales sont bonnes (*e.g.* Vallar, 2007). Dès 1890, Lissauer différencie les déficits des processus perceptifs et les déficits d'accès aux représentations sémantiques. Les premiers sont des troubles de la perception des formes (agnosie aperceptive), auxquels les auteurs actuels rattachent les déficits sélectifs de différentes caractéristiques visuelles élémentaires et l'agnosie de transformation. Les deuxièmes sont des troubles de la signification des formes (agnosie associative) (*e.g.* Farah, 1990). Warrington et Taylor (1978) ont décrit des déficits moins sévères lors de lésions unilatérales, favorisant l'idée d'une certaine spécialisation hémisphérique des processus perceptifs. Des difficultés à reconnaître des objets dans un format dégradé indiquant un déficit de type aperceptif se rencontrent surtout lors de lésions droites, alors que les troubles de la capacité à reconnaître la signification d'un objet visuel (connaissance des attributs visuels) se rencontrent surtout lors de lésions gauches.

Les lésions occipito-pariétales, en revanche, entraînent ataxie optique (difficulté à atteindre et attraper un objet en se guidant par la vue ; *e.g.* Rossetti, Pisella, & Vighetto, 2003), négligence et désorientation spatiale, akinétopsie (perte de la perception du mouvement ; Stasheff, & Barton, 2001 ; Zihl *et al.*, 1991), apraxie du regard (incapacité à diriger le regard) et

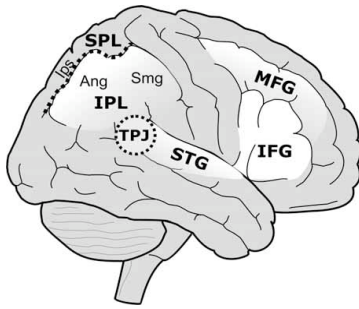
apraxie de construction, ainsi que des troubles de l'imagerie mentale impliquant la description de relations spatiales (revue des symptômes cliniques par Damasio, 1985). Ainsi, Riddoch (1917), se fondant sur l'étude des déficits du champ visuel lors de blessures de guerre du lobe occipital, et constatant la préservation de la perception du mouvement dans des portions aveugles du champ visuel, suggère que la perception du mouvement est indépendante de la perception « de la lumière, de la forme, de la couleur ». Des lésions de l'aire visuelle primaire V1 entraînent une quadrantanopsie ou une hémianopsie (amputation du champ visuel), ou, en cas de bilatéralité, une cécité corticale (abolition plus ou moins totale de la vision) préservant la perception du mouvement : cette dissociation pourrait être dénommée syndrome de Riddoch (*e.g.* Zeki and Ffytche., 1998). La dissociation inverse, c'est à dire la non-perception du mouvement ou akinétopsie, fut notamment décrite par Zihl et ses collaborateurs (1991) qui observèrent une patiente ayant des difficultés de calcul et de langage et qui, en outre, avait perdu la perception du mouvement : elle était, par exemple, incapable d'évaluer le déplacement et donc la vitesse des véhicules. Elle n'avait ni déficit du champ visuel, ni agnosie visuelle et ses lésions, de nature vasculaires, épargnaient le cortex strié.

Une autre interprétation de la séparation des voies a été proposée à partir du cas d'une patiente, D.F., (Goodale & Milner, 1992). Celle-ci avait subi des lésions diffuses des aires occipitales extrastriées 18 et 19 et présentait d'importants troubles dans sa perception de la forme mais aussi de la taille et de l'orientation des objets (reconnaissance d'objets et perception visuo-spatiale). En revanche, lorsqu'il s'agissait d'attraper des objets, elle était capable d'orienter sa main et d'ajuster avec précision l'ouverture de sa pince – entre le pouce et l'index – à la taille de l'objet (performance visuo-motrice). Il existe donc une double dissociation entre la perception de la taille et de l'orientation, d'une part, et l'utilisation de ces propriétés dans le contrôle de la préhension, d'autre part. A la différence du pointage, la préhension ne requiert pas seulement des informations extrinsèques à l'objet – comme son mouvement, sa localisation et son orientation dans l'espace – mais aussi des caractéristiques intrinsèques – comme sa forme et sa taille – qui servent à ajuster la pince. La comparaison de deux patients ayant subi des lésions occipito-pariétales pour l'un et occipitale ventrolatérale pour l'autre, montre aussi une double dissociation entre l'analyse de la forme utilisée pour l'action et celle sous-tendant la perception (Goodale *et al.*, 1994). Ainsi, la ségrégation des informations visuelles ne se ferait pas selon les caractéristiques « quoi » et « où » de la scène, mais dépendrait du type de tâche, « perception » ou « action », effectuée par le sujet (Goodale & Milner, 1992 ; Goodale & Haffenden, 1998). Cependant, des études plus récentes (*e.g.* Schenk, 2006) montrent que les performances de la patiente D.F. ne seraient pas liées à la tâche (*i.e.* *perceptive versus motrice*) mais plutôt au mode de traitement visuo-spatial de l'information, allocentré *versus* égocentré. La notion de dissociation ventrale / dorsale ou perception / action n'est donc pas si claire.

II. Le lobe pariétal : éléments anatomiques

Sur la face externe du cerveau, le lobe pariétal est délimité en avant par la scissure centrale (ou scissure de Rolando) et en arrière par le sillon pariéto-occipital et une ligne imaginaire qui continue ce sillon sur la face externe du cerveau ; la limite inférieure est constituée par la scissure latérale (Sylvienne) et une ligne imaginaire qui continue cette scissure jusqu'au lobe occipital. La circonvolution pariétale ascendante ou gyrus postcentral (aires 1, 2, 3 de Brodmann) est délimitée en avant par la scissure de Rolando et en arrière par la branche verticale du sillon antérieur pariétal (sillon postcentral) ; la circonvolution pariétale supérieure (aires 5 et 7) est délimitée par rapport à la circonvolution pariétale inférieure (aire 40 ou gyrus supra-marginalis et aire 39 ou gyrus angulaire ou pli courbe) par la branche horizontale du sillon antérieur pariétal. Sur la face interne de l'hémisphère, la limite antérieure du lobe pariétal est constituée par une prolongation imaginaire de la scissure de Rolando, tandis que la limite postérieure est représentée par le sillon pariéto-occipital. La représentation des divers segments de l'hémicorps controlatéral est celle de l'homonculus de Penfield et Rasmussen (1950). A la partie basse du lobe pariétal, au-dessus de l'insula, se trouve une autre aire réceptrice appelée SII ou aire sensitive seconde ou supplémentaire. Les aires pariétales postérieures (cortex pariétal associatif) reçoivent des projections de l'aire somatosensitive, du cortex associatif central et temporal ainsi que de certaines structures sous-corticales (thalamus, striatum, mésencéphale et moelle épinière). La vascularisation de la surface externe du lobe pariétal est assurée par l'artère cérébrale moyenne (sylvienne), tandis que la surface interne (mésiale) est irriguée par l'artère cérébrale antérieure (Figure 6 ; pour une revue sur le lobe pariétal, voir par exemple Botez, 1994 ; Husain & Nachev, 2007).

A.



B.

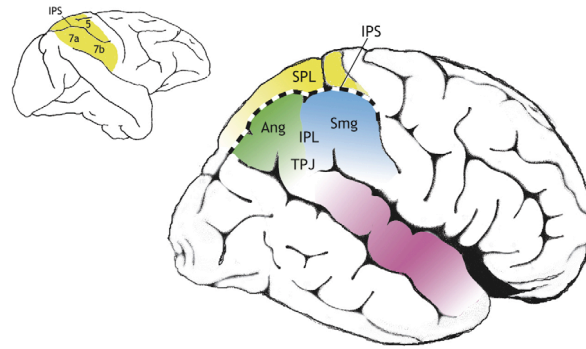


Figure 6 : A et B. Anatomie du lobe pariétal. Le lobule pariétal inférieur (anglais. IPL) consiste en la formation du gyrus angulaire (ang. ANG) et du gyrus supramarginal (ang. SMG) ; il est délimité par une région contigüe au lobe temporal, dénommée aussi la jonction temporo-pariétale (ang. TPJ). Le lobule pariétal supérieur (ang. SPL) est séparé de l'IPL par le sulcus intrapariétal. Sur cette figure sont aussi représentés le gyrus frontal médian (ang. MFG) et le gyrus frontal inférieur (ang. IFG), ainsi que le gyrus temporal supérieur (ang. STG), régions très fortement impliquées dans le syndrome de négligence spatiale unilatérale (d'après Karnath et al., 2001). B. Homonymie entre le cortex pariétal postérieur (ang. PPC) du macaque (à gauche) et de l'homme (à droite) (d'après Husain & Nachev, 2007).

III. Lésions du lobe pariétal

L'étude des patients cérébro-lésés a constitué l'une des sources les plus importantes de données nouvelles sur le(s) rôle(s) fonctionnel(s) des lobes pariétaux. La symptomatologie pariétale est riche et regroupe à la fois des troubles sensitifs et moteurs (voir tableau 1, adapté de Botez, 1994). Parmi ces symptômes, on peut citer le cas des patients présentant des lésions du lobule pariétal inférieur (IPL), plus particulièrement dans l'hémisphère droit, qui rencontrent souvent des difficultés dans la ségrégation figure-fond, ou lorsqu'ils doivent interpréter les différents éléments d'une même scène visuelle (Mesulam, 1981). Quand on demande à ces patients de copier des figures complexes, ils sont capables de percevoir les éléments locaux de la figure mais ne peuvent synthétiser correctement ces éléments locaux en un tout global. Inversement, des patients présentant de larges lésions du cortex pariétal gauche seront capables de percevoir la forme globale mais ne pourront interpréter les éléments locaux (Robertson & Delis, 1986). Ces déficits interviennent tout autant lorsque l'on présente des stimuli géométriques ou des *patterns* de lettres aux patients – stimuli verbaux ou non verbaux (Delis *et al.*, 1986).

D'autres patients qui ont plus particulièrement des lésions du lobule pariétal supérieur ou du sulcus intrapariétal se montrent incapables d'effectuer des mouvements

visuels dirigés vers une cible, et ceci de façon d'autant plus importante que la cible se trouve dans leur champ visuel périphérique. Ce trouble est aussi parfois appelé ataxie optique (e.g. Milner, 1997 ; Perenin & Vighetto, 1988).

D'autres, encore, présenteront un syndrome de Balint, que l'on observe après des lésions postérieures bilatérales, incluant l'IPL (Balint, 1907 ; Rafal, 2001). Ces patients souffrent d'une importante désorientation spatiale, et sont incapables de diriger correctement leur attention vers des cibles visuelles (voir l'une des 1^{ères} descriptions de ce syndrome par Holmes, 1918). Ils auront des difficultés à traiter des informations visuelles en regard de la position spatiale des objets. Ils ne peuvent, par ailleurs, traiter qu'un seul item à la fois, quand bien même ceux-ci se trouveraient en un même emplacement spatial – on appelle aussi ce déficit, la simultanagnosie (e.g. Humphreys *et al.*, 1994). Enfin, ces patients ont des troubles du champ visuel, et présentent souvent une vision tubulaire, négligeant les items présents à gauche et à droite dans les deux hémichamps.

Symptômes	Latéralisation	Localisations cérébrales	1 ^{ère} description clinique
<i>Apraxie constructive</i>	bilatérale	pariétale inférieure D ou G	Gainotti, 1979
<i>Apraxie de l'habillage</i>	unilatérale gauche mais plus fréquemment bilatérale	région pariéto-occipitale D	Brain, 1941
<i>Astéréognosie</i>	droite ou gauche	1/3 moyen controlatéral du gyrus post central et aires pariétales postérieures (D)	Critchley, 1953
<i>Ataxie pariétale</i>	droite ou gauche	Région rétrorolandique controlatérale	Critchley, 1953
<i>Dysgraphie et dyslexie spatiale</i>		région pariéto-temporo-occipitale D	Benson, 1979
<i>Hémi-anesthésie pariétale</i>	droite ou gauche	aires primaires controlatérales	Critchley, 1953
<i>Syndrome pseudothalamique</i>	droite ou gauche	aire sensitive secondaire controlatérale	Hecaen <i>et al.</i> , 1978
<i>Syndrome de négligence spatiale</i>	gauche le plus fréquemment	aires pariétales postérieures	Heilman <i>et al.</i> , 1985
<i>Syndrome de Balint</i>	bilatérale	pariéto-occipito-temporales bilatérales	Hausser <i>et al.</i> , 1980
<i>Troubles de la mémoire à court terme</i>	bilatérale	lobule pariétal inférieur	Mesulam <i>et al.</i> , 1976

Tableau 1 : Adapté de Botez, 1994. *Symptomatologie pariétale, corrélations anatomo-cliniques et 1^{ères} descriptions cliniques.*

Mais le déficit le plus remarquable après une lésion unilatérale du lobe pariétal – la partie immergée de l’iceberg – et celui qui a fait l’objet d’une abondante littérature, reste la négligence spatiale unilatérale, ainsi que nous allons le voir dans la suite de ce chapitre.

IV. La négligence spatiale unilatérale (NSU)

A. *Eléments cliniques et tests neuropsychologiques*

La négligence spatiale unilatérale (NSU) est un syndrome complexe. Les patients sont incapables de s’orienter et/ou de répondre à des stimuli présentés dans l’espace controlatéral à leur lésion (hémichamp gauche chez les patients cérébro-lésés droits), même lorsqu’ils ont un temps illimité pour explorer leur environnement (Bisiach & Vallar, 2000 ; Heilman & Watson, 2001 ; Mesulam, 1999 ; Parton *et al.*, 2004). En phase aiguë, les patients négligents présentent typiquement une déviation de la tête et des yeux vers la droite. Ils peuvent ne manger que ce qui se trouve à droite dans leur assiette, ne se raser ou se maquiller que la partie droite du visage, ne lire que l’extrémité droite des journaux ou des livres (dyslexie de la négligence). Ainsi, les patients négligents agissent comme s’ils ignoraient la moitié gauche de l’espace (pour une revue voir Bartolomeo & Chokron, 2001 ; Urbanski *et al.*, 2007). Certains patients vont apprendre à compenser leur NSU dans la vie quotidienne et dans les tests, alors que d’autres vont présenter une chronicité pouvant aller à plusieurs années après l’accident vasculaire, ce qui rend d’autant plus importante la question de comprendre les mécanismes sous-jacents à ce symptôme pour ainsi trouver des moyens de rééducation adaptés pour ces patients dont l’évolution de la NSU est moins favorable.

Beaucoup de dissociations ont été décrites dans les manifestations de la NSU. En effet, les patients peuvent montrer une NSU dans l’espace proche et non dans l’espace lointain (Halligan & Marshall, 1991a) ou l’inverse (Cowey *et al.*, 1994). Par exemple, certains patients peuvent dévier vers la droite le milieu subjectif d’une ligne présentée sur une feuille (espace péri-personnel) alors qu’ils pointeront correctement le milieu d’une ligne présentée au loin (espace extra-personnel) (Halligan & Marshall, 1991a ; 1991b). Les patients peuvent montrer une NSU dans certains tests et non à d’autres, voire des *patterns* opposés de NSU (gauche/droite) en fonction de la tâche (Halligan & Marshall, 1998 ; Humphreys & Riddoch, 1994).

Parfois, les patients ne présentent pas de signes cliniques évidents de NSU en phase subaiguë, et celle-ci peut donc passer inaperçue si on ne fait pas de tests spécifiques sur lesquels repose le diagnostic. Ces tests standardisés sont simples (papier/crayon ; Figure 7)

et peuvent être administrés au lit du patient, en prenant garde toutefois de toujours maintenir centrée la feuille de test par rapport au tronc du patient. Deux batteries validées sont souvent utilisées pour évaluer la NSU : la *Behavioural Inattention Test* (BIT) comportant une série de tests conventionnels et neuf tests dits « comportementaux » (Halligan *et al.*, 1991) et la Batterie d'Évaluation de la Négligence Spatiale Unilatérale du GEREN, de langue française, validée sur une population de 206 patients, permettant une évaluation à la fois du niveau de déficit, mais également de ses conséquences fonctionnelles (Azouvi *et al.*, 2002 ; pour les données normatives, voir Rousseaux *et al.*, 2001). Cette batterie comporte des tests visuo-perceptifs (par exemple, le test des figures enchevêtrées), visuo-graphiques (copie de dessin), ainsi qu'une échelle d'auto-évaluation de la NSU par le patient et par le thérapeute, permettant ainsi d'apprécier l'importance de l'anosognosie associée à la NSU (Bergego *et al.*, 1995).

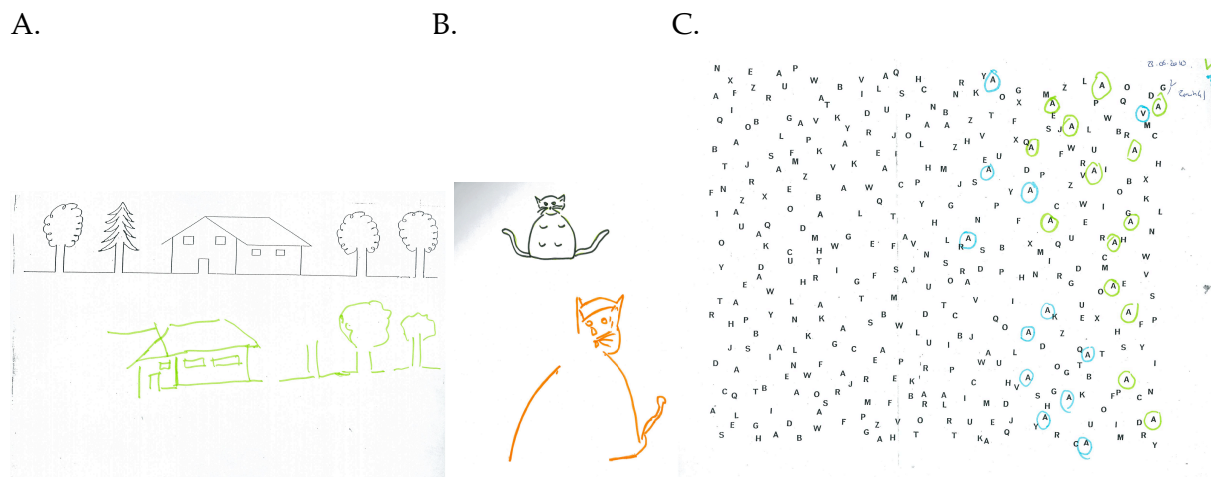


Figure 7 : A et B. copie de dessins réalisée par deux patients négligents ayant participé aux études 1 et 2 de cette thèse. C. Barrage de Mesulam (Mesulam, 1981) réalisé par un autre patient négligent.

B. Localisations cérébrales de la NSU

Des localisations cérébrales diverses induisent une NSU et peuvent être à l'origine de la variété des troubles rencontrés. Brain (1941) a, le premier, souligné l'importance des régions pariétales postérieures à l'origine du tableau « d'agnosie spatiale unilatérale ». Par la suite, Hécaen *et al.* (1956) ont montré, dans une étude radio-anatomique, l'importance de la région pariéto-occipito-temporale droite à l'origine du syndrome apraxo-agnosique (chez des patients ayant subi une exérèse chirurgicale de cette région du fait d'une épilepsie

pharmaco-résistante). Cette région a, par la suite, été confirmée sur une population plus importante de 179 patients (Hécaen *et al.*, 1972) ainsi que par les premières études en imagerie cérébrale par Heilman *et al.* (1983) puis par Vallar et Perani (1986). La NSU est retrouvée plus fréquemment après lésion du lobule pariétal inférieur, plus particulièrement dans sa portion à la jonction avec le lobe temporal (jonction temporo-pariétale) et plus rarement dans la portion dorso-latérale du lobe frontal de l'hémisphère droit (Vallar, 2001).

Par ailleurs, une lésion du sillon intrapariétal, qui sépare le lobule pariétal supérieur du lobule pariétal inférieur, entraîne différents troubles : ataxie optique *versus* NSU et difficultés de manipulation d'objets, respectivement au locus lésionnel (Binkofski *et al.*, 1999 ; Jeannerod *et al.*, 1994). L'implication de l'IPL dans la conscience visuo-spatiale gauche a été postulée chez l'homme (Vallar, 2001) à partir notamment des travaux réalisés chez le singe. Chez ce dernier, les neurones de l'IPL sont dévolus à une représentation de saillance des objets ayant une pertinence pour le comportement de l'animal et dont l'activité est corrélée aux déplacements de l'attention dans l'espace lors de tâches requérant la détection perceptive ou la mémoire spatiale (Gottlieb, 2002). La plupart des neurones de l'IPL encode la localisation des stimuli en coordonnées rétinotopiques mais leur activité est modulée par des informations sur les variables posturales comme la position et le mouvement des yeux, de la tête, du bras (Andersen *et al.*, 1997), ce qui permet une localisation spatiale précise dans divers cadres de références et peut expliquer que la NSU puisse se manifester simultanément par rapport à ces cadres (Driver & Mattingley, 1998 ; Gottlieb, 2002 ; Pouget & Driver, 2000).

Bien que la littérature soit encore équivoque, il semble donc que le cortex pariétal ait un rôle d'intégration plurimodal des informations. On peut se demander si ce rôle intégratif ne serait pas favorisé par la présence de nombreux neurones ayant des champs récepteurs bimodaux (auditivo-visuel au niveau de l'IPL et plutôt visuo-tactile au niveau du lobule intra-pariétal ventral), ce qui pourrait expliquer le fait que la NSU puisse concerner plusieurs modalités sensorielles ? Par ailleurs, les fortes connections du lobe pariétal avec les systèmes moteurs, pré-moteurs, ainsi qu'avec les aires extra-striées lui confèrent un rôle clé pour une orientation motrice et perceptive coordonnée vers les cibles.

Cette localisation pariétale a été précisée par la suite, à partir d'études utilisant la méthode de superposition de lésions (Bates *et al.*, 2003 ; Rorden & Karnath, 2004), au gyrus angulaire et à la partie médiane du lobe temporal (Mort *et al.*, 2003). Cette dernière région reste cohérente avec les résultats en imagerie fonctionnelle qui rapportent une activation de cette aire temporale lors de l'encodage d'une localisation spatiale ou de la récupération en mémoire de cette localisation (Epstein *et al.*, 1999). De plus, de récentes études ont montré l'implication des fibres de la substance blanche dans la NSU. En effet, il semble qu'une

combinaison de lésions du cortex pariétal inférieur et de déconnexions sous corticales pariéto-frontales (Doricchi & Tomaiulo, 2003) ou de déconnexions pariéto-frontales et pariéto-temporales (Leibovitch *et al.*, 1998) soient les causes les plus fréquentes d'observation du syndrome de NSU. Chez le singe, Gaffan et Hornak (1997) ont observé une NSU plus sévère avec des lésions confinées à la substance blanche. Déjà Geschwind, en 1965, avait proposé que la NSU puisse résulter d'une déconnexion entre les aires visuelles et somatosensorielles hémisphériques droites, *versus* gauches, dominantes pour le langage.

Certaines études ont confirmé l'implication de la substance blanche sous-corticale dans le déterminisme du comportement d'héminégligence en rapportant des cas de patients porteurs de lésions touchant les fibres inter-hémisphériques du corps calleux (Heilman & Adams, 2003 ; Ishiai *et al.*, 2001). Par ailleurs, récemment, une étude a montré l'implication d'une lésion des fibres d'association intra-hémisphériques dans la NSU (Mort *et al.*, 2003). Cette lésion concerne les fibres d'association pariéto-frontales aussi appelées « faisceau longitudinal supérieur » (Doricchi & Tomaiulo, 2003 ; Thiebaut de Schotten *et al.*, 2005). Thiebaut de Schotten *et al.* (2005) ont mesuré les erreurs de déviation vers la droite dans une tâche de bissection de lignes au cours de stimulations électriques (inactivations transitoires) lors de la résection d'un gliome chez deux patients présentant une lésion droite (l'une située sur la partie caudale du lobe temporal, l'autre sur le lobe pariétal inférieur). Diverses régions corticales et sous-corticales dans la substance blanche ont ensuite été stimulées afin de minimiser les dégâts de l'exérèse. L'inactivation de deux structures corticales en particulier déterminait une déviation : il s'agissait du gyrus supra-marginal (la partie antérieure du lobule pariétal inférieur) et de la partie caudale du gyrus temporal supérieur. En revanche, l'inactivation d'une partie plus antérieure du gyrus temporal supérieur ainsi que du champ oculomoteur frontal, ne provoquait pas de déviation significative. Toutefois, les déviations les plus massives (de l'ordre de 30% de la longueur du segment droit de la ligne) étaient observées lors de l'inactivation de la substance blanche au niveau du lobule pariétal inférieur (voir Figure 8A et 8B).

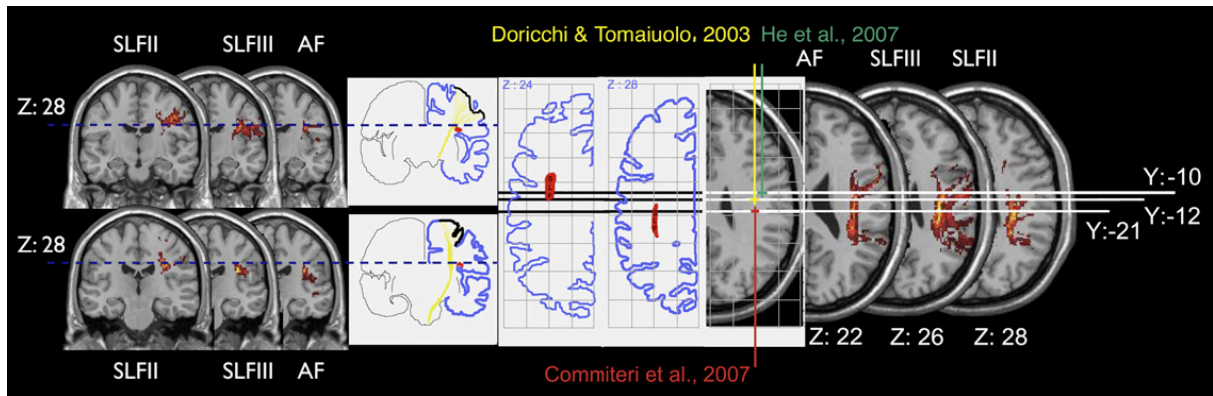


Figure 8A: extraite de Doricchi, Thiebaut de Schotten, Tomaiuolo, & Bartolomeo, 2008 ; Meta-analyse des plus récentes études concernant la localisation anatomique des lésions cérébrales retrouvées dans la NSU (Committeri et al., 2007 ; Doricchi & Tomaiuolo, 2003 ; He et al., 2007) ; les lésions sont principalement retrouvées au niveau du faisceau arcué (AF) et du faisceau longitudinal supérieur (SLF).

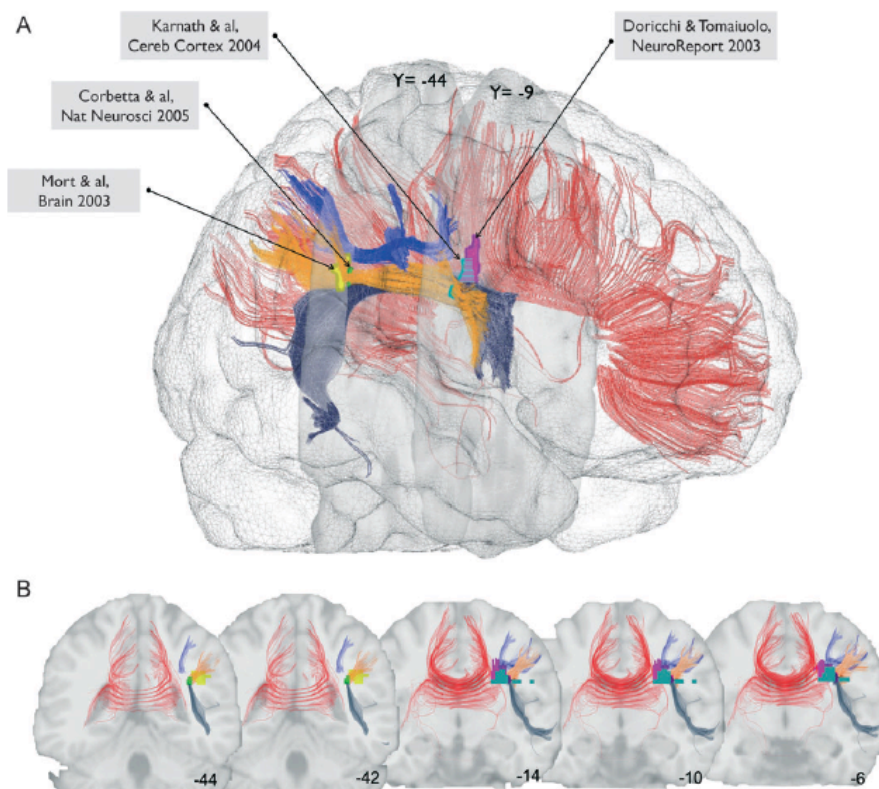


Figure 8B: extraite de Bartolomeo, Thiebaut de Schotten & Doricchi, 2007. Vues latérales (A) et coronales (B) des fibres de la substance blanche sur un cerveau normalisé (en rouge, le corps calleux ; en bleu foncé, le faisceau arcué ; en orange, le faisceau longitudinal supérieur II ; en bleu clair, le faisceau longitudinal supérieur III) ; sont représentées sur ces différentes vues le recouvrement avec les lésions présentées par les patients issus de quatre études (en rose, Doricchi & Tomaiuolo, 2003 ; en jaune, Mort et al., 2003 ; en bleu pâle, Karnath et al., 2004 ; en vert, Corbetta et al., 2005).

Le polymorphisme clinique de la négligence spatiale unilatérale rejoint donc un polymorphisme anatomique, la négligence pouvant être liée à la combinaison variable de différentes aires cérébrales, toutes néanmoins situées au niveau temporo-pariétal, le plus fréquemment droit.

C. Approches sémiologiques de la NSU

Si le syndrome de négligence spatiale unilatérale a tout d'abord été interprété en terme de déficit sensoriel primaire (*e.g.* Battersby *et al.*, 1956), il s'est peu à peu modifié à mesure de l'évolution de la neuropsychologie clinique et expérimentale en « syndrome cognitif global ».

A l'origine, Hécaen (1962) et Battersby *et al.* (1956) interprètent la NSU comme une forme d'amputation du champ visuel ; néanmoins, il apparaît très tôt qu'il existe une double dissociation entre l'hémianopsie latérale homonyme et la NSU. De Renzi *et al.* (1970) montrent ainsi que la NSU ne peut être attribuée à une amputation du champ visuel dans la mesure où elle peut être observée même en l'absence de tout contrôle visuel (ce qui a été confirmé par la suite, voir par exemple Chokron *et al.*, 2002 ; 2004). La NSU peut se manifester non seulement dans l'espace visuel mais également auditif (Bisiach *et al.*, 1984), tactile (Bisiach *et al.*, 1985) ou imaginé (Bisiach & Luzzatti, 1978) ou encore engager des représentations centrées sur le corps et/ou sur l'objet. Ces multiples dissociations ont conduit à voir la NSU comme un déficit très hétérogène (Vallar, 1994) et de nombreuses hypothèses ont été émises afin d'expliquer l'extrême variabilité des symptômes rencontrés : hypothèses attentionnelles (*e.g.* Heilman & Valenstein, 1979 ; Kinsbourne, 1993 ; Mesulam, 2002), représentationnelles (*e.g.*, Bisiach & Luzzatti, 1978), ou trouble de la conscience (*e.g.* Vuilleumier & Rafal, 1999).

A partir des années 1980, la NSU a été abordée comme un trouble de la cognition spatiale, pouvant résulter essentiellement soit d'un trouble de l'orientation de l'attention dans l'espace, soit d'un trouble spécifique de l'organisation dans l'espace.

1. Négligence spatiale unilatérale et représentation mentale

L'imagerie mentale correspond à la faculté par laquelle nous pouvons visualiser un stimulus de mémoire (Bartolomeo, 2002). En élaborant des images mentales, nous pouvons

créer des cartes représentationnelles, attribuant une dimension spatiale aux objets, dimension qui peut être sélectivement endommagée dans la NSU. Parmi les premières descriptions de patients présentant un déficit au niveau des représentations spatiales, on trouve Bisiach et Luzzatti (1978) qui ont introduit le terme de NSU représentationnelle. Ces deux auteurs demandent à leurs patients de décrire une place familière, la place de la Cathédrale à Milan, selon deux perspectives diamétralement opposées (Figure 9).



Figure 9 : Photographie de la « Piazza del Duomo » à Milan (www.vacancesitalie.net). Dans l'expérience de Bisiach et Luzzatti (1978), les patients devaient s'imaginer sur la place et décrire tout ce qu'ils « voyaient » soit en faisant face à la cathédrale, soit en lui faisant dos.

Pour chaque point de vue, les patients rapportent les items situés à droite et peu d'items, voire aucun, à gauche. Pour les auteurs, ce comportement reflèterait l'existence d'une représentation spatiale analogique et symétrique dans les deux hémisphères cérébraux qui serait partiellement détruite dans la NSU représentationnelle. Les patients auraient perdu la moitié gauche d'une représentation cognitive de l'espace. D'autres auteurs proposent en revanche que le déficit ne se situerait pas au niveau de la représentation, mais plutôt au niveau de l'exploration de cette représentation (Bartolomeo *et al.*, 2005). La carte mentale serait intacte, mais les patients ne seraient pas capables d'explorer la partie gauche de leurs images mentales. Suite aux descriptions de Bisiach et Luzzatti (1978), de nombreux cas de dissociation entre NSU représentationnelle et perceptive ont été rapportés (Beschlin *et al.*, 2000 ; Ortigue *et al.*, 2001). La question est alors de savoir si la NSU représentationnelle est une entité à part entière ou si elle fait partie intégrante de la NSU perceptive. Bartolomeo *et al.*, (1994 ; 2005) suggèrent qu'une NSU représentationnelle sans NSU perceptive peut se manifester au décours de la maladie. Les patients montreraient originellement une

association entre NSU représentationnelle et visuelle, puis, grâce aux stratégies compensatoires perceptives (appries, par exemple, en rééducation ou hors rééducation), ils récupéreraient uniquement de leur déficit perceptif. Cependant, un cas de patient semble aller à l'encontre de la position de Bartolomeo *et al.* (1994 ; 2005) : ainsi, Beschin *et al.* (1997) rapportent un patient avec un large infarctus pariétal droit sans signe évident de NSU perceptivo immédiate après l'accident vasculaire cérébral, mais présentant une NSU limitée à l'imagerie visuelle. L'altération est extrêmement sévère lorsque le patient est évalué par la description de places familières et de la carte d'Italie. Le cas de NSU représentationnelle « pure », décrit par Ortigue *et al.* (2001), semble également être en contradiction avec cette hypothèse puisque le patient manifeste une NSU représentationnelle apparemment isolée en phase aiguë¹.

L'un des problèmes de la mise en évidence de la NSU représentationnelle peut être dû au manque de spécificité et de sensibilité des épreuves. En effet, de nombreux tests utilisés pour évaluer un déficit perceptif sont standardisés et permettent ainsi un consensus dans l'interprétation des résultats, alors que les principales épreuves évaluant un déficit représentationnel font appel aux processus d'évocation, en demandant aux patients de décrire de mémoire des lieux familiers et sont, de ce fait, sensibles aux connaissances antérieures du sujet. La NSU représentationnelle reste donc, à l'heure actuelle, un défi d'interprétation à la fois pour la rééducation des patients et pour une meilleure compréhension des liens qui existent entre l'imagerie mentale et la perception visuelle.

2. Négligence spatiale unilatérale et orientation de l'attention

Les théories attentionnelles de la NSU reposent sur des observations cliniques classiques comme la présence de « l'attraction magnétique » du regard vers le côté ipsilésionnel (le fait que ces patients tendent à regarder vers la droite dès qu'une scène visuelle se présente à leurs yeux, Gainotti *et al.*, 1991) et l'impossibilité apparente des stimuli présentés du côté opposé à la lésion cérébrale à capturer l'attention des patients. Il existe ainsi de nombreux résultats indiquant que la NSU résulte d'une association de plusieurs désordres de l'attention dans l'espace (nous ne présenterons ici qu'une rapide vue

¹ *A contrario* des travaux de Bartolomeo *et al.*, (1994 ; 2005), les études de Beschin *et al.*, (1997) et de Ortigue *et al.*, (2001) sont des études de cas unique, leurs résultats doivent donc être pris avec précaution et la question de la double dissociation reste donc, à ce jour, encore sujette à discussion.

d'ensemble, pour une revue détaillée voir Bartolomeo & Chokron, 2002 ; Chokron *et al.*, 2008 ; Urbanski *et al.*, 2007).

La NSU est plus fréquente, plus sévère et plus durable après une lésion touchant l'hémisphère droit que gauche (*e.g.* Beis *et al.*, 2004). Cette asymétrie a encouragé l'émergence de modèles anatomo-cliniques du contrôle de l'attention par les hémisphères cérébraux (*e.g.* Heilman *et al.*, 1979 ; 1983 ; 1985). Le modèle « final » de Heilman (2001) suppose que chaque hémisphère cérébral contrôle les niveaux attentionnels et intentionnels de l'hémi-espace controlatéral avec toutefois une compétence supplémentaire de l'hémisphère droit pour activer les systèmes attentionnels droit et gauche alors que l'hémisphère gauche ne pourrait activer que le système attentionnel controlatéral. Le niveau attentionnel et le niveau intentionnel mettraient en jeu des réseaux distincts : (1) un réseau postérieur qui générerait l'attention spatiale *via* le thalamus qui filtrerait les informations sensorielles vers le cortex et les régions associatives, et (2) un réseau antérieur qui générerait l'intention *via* des boucles cortico-sous-corticales passant par le thalamus et les noyaux gris centraux. Une lésion hémisphérique gauche ne déterminerait pas une NSU sévère puisque l'hémisphère droit serait capable de compenser en partie l'orientation de l'attention vers la droite alors que l'hémisphère gauche ne pourrait pas prendre le relais en cas de lésion hémisphérique droite pour orienter l'attention vers la gauche.

Le modèle de Kinsbourne (1970 ; 1993) suppose quant à lui que l'activation d'un hémisphère a pour conséquence l'apparition d'un biais attentionnel controlatéral. Les deux hémisphères s'inhiberaient réciproquement par l'intermédiaire du corps calleux. En condition physiologique, le vecteur attentionnel de l'hémisphère gauche serait plus puissant que celui de l'hémisphère droit du fait de la prépondérance de l'activité langagière chez l'homme. Ainsi, une lésion hémisphérique gauche diminuerait l'importance du vecteur attentionnel et permettrait une sorte de rééquilibrage en diminuant également l'inhibition exercée sur l'hémisphère droit. De ce fait, une lésion gauche ne donnerait peu ou pas de signes de NSU droite. En revanche, une lésion hémisphérique droite aurait pour conséquence de rendre encore plus puissant le biais attentionnel physiologique vers la droite, en libérant l'hémisphère gauche des inhibitions exercées par l'hémisphère droit. Selon Kinsbourne, il faudrait donc plutôt parler « d'hyper-attention droite » que de NSU gauche ; cependant des travaux plus récents de Bartolomeo et Chokron (1999 ; 2002) vont à l'encontre de ce modèle et indiquent, grâce à une étude utilisant des temps de réaction, que les patients négligents présentent et une hyper-attention pour le côté ipsilésionnel et un trouble de l'attention dirigée vers le côté controlésionnel (dans le cas d'une lésion droite).

Enfin, le modèle de Mesulam (1981 ; 2002) suppose un circuit attentionnel impliquant trois régions interconnectées. Ces régions sont sous l'influence d'un système réticulé ascendant activateur permettant un niveau d'éveil et de vigilance suffisants, et sont

connectées à la fois à des structures sous-corticales comme le colliculus supérieur, le pulvinar et le striatum, mais aussi à un ensemble d'aires situées dans le cortex pré-moteur, pré-frontal latéral, orbito-frontal, temporal latéral supérieur, para-hippocampique et insulaire. Mesulam décrit (1) un composant pariétal postérieur permettant la création d'une représentation mentale dynamique d'événements saillants dans des coordonnées multiples et le calcul des stratégies de mouvements attentionnels ; (2) Un composant frontal centré sur le champ oculomoteur frontal, les cortex pré-moteur et pré-frontal, permettant la conversion de plans et d'intentions en séquences motrices qui dirigent le foyer attentionnel ; Et (3) le gyrus cingulaire permettant l'identification de la pertinence motivationnelle des stimuli. Mesulam ajoute également à son modèle une dominance de l'hémisphère droit pour contrôler bilatéralement la distribution attentionnelle, alors que l'hémisphère gauche n'aurait de compétence que pour un contrôle controlatéral, et postule que le volume et l'activité des aires dévouées aux processus attentionnels sont plus importants dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche.

Le trouble attentionnel de la NSU peut donc affecter les traitements les plus précoces de l'information spatiale comme des traitements plus tardifs intervenant lors de la formation de représentations basées sur l'objet (*e.g.* Rapp & Caramazza, 1997). L'approche attentionnelle de la NSU permet ainsi d'expliquer, au moins en partie, la grande variabilité des performances des patients. Si les recherches de ces dernières années ont enrichi de façon importante la sémiologie de la NSU ainsi que l'étude des mécanismes déficitaires pouvant être impliqués dans ce syndrome, aucune hypothèse explicative ne fait l'unanimité actuellement.

Conclusion

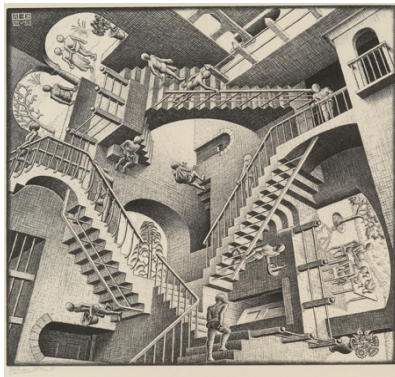
Les troubles caractérisant la négligence spatiale unilatérale peuvent donc être la cause d'une altération au niveau d'une étape des processus d'élaboration cognitive allant de la perception à l'action. En résumé, les hypothèses sur la négligence ont successivement impliqué : (1) un déficit sensoriel ou moteur empêchant la perception ou l'action dans l'hémi-espace négligé ; (2) Un trouble attentionnel entraînant un défaut des mécanismes d'orientation de l'attention spatiale ; (3) Un déficit représentationnel gênant la construction et / ou l'exploration des images mentales spatiales ; (4) Un trouble référentiel, la déviation ipsilésionnelle du cadre de référence égocentrique entraînant une distorsion des structures de l'espace de perception et d'action ; (5) Un trouble de la mémoire spatiale, générant une exploration persévératrice de l'hémi-espace droit au détriment de l'hémi-espace gauche négligé. Les trois premières études de cette thèse tentent d'étayer ce débat, en apportant de nouveaux arguments expérimentaux.

CHAPITRE 3

PERCEPTION DE LA PROFONDEUR : DONNEES ANATOMIQUES, PHYSIOLOGIQUES ET LESIONNELLES

«On doute
La nuit...
J'écoute : -
Tout fuit,
Tout passe ;
L'espace
Efface
Le bruit.»

Victor Hugo, les Orientales, XXVIII (1829).



La Relativité, Maurits Cornelis Escher, 1953

I. Perception de la profondeur (ou perception tridimensionnelle, 3D)

A. Contexte historique psychologique de la perception 3D et indices de profondeur

Les études en neuropsychologie nous ont permis de rendre compte du rôle essentiel du cortex pariétal dans la représentation de l'espace (Chapitre 2). Nous allons voir dans ce chapitre comment la neuropsychologie et les études de cas de patients cérébro-lésés sont compatibles avec nos connaissances actuelles, issues des travaux en neuro-anatomie et en physiologie, chez le primate et chez l'homme, sur le rôle du cortex pariétal dans le traitement des informations de profondeur. La voie pariétale, impliquée dans le traitement

d'informations attentionnelles et représentationnelles, joue en effet un rôle primordial dans la perception tridimensionnelle. La perception des objets en 3D n'est pas une tâche simple pour le système visuel. Les informations spatiales sont compressées et réduites du fait que le monde – en 3D, est projeté sur la surface des rétines en deux dimensions. Afin que nous puissions voir la profondeur, le système visuel doit reconstruire la configuration 3D des objets, leur structure et leur localisation dans l'espace, grâce à des indices qui sont compris dans l'image rétinienne en 2D. Ces indices sont aussi appelés « indices de profondeur ». La façon dont le système visuel (re)construit une représentation 3D du monde qui nous entoure en utilisant ces indices de profondeur a fait l'objet de très nombreux travaux (pour une revue, voir par exemple, Tsutsui *et al.*, 2005). Nous nous attacherons ici à présenter les différents types d'indices de profondeur – monoculaires et binoculaires –, la façon dont ils s'intègrent et les bases physiologiques de la perception 3D, pour enfin nous intéresser aux troubles de la vision en profondeur après une lésion cérébrale (pariétale).

Wheatstone (1838) a été le premier à démontrer empiriquement que la disparité binoculaire produisait une impression de profondeur. Grâce à un stéréoscope – qui lui permettait de simuler la vision de l'œil gauche et de l'œil droit de façon indépendante, il a démontré que l'existence d'une légère différence dans les positions et les formes des images correspondant respectivement à l'œil gauche et à l'œil droit, produisait une impression de profondeur. En parallèle du travail empirique de Wheatstone, la géométrie de la disparité binoculaire a été complétée par les travaux de Volkman (1836) et Helmholtz (1910). Une autre marche importante dans la compréhension du rôle exact de la disparité binoculaire à la vision en profondeur a été rendue possible notamment par Julesz (1964) grâce au « *random dot stereogram* », dans lequel les formes 3D sont définies uniquement par les disparités existantes entre les points correspondants à l'œil gauche et à l'œil droit. De cette manière, la perception de la profondeur ne peut être perçue qu'après avoir fusionné les images provenant des deux yeux. Cette étude *princeps* a clairement démontré les principes de la vision stéréoscopique, à savoir que la disparité binoculaire, seule, peut produire une forte impression de perception 3D et que cette disparité peut être détectée indépendamment de la détection des contours 2D.

Gibson (1950) a sans doute été l'un des premiers à développer une théorie psychophysique de la vision permettant d'expliquer l'importance des indices monoculaires (texture, ombrage, perspective linéaire) dans la perception de la profondeur. Il a en effet suggéré que le système visuel extrait l'information spatiale des images rétiniennes 2D grâce à la détection de « gradients » (par exemple : la taille et la densité de gradients de texture, des gradients de luminance pour l'ombre, des gradients de vitesse pour le mouvement). Après les travaux de Gibson, de nombreuses études psychophysiques ont montré que les êtres humains perçoivent la profondeur avec une très grande précision à partir de multiples

indices monoculaires, comme les gradients de texture (e.g. Gibson, 1950 ; Gruber & Clarck, 1956), la perspective linéaire (e.g. Stevens, 1983) et la parallaxe du mouvement (e.g. Braunstein, 1968).

Von Helmholtz (1867) soutenait déjà l'idée de la perception visuelle comme inférence inconsciente : la perception est indirectement liée aux objets du monde et nécessite une certaine connaissance – qui en tant que telle doit être apprise - pour que l'on puisse inférer un résultat perceptif à partir des informations sensorielles. Ces dernières sont insuffisantes et ambiguës : par exemple, une infinité d'objets tridimensionnels peut projeter la même image bidimensionnelle sur la rétine (voir Figure 10). Des processus d'inférence, ou des indices, doivent donc entrer en jeu pour construire une perception finale non ambiguë, sur la base des informations sensorielles et grâce aux connaissances acquises sur le monde au préalable.

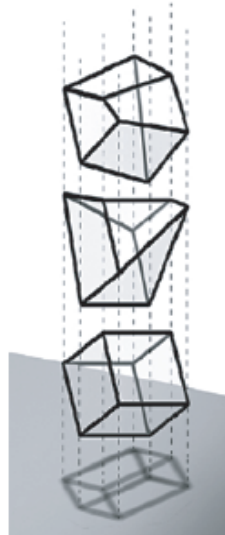


Figure 10 : *Inférence de la structure tridimensionnelle. Un nombre infini de structures tridimensionnelles peut projeter la même image sur la rétine. Cependant, une structure cubique nous semble plus probable que toute autre configuration possible (extraite de Kersten & Yuille, 2003, adaptée de Sinha & Adelson, 1993).*

Pour reconstruire la profondeur, notre système visuel utilise un large ensemble d'indices monoculaires et binoculaires. Ainsi, les peintres et artistes le savent depuis bien longtemps : nous avons besoin de multiples indices visuels afin d'obtenir une perception tridimensionnelle stable (Figure 10). Par exemple, l'ombre, la perspective linéaire (deux lignes parallèles dans notre environnement se rapprochent au fur et à mesure que la distance de l'observateur augmente), la texture d'un objet (avec la distance, la densité des éléments

d'un motif augmente), mais aussi d'autres indices monoculaires² sont à même de nous faire percevoir la profondeur relative d'un objet, sa forme, sa position dans l'espace. Il nous faut donc mettre en relation de multiples indices de profondeur présents dans une image avec une profondeur réelle. Chaque indice se concentre sur un seul aspect de l'image et nous traitons ces informations afin d'obtenir un attribut, spécifique, de l'environnement (Figure 11).

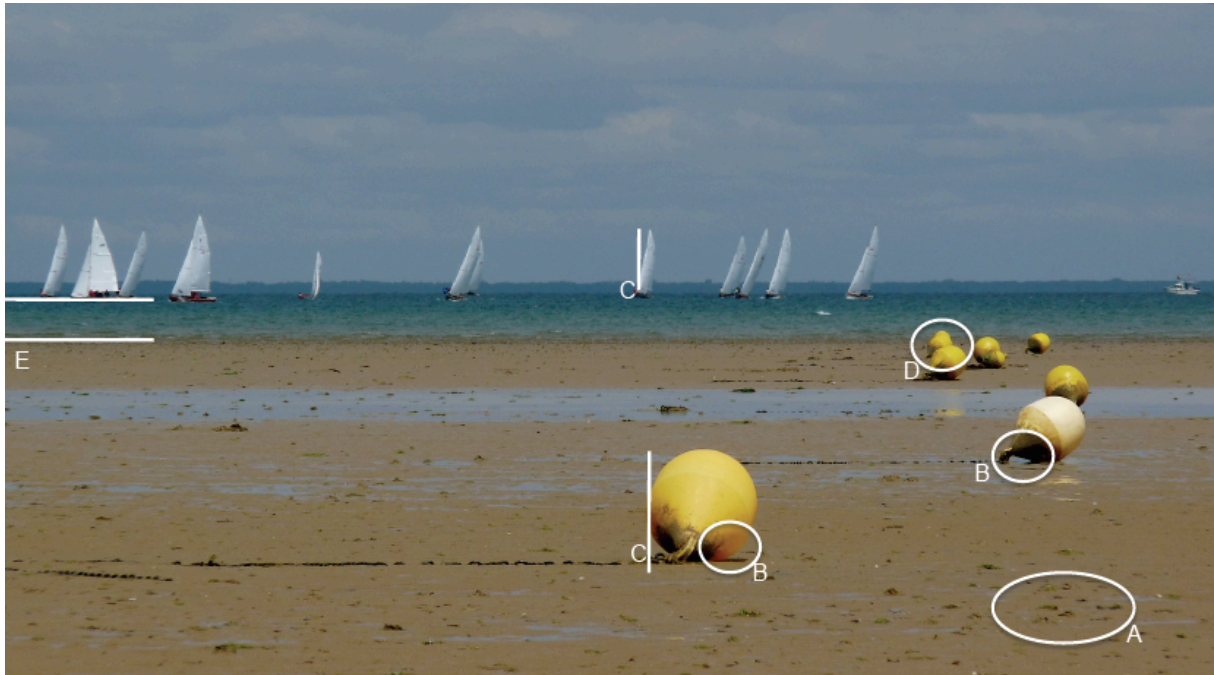


Figure 11 : Indices de perception 3D : (A) texture, (B) ombre, (C) taille relative, (D) recouvrement ou occlusion, (E) perspective atmosphérique.

B. Etude d'un indice binoculaire de perception 3D : l'exemple de la disparité binoculaire

Les neurones sensibles à la disparité binoculaire ont d'abord été trouvés dans le cortex visuel du chat (Barlow *et al.*, 1967 ; Nikara *et al.*, 1968). Plus tard, des neurones similaires ont été trouvés dans le cortex visuel du macaque au niveau de V1, V2, V3 et V3A (*e.g.* Adams & Zeki, 2001 ; Poggio *et al.*, 1988). Les neurones situés dans ces aires ont des champs récepteurs relativement petits et présentent une organisation rétinotopique ; ils sont spécifiques à une

² D'autres indices monoculaires existent, comme le recouvrement, l'occlusion ou la perspective atmosphérique. Nous ne les étudierons pas dans le cadre de cette thèse.

disparité en particulier : « proche », « lointaine », ou « aucune disparité ». Dans une de leur étude, Taira *et al.*, (2000) ont observé un groupe de neurones sensibles à la disparité, situés au niveau du cortex intrapariétal caudal (CIP) qui borde l'aire V3A et le sulcus intra-pariétal (LIP), du côté antérieur et postérieur, respectivement. Les neurones du CIP ont de larges champs récepteurs et ne présentent pas d'organisation rétinotopique ; ils répondent sélectivement à l'orientation d'une surface plate, définie par un gradient de disparité binoculaire dans un *random-dot-stereogram*. Certains neurones sensibles à la disparité maintiennent leur sélectivité à l'orientation d'une surface 3D, même en l'absence d'indice de disparité si les indices de perspective linéaire sont présents (Tsutsui *et al.*, 2001). Ce fait a conduit les auteurs à réaliser une étude systématique des effets des indices monoculaires sur la réponse des neurones du CIP *via* l'utilisation de gradients de texture (Tsutsui *et al.*, 2002). Gibson avait en effet suggéré que les gradients de texture devaient être l'un des indices monoculaires les plus importants dans la perception d'une surface en profondeur (Gibson, 1950). Ils observent que les neurones du CIP extraient l'information du gradient de texture par rapport à un *pattern* arbitraire, ainsi que la taille et la densité d'une texture afin d'établir une représentation stable de l'orientation d'une surface 3D.

C. Etude d'un indice monoculaire de perception de la profondeur : l'ombre portée³

Les indices d'ombre sont un indice monoculaire important dans le processus de perception 3D d'une scène. Si leurs effets sont apparents dans les images statiques, ils le sont d'autant plus dans les scènes dynamiques. Cet effet est ainsi illustré *via* l'illusion de la « balle dans la boîte » (Kersten *et al.*, 1997 ; Figure 12). La configuration classique de cette illusion se présente de la façon suivante : une petite balle ainsi que son ombre effectuent un mouvement de va et vient à l'intérieur d'une boîte ouverte. Lorsque la balle et son ombre se déplacent à travers la boîte en suivant la même trajectoire, l'observateur perçoit la balle comme se déplaçant en profondeur depuis le bord proche de la boîte vers le fond de celle-ci ; tandis que lorsque la trajectoire de l'ombre est horizontale, l'observateur a l'impression que la balle, tout en restant dans le plan frontal de la boîte, s'élève en hauteur.

³ Pour des raisons de simplification, dans la suite du texte nous remplacerons le terme « ombre portée » par « ombre » (voir Chapitre 5 pour les différentes dénominations de l'ombre).

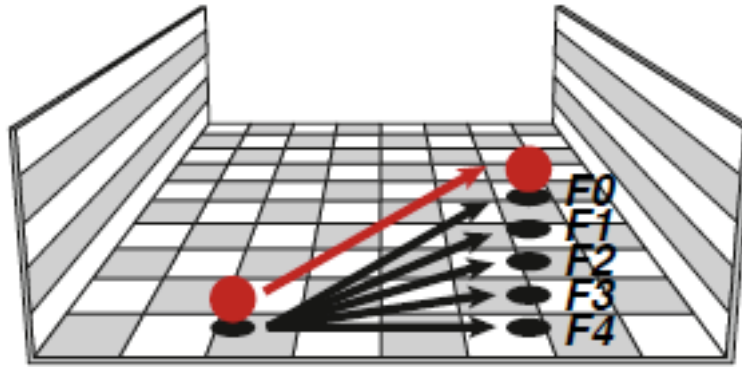


Figure 12 : « Ball in the box », extraite de Katsuyama *et al.*, 2010 ; le mouvement de l'ombre induit un changement de perception dans la trajectoire de la balle : roulant vers le fond de la boîte (vers F0) ou s'élevant dans le plan frontal (de F4 à F0) (<http://vision.psych.umn.edu/users/kersten/kersten-lab/images/ball-in-a-box.mov>).

Le changement de perception de la trajectoire de la balle – roulant vers le fond de la boîte, ou s'élevant dans le plan frontal – est induit par le mouvement de l'ombre, non par la balle elle-même. Cette illusion montre que l'indice d'ombre a une influence sur la perception des relations entre les différents objets d'un espace en trois dimensions. D'autres études ont, par ailleurs, montré que l'effet du mouvement de l'ombre est si fort, qu'il peut occulter celui d'autres indices de perception 3D (comme des changements dans la taille de la balle) ou des effets impliquant la position de la source lumineuse (Kersten *et al.*, 1997). Il a aussi été montré que les enfants âgés de 6 à 7 mois pouvaient percevoir les changements de trajectoire de la balle induits par les effets d'ombre dans ce type d'illusion (Imura *et al.*, 2006). Ces recherches suggèrent donc que les circuits neuronaux impliqués dans la perception du mouvement dans un espace 3D *via* les indices d'ombres sont opérants dès les premiers stades du développement. Néanmoins, comment la perception de la profondeur par les indices d'ombre s'effectue reste une question ouverte car très peu de recherches se sont penchées sur ce problème.

Katsuyama *et al.* (2010), dans une étude parue très récemment, ont investigué les mécanismes corticaux impliqués dans la vision 3D à partir des indices d'ombre grâce à l'IRMf. Ils se basent sur les études psychophysiques de Mamassian *et al.*, (1998 ; 2004) qui ont proposé que les mécanismes de traitement de cet indice, dans l'illusion de la « balle dans la boîte », suivaient trois étapes: (1) la segmentation de la région ombrée du reste de l'image et sa labellisation comme « ombre portée », (2) le liage de la balle avec son ombre (le « *shadow correspondence problem* », Mamassian, 2004 ; voir Chapitre 5), et (3) l'inférence de l'agencement spatial de l'objet par rapport à sa position et à celle de son ombre dans la scène visuelle. Katsuyama *et al.* (2010) trouvent que le sulcus occipital postérieur (POS ;

bilatéralement) et le précunéus ventral droit sont activés lors de la perception de la trajectoire de la balle, induite par l'ombre dans l'illusion (Figure 13). Ces résultats font écho à plusieurs études qui ont montré le rôle de la région intra-pariétale dans la perception de la profondeur, à partir d'indices monoculaires variés, comme l'activation de la jonction pariéto-occipitale dans la perception 3D à partir du mouvement (Beer *et al.*, 2009 ; Orban *et al.*, 1999), l'activation du sulcus intra-pariétal postérieur dans la perception d'une surface à partir des indices d'ombres (Georgieva *et al.*, 2008 ; Taira *et al.*, 2001), ou, enfin, l'activation du sulcus intra-pariétal antéro-postérieur dans la perception de l'orientation d'une surface à partir d'un gradient de texture (Shikata *et al.*, 2008).

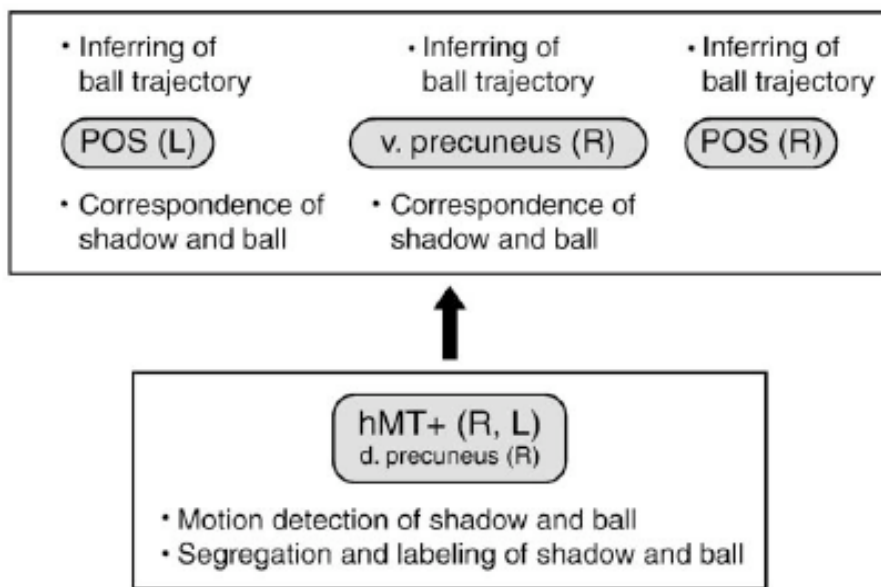


Figure 13 : Extraite de Katsuyama *et al.* 2010. Diagramme schématique des mécanismes sous-jacents à la vision 3D à partir de l'intégration des indices d'ombre, en fonction du modèle présenté par Mamassian *et al.* (1998) et des résultats d'imagerie cérébrale obtenus par les auteurs. (d. precuneus : précuneus dorsal ; v. precuneus : précuneus ventral). Le mouvement de la balle et de son ombre est tout d'abord détecté par l'aire MT et par le précuneus dorsal droit ; cette détection facilite la segmentation entre l'ombre et l'arrière plan. Le processus de correspondance entre l'ombre et l'objet s'effectue dans le sulcus pariéto-occipital gauche et dans le précuneus ventral droit. Enfin, la disposition spatiale de la balle dans la scène est inférée à partir des relations entre celle-ci et son ombre dans la portion postérieure du cortex pariétal médial (où le sulcus pariéto-occipital joue un rôle majeur).

II. Intégration des indices de profondeur

Marr (1982) suggère dans sa théorie computationnelle de la vision que l'un des buts majeurs du système visuel est d'établir une représentation 3D de la structure d'un objet dans des coordonnées centrées sur l'objet. Pour lui, l'information de profondeur doit d'abord être extraite indépendamment des indices 3D individuels – comme la disparité binoculaire, le gradient de texture, l'ombre et la parallaxe du mouvement – et ensuite ces informations, qui proviennent de multiples sources, doivent être intégrées afin d'établir une représentation générale et globale de la géométrie de la surface. Un tel modèle implique que le système visuel est capable d'extraire l'information de profondeur de plusieurs indices pris individuellement, et qu'il existe une interaction à un niveau perceptif entre les informations provenant de ces différents indices. Cette interaction entre les indices de profondeur monoculaires et binoculaires à un niveau perceptif a notamment été démontrée en utilisant une méthode d'adaptation : en effet, l'adaptation à un gradient de texture peut biaiser la perception de l'orientation d'une surface basée sur la disparité binoculaire (Poom & Borjesson, 1999).

La façon dont les indices monoculaires et binoculaires se combinent afin de nous conduire à une perception correcte de la profondeur reste encore un relatif mystère (Landy *et al.*, 1995). Chaque indice pris isolément constitue un indicateur ambigu de la distance, de la profondeur et de la structure d'un objet (Knill & Saunders, 2003). Cette ambiguïté peut être réduite en combinant les informations, qualitativement différentes (Landy *et al.*, 1995), provenant de plusieurs indices ; mais la façon dont les indices de profondeur sont combinés reste un sujet de débat continu. Une variété de combinaison est possible ; au niveau le plus basique, on peut identifier trois alternatives (Bruno & Cutting, 1988) : la sélection (utiliser simplement la source disponible la plus efficace et ne pas prendre en compte les autres), l'addition (les sources d'informations s'additionnent), et la multiplication (certaines sources sont utilisées pour corriger l'information d'autres sources). Des élaborations plus complexes de ces processus sont possibles (comme, par exemple, une moyenne pondérée des différents indices présents, voir Knill & Saunders, 2003). Landy *et al.* (1995) insistent sur le caractère dynamique des règles de combinaison des indices de profondeur, dans le sens où celles-ci tiendraient compte du contexte et de la disponibilité des indices visuels dans l'environnement pour le traitement pondéré de ces derniers. Selon ces auteurs, les indices perceptifs seraient traités individuellement et ensuite combinés, préservant ainsi une certaine modularité entre les traitements (« *weak fusion* »), contrairement à d'autres modèles (« *strong fusion* ») qui proposent qu'un traitement unique et interactif soit appliqué en une fois à tous

les indices de profondeur présents. Dans le même ordre d'idées, Knill et Saunders (2003) proposent un modèle de l'observateur idéal⁴ qui pondérerait le traitement et l'influence des indices de façon inversement proportionnelle à l'incertitude subjective suscitée par l'ambiguïté de chaque indice pris isolément.

A. Représentation intégrée de l'orientation d'une surface en profondeur

Marr (1982) suggère aussi qu'une représentation généralisée de la géométrie des surfaces 3D peut être réalisée en intégrant les informations issues de différentes sources, après l'extraction individuelle, pour chacune de ces sources, des informations de profondeur. En accord avec cette prédiction, Tsutsui *et al.* (2001 ; 2002) observent un groupe particulier de neurones qui sont sélectifs à l'orientation d'une surface en 3D et sensibles à de multiples indices de profondeur. Des neurones du CIP (*caudal intraparietal sulcus*) sensibles au gradient de texture, 77% montrent aussi une sélectivité à l'orientation d'une surface 3D définie par un gradient de disparité (*random-dot-stereogram*). Le résultat le plus intéressant de leur étude étant que, grâce à l'intégration des informations issues du gradient de texture et de celles issues de la disparité, ils ont pu montrer que les neurones du CIP semblent construire une représentation généralisée, globale, de l'orientation d'une surface 3D. Suite à ces études, Liu *et al.* (2004) trouvent un effet de convergence similaire des gradients de texture et de disparité pour les neurones du STS (*superior temporal sulcus*) dans sa partie rostrale.

Cette concentration importante de neurones qui intègrent les informations de multiples indices de profondeur suggère donc que ces régions pariéto-temporales sont des structures clés pour la vision en profondeur. De récentes études en imagerie fonctionnelle chez le singe tendent aussi à montrer la convergence de multiples indices de profondeur au niveau du CIP. Ces travaux en IRMf (chez les macaques) indiquent que le CIP est activé lorsqu'ils doivent regarder des mosaïques définies selon plusieurs disparités (Tsao *et al.*, 2003) et lorsqu'on leur montre des formes 3D définies par un gradient de texture (Serenio *et al.*, 2002). Chez les êtres humains, l'aire caudale intrapariétale – une aire homologue au CIP chez le singe – est activée lorsque les sujets observent des mosaïques définies par une certaine disparité (Tsao *et al.*, 2003) ou lorsqu'ils doivent discriminer l'orientation d'une surface 3D définie par un gradient de texture (Shikata *et al.*, 2001) ou par un gradient d'ombre (Taira *et al.*, 2001).

⁴ L'observateur idéal peut être défini comme l'observateur optimal pour une tâche donnée et qui aurait une connaissance parfaite des stimuli, sans bruit interne venant perturber sa performance (Wallace & Mamassian, 2003).

Toutes ces études semblent donc indiquer que l'on peut trouver des neurones qui répondent à un unique indice de profondeur mais aussi certains qui répondent à de multiples indices 3D dans le CIP ; il se pourrait donc que les signaux de profondeur issus d'un indice 3D individuel – qui sont intégrés indépendamment *via* le cortex occipital – soient projetés en parallèle au CIP et ensuite intégrés par des neurones sensibles à plusieurs indices à la fois. Des neurones sensibles à la disparité binoculaire ont ainsi été retrouvés chez le singe dans les aires V1, V2, V3 et V3A (Adams & Zeki, 2001 ; Hubel & Livingstone, 1987). Plus spécifiquement, dans V3 et V3A, des neurones ont été observés avec une organisation en colonnes basée sur leur sélectivité à la disparité binoculaire (Adams, 1997 ; Adams & Zeki, 2001), ce qui pourrait suggérer que ces aires sont spécialisées dans le traitement de cet indice. Le CIP reçoit des projections des aires V3 et V3A (Adams, 1997) et semble donc traiter l'information de disparité binoculaire qui a cheminée depuis le cortex occipital (*processus bottom-up*).

B. Combinaison de deux indices de profondeur

Le stéréogramme, Figure 14, permet d'illustrer le mécanisme de combinaison des indices de profondeur. En effet, sur cette forme 3D, définie par deux plans inclinés, l'indice de disparité binoculaire horizontale et celui de perspective linéaire, donnent deux informations différentes quant à la structure 3D de l'objet qu'ils définissent. Malgré cela, lorsque des sujets observent ce stimulus, ils combinent l'information d'inclinaison provenant des deux indices afin de percevoir une forme 3D intermédiaire.

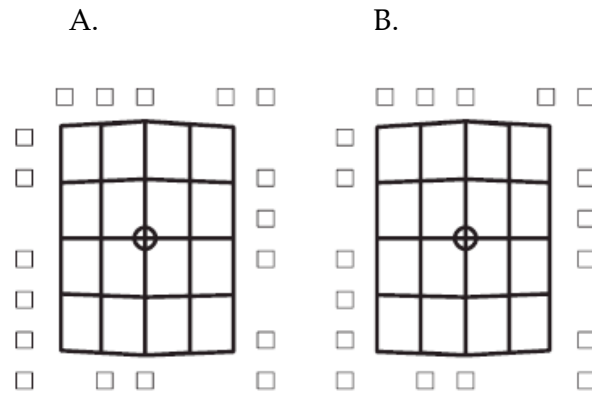


Figure 14 : Stéréogramme (extraite de Welchman et al., 2005). A : image de l'œil droit ; B : image de l'œil gauche. La fusion de ces deux images donne l'impression d'un plan incliné en profondeur. L'indice de perspective est donné par la projection trapézoïdale du plan rectangulaire. Le déplacement de la figure d'avant en arrière permet de manipuler le conflit entre les deux indices. Quand la figure est déplacée plus en arrière, l'angle perçu entre les plans devient plus petit, tandis que lorsque la figure se rapproche, l'indice de disparité indique un angle d'autant plus aigu que la distance augmente, alors que l'angle induit par l'indice de perspective reste lui constant.

Ce conflit entre les indices de profondeur n'est pas un phénomène isolé ou rare, que l'on retrouverait uniquement lors d'expériences en laboratoire. Au contraire, il y a constamment dans le cerveau des mécanismes permettant d'intégrer ces différents indices afin d'obtenir des informations stables concernant la structure en profondeur des objets et de réduire les effets du bruit environnant. Des travaux récents ont examiné les mécanismes neuronaux à l'œuvre dans le traitement d'indices pris individuellement, notamment la disparité (e.g. Nguyenkim & DeAngelis, 2003 ; Tsao *et al.*, 2003) et la perspective linéaire (e.g. Liu, Vogels, & Orban, 2004 ; Tsutsui *et al.*, 2002). Ces études ont examiné le rôle de ces indices pris de façon individuelle, ou d'indices corrélés entre eux, mais n'ont pas réellement investigué les substrats neuronaux des mécanismes de combinaison d'indices qui permettent une représentation en profondeur d'une forme donnée. Welchman *et al.*, (2005) ont utilisé une méthode d'imagerie cérébrale (IRMf) afin de déterminer quelles aires cérébrales étaient impliquées lors de l'intégration de deux indices de profondeur (la disparité binoculaire et la perspective linéaire), notamment lorsque ces indices apportaient chacun une information différente (voir Figure 14). Ils constatent que les aires visuelles dites de « haut niveau », situées à la fois au niveau de la voie ventrale (complexe occipital latéral, LOC) et de la voie dorsale (aire MT+ et V5) permettent de représenter une forme 3D globale à partir de l'intégration de ces deux indices de profondeur. De plus, les réponses en IRMf dans les aires visuelles primaires indiquent une sensibilité aux changements provenant des indices 3D eux-mêmes plutôt qu'aux changements provenant du percept issu de la combinaison de ces indices. Ils observent, en effet, des réponses significativement différentes aux changements

de disparité et de perspective linéaire à travers les aires V1, V2 et dans les aires extrastriées dorsales (V3 et V3A). Cette sensibilité aux changements de disparité dans les cortex primaires rétinotopiques est consistante avec les études antérieures (e.g. Backus, Fleet, Parker, & Heeger, 2001). Cette étude de Welchman *et al.*, (2005) suggère donc que le traitement des indices de perspective met en jeu un réseau dorsal, impliquant le cortex pariétal. De plus, l'aire V3A semble jouer un rôle dans l'intégration de ces indices afin d'obtenir une forme 3D stable.

L'étude de Welchman *et al.* (2005) a donc permis de mettre en évidence à un niveau plus large quelles aires cérébrales sont impliquées dans la combinaison d'indices de profondeur. Cependant, certaines questions demeurent encore sans réponse, notamment de savoir si les réponses neuronales observées sont induites par des neurones « uniques » ou bien par des populations de neurones dédiées à un traitement en particulier. D'autres études devront aussi déterminer si des neurones individuels au sein d'une aire cérébrale répondent sur la base de la combinaison d'indices ou bien si des sous-populations de neurones à l'intérieur d'une aire cérébrale apportent l'information provenant de deux indices différents de façon indépendante.

Cependant, de façon relativement claire, les travaux réalisés ces dix dernières années suggèrent qu'il existe un réseau pariétal et occipito-temporal impliqué dans le traitement d'objets en profondeur, définis par différents indices (e.g. Shikata *et al.*, 2001 ; Taira, Nose, Inoue & Tsutsi, 2001). Ces études proposent enfin que les régions impliquées dans le traitement de différents indices 3D pourraient aussi permettre la combinaison de ces indices. En conclusion, il reste encore à comprendre comment un même indice 3D peut induire différents percepts et comment différents indices 3D peuvent induire un seul et même percept.

Résumé

Jusqu'à présent, tout ce que nous savions à propos des mécanismes de combinaison des indices de profondeur provenait d'études psychophysiques et de considérations théoriques. Celles-ci suggèrent que ces mécanismes ont lieu de façon linéaire, en fonction du poids de chaque indice (Landy *et al.*, 1995). Selon ce schéma, les indices sont traités de façon indépendante afin de permettre une estimation des propriétés de l'environnement. Ces estimations individuelles étant ensuite combinées en assignant un poids à chaque source en fonction de sa fiabilité statistique (Ernst & Bank, 2002). Par ailleurs, ainsi que nous l'avons vu, les mécanismes neuronaux qui permettent le traitement des indices 3D ont fait récemment l'objet de nombreuses recherches. En particulier, de nombreuses études montrent que les aires visuelles rétinotopiques sont impliquées dans le traitement des informations de

disparité (Cumming & Parker, 1997), de stéréoscopie (Von der Heydt, Zhou, & Friedman, 2000) et de surface (e.g. Backus *et al.*, 2001 ; Tsao *et al.*, 2003). De plus, le cortex inféro-temporal chez le singe, le complexe latéral occipital et le cortex inféro-pariétal chez l'homme, sont aussi impliqués dans l'intégration de la structure 3D d'un objet (e.g. Janssen, Vogels, & Orban, 2000 ; Kourtzi, Büelhoff, Erb, & Grodd, 2002).

III. Cas *princeps* d'une perte de vision en profondeur

Le « cas *princeps* » de perte de vision en profondeur après une lésion cérébrale a été rapporté par Holmes et Horrax en 1919. Le patient W.F., après avoir reçu un coup de revolver, était incapable de percevoir en 3D, alors que sa vision 2D était relativement normale. Sa lésion, bilatérale, se situait au niveau des cortex pariétaux, proches du gyrus angulaire. Sa perception visuelle était complètement altérée après son traumatisme de telle sorte que chaque objet qu'il percevait avait perdu de sa densité, de sa profondeur, et lui apparaissait plat et sans relief. W.F. présentait une incapacité à percevoir la profondeur et ce quel que soit l'indice 3D utilisé : disparité binoculaire ou indices picturaux. Tsutsui *et al.* (2001) ont tenté de répliquer expérimentalement ce trouble de la perception 3D après une lésion, en inactivant de façon temporaire le cortex intra-pariétal de singes. Ceux-ci étaient entraînés à réaliser une tâche d'appariement après délai dans laquelle ils devaient discriminer des orientations de surface en 3D ou de formes en 2D. Après une micro-injection de Muscimol (un agoniste du GABA, neurotransmetteur qui bloque de façon réversible les neurones proches de l'injection dans le cortex intra-pariétal), les singes montraient des performances inférieures dans la discrimination des orientations en 3D *versus* celles en 2D.

Plus récemment, Turnbull, Driver, et McCarthy (2004) rapportent le cas d'un patient, D.M., qui, après un traumatisme crânien⁵ présentait des difficultés à reconnaître les objets (*i.e.* une agnosie visuelle de type associative, d'après l'évaluation neuropsychologique réalisée). Sa capacité à extraire de l'information 2D était préservée, mais son aptitude à extraire des informations picturales sur la structure 3D des objets qui lui étaient présentés semblait abolie. Ils lui ont demandé de réaliser plusieurs tâches nécessitant de dériver une représentation 3D, à partir de stimuli 2D : jugements de rotation mentale d'objets, jugement de la profondeur relative de deux objets, et illusions perceptives (Müller-Lyer et Ponzo) (Figure 15). Le patient D.M. s'avère incapable de réaliser ces différentes tâches et, dans le cas du jugement d'illusion perceptive, ne présente pas le même biais d'illusion que des

⁵ Les localisations précises de la lésion ne sont malheureusement pas indiquées dans leur étude.

participants contrôles. Les auteurs concluent que ce patient D.M. semble donc présenter un trouble dans l'intégration des indices permettant normalement la représentation 3D d'un objet. Cette perte de vision en profondeur contribuerait à son incapacité à reconnaître les objets qui lui sont présentés.

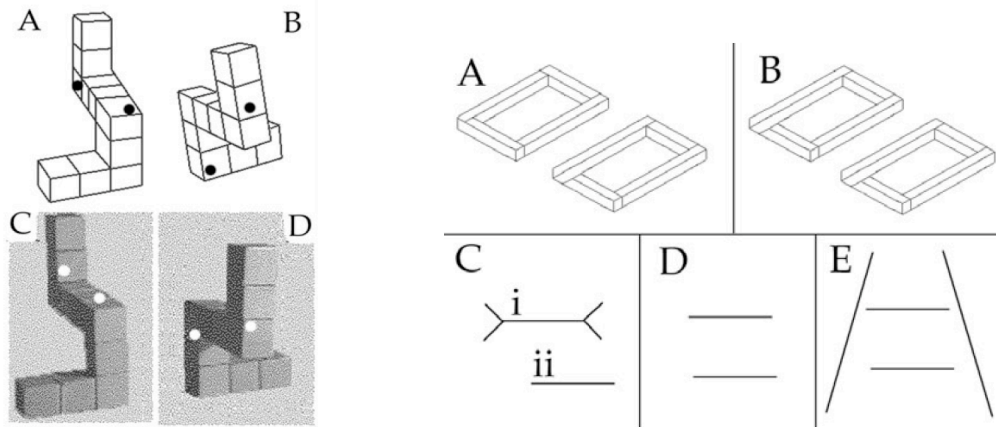


Figure 15 : Extraite de Turnbull et al. (2004). Exemples des tâches demandées au patient D.M. : jugement de la profondeur relative (A,B,C & D, à gauche sur les formes de Shepard-Metzler), analyse d'illusions perceptives (Müller-Lyer & Ponzos) et jugement de formes possibles-impossibles (A, B, C, D & E, à droite).

Cette dernière étude est intéressante car c'est l'une des premières (et des seules) à tenter d'examiner, de façon systématique, les capacités de perception 3D chez un patient cérébro-lésé. Cependant, les tâches utilisées font intervenir de très nombreux paramètres et indices qui ne permettent pas une étude spécifique de la perception 3D *per se*. De nombreuses questions restent ainsi encore non résolues : l'espace 3D est-il un système unitaire ou multiple ? Combien de représentations de la forme 3D existent dans le cerveau humain ? Comment les indices 3D interagissent-ils entre eux ? Les trois premières études de cette thèse (Chapitre 5, 6 et 7) viseront à répondre à certaines de ces questions, grâce à une double approche : à la fois psychophysique et clinique.

IV. Conclusions des études psychophysiques et physiologiques sur la perception 3D

- (1) Les études psychophysiques et computationnelles suggèrent que l'orientation d'une surface 3D peut être estimée indépendamment dans le système visuel à partir

d'indices individuels de profondeur comme la disparité binoculaire, la perspective linéaire, le gradient de texture, et la parallaxe du mouvement ; l'information 3D dérivée de ces différents indices est intégrée afin de créer une représentation généralisée de la géométrie d'une surface 3D.

- (2) Une étude neuropsychologique sur un patient cérébro-lésé (W.F.) montre qu'un déficit de perception 3D peut résulter d'une lésion pariétale bilatérale. Des effets similaires ont été retrouvés après une inactivation (réversible) de l'aire CIP chez le singe.
- (3) Les neurones impliqués dans le traitement bas-niveau des indices de disparité ont été observés au niveau du cortex occipital, tandis que des neurones impliqués dans le traitement haut-niveau de ces indices de disparité ou dans la reconstruction de l'orientation de surfaces 3D sont retrouvés principalement dans le CIP et dans les aires inféro-temporales TE.
- (4) Les neurones sensibles aux gradients de texture sont retrouvés dans le CIP et dans le cortex inféro-temporal. La majorité de ces neurones sont aussi sensibles à un gradient de disparité, suggérant également leur rôle dans le calcul de l'orientation d'une surface 3D.
- (5) Dans le CIP, les neurones sensibles à plusieurs indices de profondeur sont mélangés avec ceux sensibles à un indice de profondeur spécifique, indiquant le rôle du CIP dans l'intégration des informations 3D issues de multiples sources. Les études en imagerie cérébrale chez l'homme et chez le singe suggèrent aussi la convergence de multiples indices de profondeur dans le CIP.

Les études, psychophysiques, physiologiques et en imagerie cérébrale sont nombreuses à traiter de la perception de la profondeur et en particulier des indices binoculaires. Le cortex pariétal, notamment droit, semble particulièrement impliqué dans le traitement de ces différents indices. Les recherches sur la perception de la profondeur à partir d'un indice monoculaire, l'ombre, sont plus restreintes et de nombreuses questions restent encore sans réponse. On peut, par exemple, s'interroger sur l'intégrité du traitement 3D à partir de cet indice lorsque survient une lésion pariétale? Aucune étude à ce jour, à notre connaissance, n'a, par exemple, étudié les effets d'une lésion pariétale droite sur le traitement de l'ombre et, de façon plus générale, sur la représentation de la source lumineuse (à l'origine de l'indice d'ombre) chez les patients cérébro-lésés. Cette question a fait l'objet de la première étude de cette thèse, décrite dans le Chapitre 5. Les Chapitres 6 et 7 seront consacrés à l'étude d'un autre indice monoculaire, la perspective linéaire, chez des patients pariétaux droits.

CHAPITRE 4

LA PERCEPTION TEMPORELLE : MODELES THEORIQUES ET NEUROBIOLOGIQUES

« Ô temps ! suspends ton vol, et vous, heures propices !
Suspendez votre cours :
Laissez-nous savourer les rapides délices
Des plus beaux de nos jours !
(...)
Mais je demande en vain quelques moments encore,
Le temps m'échappe et fuit ;
Je dis à cette nuit : Sois plus lente ; et l'aurore
Va dissiper la nuit.
Aimons donc, aimons donc ! de l'heure fugitive,
Hâtons-nous, jouissons !
L'homme n'a point de port, le temps n'a point de rive ;
Il coule, et nous passons ! »

Alphonse de Lamartine, *Le Lac* (1820).



Chronos

I. Temps et philosophie

Qu'est-ce que le temps ? « Si personne ne me le demande, je le sais ; mais si on me le demande et que je veuille l'expliquer, je ne le sais plus » (Saint Augustin). Cette question a traversé l'histoire de la philosophie, d'Héraclite à Heidegger, d'Aristote à Ricœur, et la « nature intime » du temps reste encore sans réponse. Est-ce une propriété fondamentale du monde qui nous entoure ? Ou bien résulte-t-il de notre perception ? La somme des réponses à

chacune de ces questions ne suffit évidemment pas à dégager un concept, satisfaisant et juste, du temps.

Pour Aristote, le temps est le nombre de mouvements selon l'antérieur et le postérieur. *A contrario*, le temps ne semble plus faire de sens quand l'idée de mouvement disparaît, car le temps suppose la variation. «*Dans un même temps, dans un temps unique, dans un temps enfin, toutes choses deviennent* » (Alain, 1941). Nous constatons, trivialement, que des « objets » de toutes sortes sont altérés par des « événements » et que ce processus prend place dans un temps partagé par tous ceux qui ont conscience de son cours. Le temps semble donc supposer à la fois changement et permanence. Il a comme corrélat la notion de substance que Descartes avait assimilée (pour les choses matérielles) à l'espace. Ainsi, à un même moment, des événements en nombre peut-être infini se déroulent conjointement, *a priori* sans aucun rapport les uns avec les autres. De ce fait, on peut inférer la notion de succession, ou diachronie (et par là, l'antériorité et la postérité) : si deux événements ne sont pas simultanés, c'est que l'un a lieu après l'autre – de sorte que de multiples événements simultanés semblent se suivre à la chaîne sur le chemin du temps.

Kant a essayé d'expliquer le statut tout particulier qu'ont les notions d'espace et de temps dans la perception, en arguant que la compréhension du monde qui nous entoure est limitée par la façon dont l'information qui arrive à notre cerveau est traitée. Il défend une conception transcendantale de la temporalité, où le temps n'est plus une donnée des sens mais devient un cadre dans lequel s'articulent nos perceptions : une forme *a priori* de la sensibilité, antérieure à tout percept (Kant, 1788). Tout comme il est impossible d'envisager les phénomènes externes hors d'un cadre spatial, le temps est donc la condition suprême de nos connaissances puisqu'on ne saurait le déduire des propriétés de simultanéité ou de succession des objets sensibles. L'intuition directe que nous aurions, par exemple, du fil de nos pensées, peut échapper à une structuration spatiale, mais elle reste conditionnée par un cadre temporel : on ne peut pas penser le temps et on ne peut pas davantage penser hors du temps.

« *Et pourtant la durée réelle est là* » (Bergson, 1907). Telle est la réponse de Bergson à la conclusion Kantienne. Envisager le temps de la conscience sur le mode objectif, comme une succession d'instantanés, c'est oublier la perception ordinaire que nous avons des phénomènes, leur continuité. A l'inverse de la position rationaliste qui fait du temps une abstraction élaborée par la raison et calquée sur l'espace, Bergson propose de fonder l'enquête sur le temps dans le paradigme de la durée continue (contre « l'instant » de l'abstraction analytique) : comme tous les êtres vivants, les hommes sont doués d'une intuition qui leur permet d'appréhender le phénomène temporel de façon immédiate et indécomposable, dans sa durée.

II. Mesures du temps, méthodologies expérimentales

Tout comme la perception visuelle nous permet de nous orienter et de nous déplacer dans l'espace, la perception du temps et ses ajustements est nécessaire à l'adaptation dans la vie quotidienne. Or, pour qu'il y ait adaptation, il faut qu'il y ait, chez les organismes vivants, des mécanismes propres à l'évaluation du temps. Depuis plus d'un siècle, les psychologues se sont intéressés à la question de l'adaptation temporelle et à la capacité de chronométrer (Block, 1990 ; Macar, Pouthas & Friedman, 1992 ; Roewecklein, 2000) et on assiste depuis une vingtaine d'années, à une éclosion de la recherche empirique dans ce domaine (Meck, 2003). Certains travaux ont étudié la chronologie des événements, ou comment nous nous remémorons la succession et l'ordre d'occurrence des événements (*e.g.* Damasio, 2002). Se souvenir du moment où a eu lieu un événement autobiographique passé est différent de se rappeler de la durée de cet événement, qui est lui même différent de la capacité à estimer combien de temps prendra tel ou tel événement dans le futur.

Nous verrons dans ce chapitre que de nombreuses interprétations théoriques ont été proposées pour expliquer les mécanismes de perception et d'adaptation temporelle ; tout aussi nombreuses sont les méthodologies utilisées et d'elles dépendent, en partie, la variabilité des résultats observés dans les études en neuroimagerie. Nous aborderons les troubles de l'estimation temporelle dans le Chapitre 8.

A. Paradigmes de mesure du temps

1. Temps prospectif versus rétrospectif

Lorsque les participants d'une tâche psychométrique doivent estimer une durée temporelle, les psychologues distinguent deux types de paradigmes : dans le premier, appelé jugement prospectif, on informe les sujets avant de réaliser la tâche qu'ils vont devoir effectuer un jugement temporel ; Dans le deuxième – ou jugement rétrospectif, les participants ne sont pas informés avant la tâche (Brown & Stubbs, 1988). Ce dernier paradigme est dépendant des capacités mnésiques du participant (Zakay & Block, 2004), mais la structure des événements temporels en elle-même est aussi déterminante (Boltz, 2005). La plupart des recherches qui utilisent un paradigme prospectif ont étudié des intervalles temporels relativement brefs (en millisecondes ou de l'ordre de la seconde), tandis que les paradigmes rétrospectifs sont essentiellement utilisés pour des durées plus longues (*i.e.* supérieures à la seconde ; *e.g.* Bisson, Tobin, & Grondin, 2009).

2. Méthodes spécifiques d'investigation

Ce qui est le plus souvent objet d'étude dans le domaine du temps psychologique, c'est donc la capacité de donner un jugement explicite sur l'écoulement du temps de manière à ce que la moyenne des estimations temporelles (temps subjectif) soit la plus proche possible de l'écoulement du temps réel (temps physique). Un mécanisme efficace permettra non seulement de donner en moyenne une estimation exacte, mais également de réduire la variabilité de ces estimations (Grondin, 2001).

La littérature permet de distinguer quatre méthodes principales pour l'estimation des durées (Grondin, 2008) : (1) L'estimation verbale dans laquelle l'expérimentateur présente un intervalle cible au sujet, et où celui-ci doit estimer verbalement la durée de cet intervalle, à l'aide d'unités telles que la seconde ou la minute ; (2) La reproduction dans laquelle l'expérimentateur expose le sujet à un intervalle cible (un son ou un flash pendant une période déterminée), et où le sujet doit reproduire cet intervalle de temps auquel il a été précédemment exposé, par exemple en appuyant sur la touche d'un clavier pour mimer cette période temporelle ; (3) La production, où l'expérimentateur spécifie un intervalle de temps (*e.g.* 2 secondes) que le sujet doit ensuite produire ; Et enfin, (4) la méthode des comparaisons, telle qu'elle est habituellement utilisée dans les études en psychophysique. Le participant doit juger la durée relative d'intervalles temporels présentés successivement et, en appuyant sur un bouton correspondant, dire si (par exemple) le second intervalle lui est apparu comme plus court (ou plus long) que le premier intervalle (Figure 16). Il existe une variante de la méthode des comparaisons, appelée « méthode du stimulus simple », dans laquelle le participant effectue un jugement après chaque présentation d'un intervalle au lieu de comparer directement deux intervalles temporels présentés successivement. Ce jugement permet d'assigner l'intervalle à deux catégories temporelles: courtes ou longues. En revanche, dans la « méthode de bisection », le plus court et le plus long intervalle d'une série (*i.e.* les « standards ») sont d'abord présentés à plusieurs reprises, puis sont suivis par d'autres intervalles – incluant ces standards – qui doivent être alors catégorisés comme plus proches de l'un ou l'autre standard (court ou long ; *e.g.* Penney, Gibbon, Meck, 2000). Enfin, dans une dernière procédure, référencée sous le nom de « généralisation temporelle » (Wearden, 1992), un intervalle central (un standard dont la durée est égale à l'intervalle le plus long divisé par deux) est présenté initialement plusieurs fois, et les participants doivent indiquer (par « oui » ou par « non ») si les intervalles suivants sont de la même longueur que le standard.

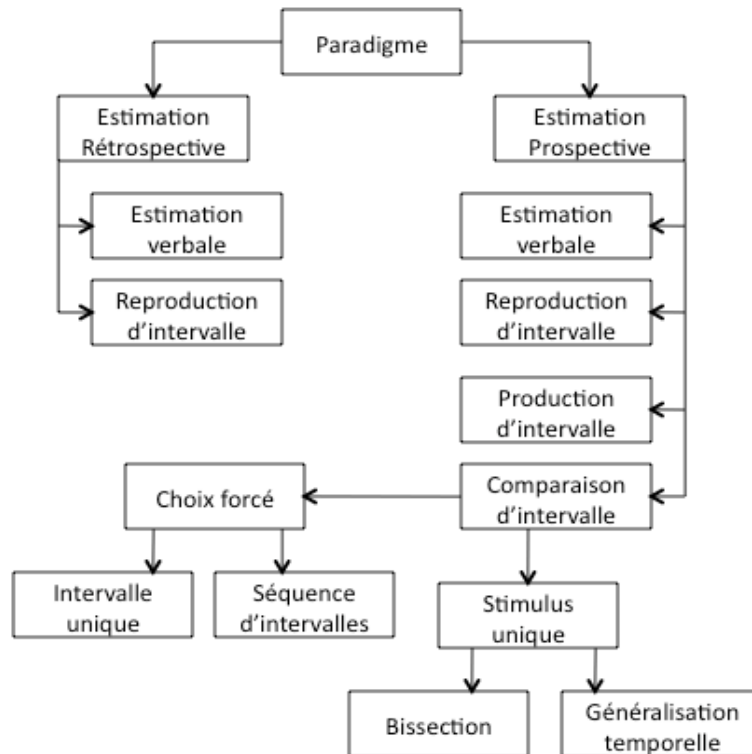


Figure 16 : Adaptée de Grondin, 2010; Principales méthodes utilisées dans la littérature pour juger un moment temporel. Dans l'estimation rétrospective, le participant n'est pas averti qu'il devra effectuer un jugement de durée, tandis qu'il l'est dans l'estimation prospective.

III. Modèles théoriques

A. Modèles de l'horloge interne

1. Modèle originel de l'horloge interne

Les nombreuses questions liées au temps psychologique et aux méthodes utilisées pour y répondre ont permis de proposer divers modèles visant à expliquer les conduites temporelles. Parmi ceux-ci, certains offrent des explications basées sur les processus cognitifs – attention et/ou mémoire – en jeu. Lorsque des sujets doivent estimer le temps rétrospectivement (*i.e.* estimer un intervalle temporel sur une période qui vient de s'écouler et durant laquelle ils ne savaient pas qu'ils allaient avoir à estimer le temps), les jugements reposent principalement sur des mécanismes mnésiques. Ainsi, la durée perçue dépend de l'espace de stockage occupé en mémoire par des événements ou des stimuli (Brown &

Stubbs, 1988 ; Zakay & Block, 2004). Cependant, lors de l'étude du temps psychologique, les participants sont généralement avertis qu'ils auront à estimer le temps (jugements prospectifs). C'est donc l'attention portée au temps qui déterminera la durée perçue (Block, 1990). Ainsi, la nature des activités détermine en partie la capture de l'attention et de ce fait, l'expérience temporelle. Les premiers modèles qui ont été proposés pour rendre compte de la perception du temps reposent sur l'hypothèse qu'il existerait une horloge interne (Church & Gibbon, 1982 ; Gibbon, 1977 ; Killen & Taylor, 2000 ; Meck & Benson, 2002).

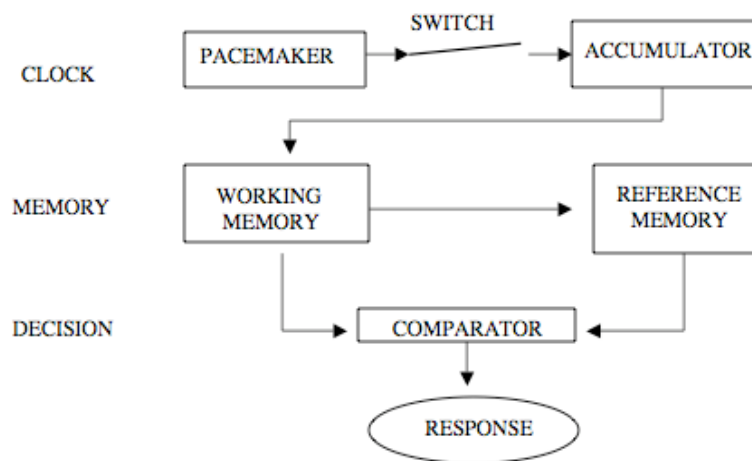


Figure 17 : Représentation schématique du modèle d'horloge interne ; Extraite de Church et Gibbon, 1982. Pour la description du modèle, voir ci-dessous.

Le modèle de type « horloge interne » le plus souvent retenu est celui qui postule qu'un émetteur (*pacemaker*) est chargé de mettre en circulation des impulsions neurales dont le compte se fait dans un accumulateur. C'est la quantité d'impulsions cumulées qui détermine la durée perçue, cette dernière semblant d'autant plus longue qu'il y a davantage d'impulsions accumulées. Au cœur de ce mécanisme émetteur-accumulateur se trouve également un mécanisme que l'on nomme « le commutateur » (*switch*). Ce dernier, qui détermine le passage des impulsions dans l'accumulateur, serait sous le contrôle de mécanismes attentionnels (Figure 17, Church & Gibbon, 1982).

2. Modèle du temps scalaire

Le modèle *princeps* de l'horloge interne permet de rendre compte de nombreuses données, dans diverses conditions expérimentales et satisfait deux exigences fondamentales, à savoir : permettre une estimation précise du temps (*i.e.* qui correspond au temps physique) et éviter la variabilité d'une estimation à l'autre. Ce sont là deux caractéristiques

fondamentales de la « théorie du temps scalaire » (*Scalar Expectancy Theory, SET*), développée initialement en psychologie animale (Gibbon, 1991 ; 1992) et étendue depuis aux études chez l'homme (Wearden, 2003).

Fondée sur le modèle d'horloge interne, la SET prédit que la relation entre le temps psychologique et le temps physique est linéaire et que la variabilité augmente proportionnellement en fonction de la magnitude du temps (*i.e.* Loi de Weber, voir partie 3 de ce chapitre). Depuis quelques années, la SET a été élargie en une version de type « traitement de l'information » (Gibbon, Church & Meck, 1984 ; Meck, 2003). Dans cette version, l'horloge n'est que la première de trois composantes fondamentales. Les deux autres sont les mécanismes de mémoire et les mécanismes décisionnels impliqués dans les jugements sur le temps. Chaque niveau de traitement est responsable de la variabilité temporelle observée dans les différentes conditions expérimentales.

Cette théorie rend donc compte de la distribution de variance des réponses en fonction de la durée de l'intervalle cible, en supposant des sources de variabilité non spécifiquement scalaire mais dont l'expression en sortie suit une loi scalaire (Figure 18).

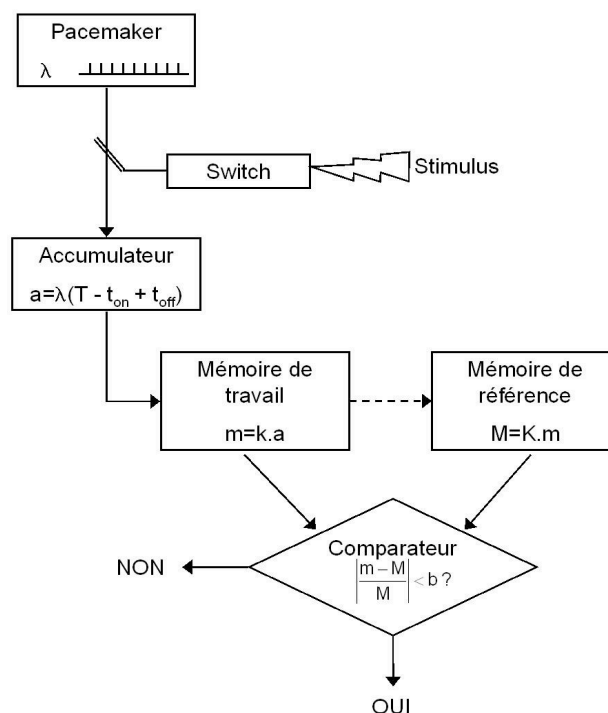


Figure 18 : Modèle d'horloge interne en théorie scalaire ; Adaptée de Gibbon, Church & Meck, 1984. Voir texte ci-dessous pour les explications.

Le « *pacemaker* » émet des trains d'impulsion à fréquence (λ) moyenne constante. Les auteurs introduisent alors une variabilité qui peut venir soit d'une décharge de type Poisson,

soit d'un processus « scalaire » dont la fréquence (λ) est constante sur un essai mais variable suivant les essais (alors $E(\lambda) = \Lambda$). Par ailleurs, le modèle admet plusieurs types d'horloges avec des fréquences différentes suivant l'ordre de grandeur de l'intervalle à mesurer.

Un « *switch* » contrôle le transfert de ces impulsions vers l'accumulateur. Il est caractérisé par une latence de fermeture et il est commandé par les instructions associées à la procédure de test, le signal (ON) d'ouverture pouvant être le début d'un son, d'un flash, ou encore un bref clic marquant le début d'un intervalle vide. Le *switch* est fermé par le signal OFF pertinent (fin du son, flash...) avec une latence donnée. La variabilité de ces latences permet de retrouver une distribution scalaire en leur supposant une distribution normale.

Le contenu de l'accumulateur (M_T) est transféré à une mémoire de travail. Dans le cadre de l'interprétation de Gibbon *et al.*, (1984) les essais récompensés (*reinforced*) voient le contenu de la mémoire de travail transféré dans une mémoire moins labile, la mémoire de référence. Là encore, un bruit / flash, peut intervenir à chaque transfert.

Enfin, l'étape de comparaison consiste à confronter les valeurs de la mémoire de travail avec le contenu de la mémoire de référence. Ce processus est expressément scalaire car la distance entre ces deux valeurs est rapportée à la valeur absolue du contenu de la mémoire de référence et si ce ratio est inférieur à un seuil (b), la réponse est positive (*i.e.* les deux intervalles sont égaux). Néanmoins, à cette étape, on peut ajouter un bruit sur la valeur du seuil. Une distribution normale de ce bruit reproduit un coefficient de variation constant.

3. Loi de Weber

Weber (1834) fut l'un des premiers à aborder quantitativement l'étude du lien entre sensation et stimulus physique. Sa loi permet de déterminer la plus petite différence nécessaire qu'il doit exister entre deux stimuli (un standard et un test) afin de pouvoir les discriminer. Il a montré que ce seuil différentiel (*Just Noticeable Difference*, JND) est proportionnel à l'intensité du stimulus standard. Dans sa forme la plus simple, la loi de Weber peut donc s'écrire

$$\Delta\phi = c\phi$$

où ϕ est égal au stimulus standard, $\Delta\phi$ est égal au seuil différentiel et c est une constante. Le ratio $\Delta\phi/\phi$, qui selon cette loi est constant, est appelé Ratio de Weber (ou Fraction de Weber).

Un principe basique de la théorie scalaire est que la variabilité dans l'estimation d'un intervalle temporel croît proportionnellement avec la durée physique (*e.g.* Gibbon, 1977). Si l'on se place dans une perspective psychophysique, cela veut dire que la fraction de Weber

devrait rester constante pour des durées brèves comme longues. Grondin (2010b) a étudié la constance relative de la fraction de Weber pour des durées relativement courtes (200 et 1000 msec). Il montre qu'accroître le nombre d'intervalles temporels à comparer, ou accroître l'étendue temporelle, ne semble pas affecter la valeur de la fraction de Weber. D'autre part, il observe que la magnitude de la fraction de Weber est inférieure à 200 msec qu'à 1000 msec, ce qui est inconsistant avec une théorie du temps scalaire. Ces résultats vont à l'encontre de la littérature dans ce domaine, qui tendent plutôt à montrer une magnitude plus importante de la fraction de Weber pour des durées longues (e.g. Gibbon, Malapani, Dale, & Gallistel, 1997). Ces données restent donc à confirmer pour différentes durées et avec d'autres paradigmes expérimentaux, mais sont en faveur, en partie, d'une théorie temporelle sans référence à une horloge interne.

B. Modèles sans horloge interne

De nombreux auteurs, plus particulièrement ceux intéressés par la composante motrice de la perception temporelle dans l'apprentissage animal ou dans la cognition humaine, estiment qu'il n'est pas nécessaire de se référer à une « horloge interne » pour décrire les conduites d'ajustements temporels (Block, 1990 ; Zeiler, 1998 ; 1999). Ainsi, de nombreuses explications théoriques ne font aucune référence à un mécanisme central, qui serait dédié à l'intégration des informations temporelles. Block et Zakay (2008), par exemple, parlent plutôt de mécanismes attentionnels et mnésiques qui seraient impliqués dans l'estimation et le jugement de durées temporelles.

Un courant récent de recherches se réfère à la notion de « modèles intrinsèques » (e.g. Ivry & Schlerf, 2008 ; Jantzen, Steinberg & Kelso, 2005) selon lesquels la perception temporelle serait liée spécifiquement à une modalité ou à un système de coordination entre modalités spécifiques. Dans ce cas, la perception temporelle ne dépendrait pas d'une horloge mais au contraire des changements d'états d'un réseau neural spécifique. Les durées seraient représentées comme des *patterns* d'activités et effectuer un jugement temporel reviendrait à être capable de discriminer et de reconnaître ces *patterns*. Les recherches récentes dans le champ de la perception temporelle pour des stimuli visuels donnent des arguments en faveur de cette théorie modalité-spécifique (e.g. Johnston, Arnold, & Nishida, 2006). Ces auteurs ont montré que lorsqu'un stimulus oscillatoire est présenté dans une région spécifique du champ visuel, entraînant ainsi une adaptation locale, on observe une réduction de la durée perçue du stimulus consécutif s'il est présenté dans la même région, mais pas s'il est présenté dans une région différente de l'espace visuel (Johnston *et al.*, 2006). De la même façon, l'équipe de Burr (Burr, Tozzi & Morrone, 2007 ; Morrone, Ross & Burr, 2005) montre

que les saccades oculaires affectent la durée perçue de stimuli visuels mais non auditifs. Tous ces travaux semblent donc indiquer qu'il y aurait des mécanismes d'adaptation temporelle spatialement localisés.

Cette perspective « modalité-spécifique » apporte une explication possible aux différences observées dans les études suivant qu'un intervalle temporel est présenté en modalité visuelle ou auditive. De nombreux travaux ont, en effet, mis en évidence que les intervalles auditifs sont perçus en général comme plus longs que des intervalles visuels de même durée (*e.g.* Goldstone & Lhamon, 1974 ; Wearden, Edwards, Fakhri, & Percival, 1998) et que la sensibilité temporelle (exprimée en terme de seuil, ou de moindre variabilité) est plus haute lorsque les intervalles sont délimités par des sons plutôt que par des signaux visuels (Grondin, 2003). Une différence de traitement suivant la modalité pourrait être à même d'expliquer ces variations. Ces théories « sans horloge interne » font actuellement l'objet de nombreux travaux, même si la théorie de « l'horloge interne » reste encore dominante.

Résumé

La littérature sur les modèles de perception temporelle se divise donc en deux grandes voies de recherche, selon que les auteurs privilégient l'hypothèse d'une horloge interne ou non. Cependant, quelle que soit la voie choisie, aucune d'entre elles ne permet d'expliquer dans sa globalité les résultats observés selon que le sujet doit estimer, comparer ou juger de la durée d'un intervalle temporel. Ainsi, on sait que la perception de la durée est souvent biaisée (Eagleman, 2008). Par exemple, lorsqu'on demande à des participants de reproduire différents intervalles temporels, les durées les plus longues sont perçues comme plus courtes que leur référence et l'opposé est vrai aussi pour les durées courtes⁶. La question reste donc encore entière quant à savoir si, dans le cas où le modèle de l'horloge interne est valide, il en existe une ou plusieurs, nous permettant d'effectuer des jugements en parallèle, ou des jugements simultanés dans différentes modalités.

IV. Perception de la simultanéité

Une des questions importantes, non encore résolue, à propos du traitement de la perception du temps est donc de savoir si nous pouvons estimer avec précision plusieurs événements temporels simultanés dans la même modalité, ou dans des modalités différentes.

⁶ Ce phénomène est connu sous le nom de loi de Vierordt (Jazayeri & Shadlen, 2010 ; Vierordt, 1868).

Plusieurs études (Rousseau & Rousseau, 1996 ; Taatgen, Van Rijn & Anderson, 2007) ont montré que les êtres humains sont capables, de façon relativement précise, d'estimer plusieurs durées temporelles lorsque les événements sont présentés dans différentes modalités (auditive et visuelle). Ces résultats sont bien expliqués si l'on suppose l'existence de plusieurs horloges internes. Van Rijn & Taatgen (2008) demandent à des participants contrôles de reproduire deux intervalles de temps, partiellement recouverts, qu'ils ont préalablement appris. Les participants recevaient un signal de départ pour l'un des deux intervalles, puis, après un certain délai (le « *stimulus onset asynchrony* » - ou SOA) le signal de départ pour le second intervalle. Pour ces deux intervalles de temps, les sujets devaient indiquer si l'intervalle présenté était équivalent à celui qu'ils avaient préalablement appris. Le SOA entre les intervalles pouvait être de durée variable. Trois représentations du modèle *pacemaker-accumulateur* peuvent être envisagées pour expliquer un traitement simultané des événements (Figure 19).

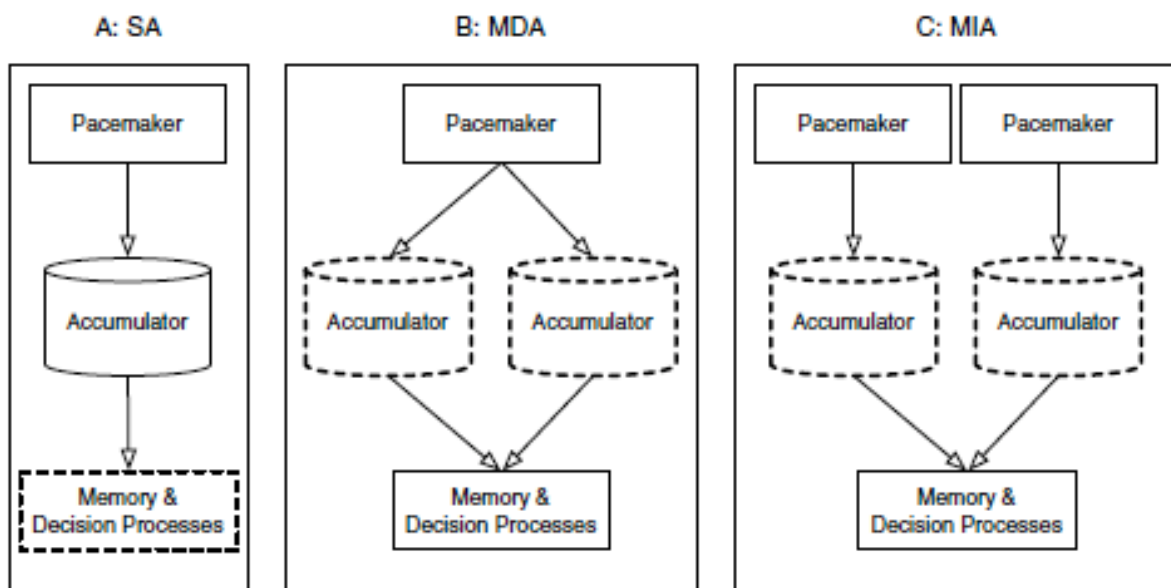


Figure 19 : Représentation schématique des trois théories permettant d'expliquer un traitement simultané des événements : A : pacemaker unique (« single accumulator », SA system) ; B : modèle à plusieurs accumulateurs dépendants (« multiple dependent accumulator », MDA) ; C : modèle à plusieurs accumulateurs indépendants (« multiple independent accumulator », MIA). Extraite de Van Rijn et al., 2008.

Un premier modèle propose l'existence d'un *pacemaker* unique ; Dans un deuxième modèle, il y aurait plusieurs accumulateurs dépendants et enfin, un dernier modèle pourrait se présenter sous la forme de plusieurs accumulateurs indépendants. Lorsque les participants doivent estimer la durée de deux événements temporellement égaux et

partiellement simultanés, l'estimation du second événement est corrélée positivement avec le SOA (*Stimulus Onset Asynchrony*). Les résultats sont donc en faveur du premier modèle. Cette étude n'est donc pas en faveur d'horloges internes multiples, mais bien au contraire d'une source unique, permettant l'estimation de durées temporelles simultanées.

Cependant, la question de savoir si les êtres humains possèdent plusieurs horloges internes est toujours d'actualité. Cette hypothèse est en effet plausible, mais il se pourrait que dans les expériences proposées par les différents auteurs ayant tâché de répondre à cette question, l'utilisation d'une seule horloge soit suffisante, ne nécessitant pas le recrutement d'une seconde horloge. En d'autres termes, le coût impliqué par le recrutement d'une deuxième horloge serait tel que la plupart des tâches proposées expérimentalement ne nécessiterait le recrutement que d'une seule horloge.

V. Approche neurobiologique de la perception temporelle

A. Eléments pharmacologiques et perception temporelle

1. Modulation dopaminergique

Dès 1892, le psychiatre Allemand Emil Kraepelin a étudié les effets de certaines drogues sur la perception temporelle, dans une tâche de reproduction d'une durée de 30 secondes. Alors qu'une dose de 30g d'alcool induisait une sur-estimation temporelle, une infusion de 5g de thé produisait l'effet inverse. Le fait que certaines substances chimiques ont une influence sur les performances aux tâches temporelles implique l'existence de mécanismes physiologiques basiques dans le traitement de l'information temporelle.

Les études consacrées à l'influence du contexte pharmacologique sur la perception du temps ont donc débuté chez l'animal. Au début des années 1980, à partir d'expériences sur des rats, Meck (1983) rapporte qu'un agoniste de la dopamine (DA), la métenphétamine, augmente le *pacemaker* (surestimation inférée du déplacement vers la gauche du point d'équivalence subjective) tandis qu'un agoniste, l'halopéridol, produit un ralentissement de cette horloge. Par ailleurs, l'effet de ces drogues s'estompe alors même que l'injection se poursuit, laissant penser que le rat a ré-encodé la durée standard avec la nouvelle fréquence d'horloge imposée par la drogue. Des études comparatives (Matell & Meck, 2004 ; Meck, 1996) entre différents agonistes ont finalement mis en évidence que les neurones impliqués étaient ceux porteurs du récepteur dopaminergique de la classe D2. Ces données sont importantes lorsque l'on considère les localisations présumées des récepteurs DA, en

particulier dans le système des ganglions de la base : on sait, en effet, que les régions télencéphaliques du putamen et des noyaux caudés sont riches en neurones DA. Le lien entre les fonctions basées sur la dopamine et le glutamate ont été explorées en détail : la destruction des afférences des neurones striatocorticaux (D2) perturbe sévèrement les résultats aux tâches d'estimation temporelle (Meck, 1996). Meck (1996 ; 2006) défend donc l'idée d'une boucle inhibitrice cortex-striatum-thalamus-cortex responsable, au moins en partie, des jugements temporels (Figure 20).

Le reste du système basal semble lui aussi impliqué dans l'évaluation temporelle puisque les rats lésés dans la substance noire semblent incapables d'apprendre un intervalle temporel compris entre 20 et 60 sec (Meck, 1996). Or, au niveau des régions mésencéphaliques, c'est dans la substance noire dont l'afférence principale provient des ganglions de la base, que l'on retrouve principalement les neurones DA. Meck (1996) suggère de considérer que la partie compacte de la substance noire fournit la base neurologique du processus de *pacemaker*, alors que les impulsions sont accumulées dans le globus pallidus interne. Dans ce modèle, le striatum implémente la fonction du *switch* et de la « porte attentionnelle », que l'on retrouve dans les modèles d'horloge interne.

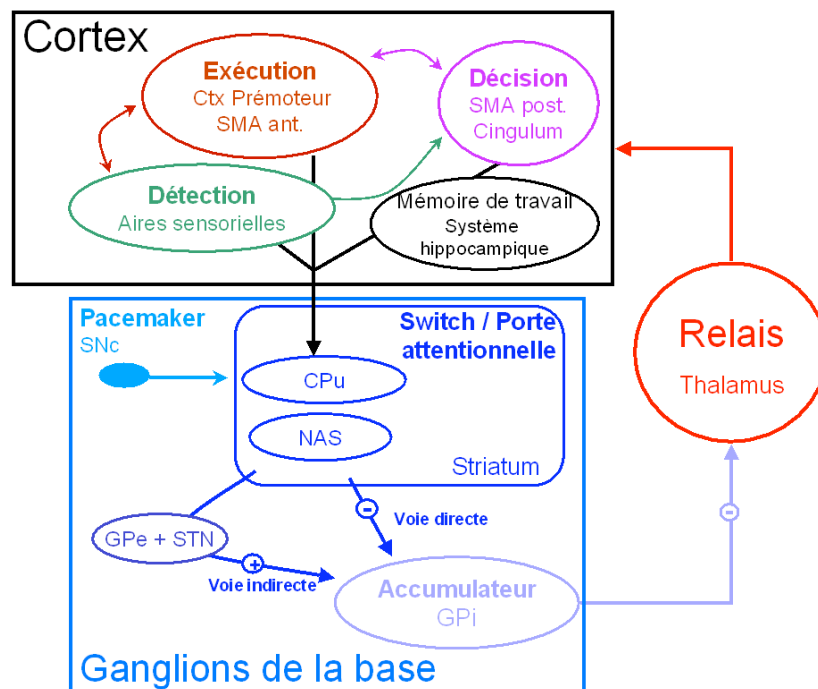


Figure 20 : Modèle neurobiologique de Meck (adapté de Meck, 1996 ; 2006). La substance noire fournit la base neurobiologique du processus de pacemaker et le striatum sert de « porte attentionnelle » (cf. modèle de l'horloge interne).

2. Modulations glutaminergiques et noradrénergiques

Le rôle d'une modulation dopaminergique semble donc assez bien établi dans les mécanismes de perception temporelle, mais l'effet d'autres neurotransmetteurs, présents au niveau du système basal, semble aussi être prépondérant.

Rammsayer (2006) a étudié l'influence d'une modulation glutaminergique lors d'une tâche de comparaison d'intervalles chez les êtres humains. Il observe que la Memantine (un agoniste des récepteurs NMDA – *N-méthyle-D-aspartate*) entraîne une diminution des performances, lorsque l'intervalle temporel se situe autour de la seconde, alors que les performances sont inchangées pour des durées en deçà de la seconde. Ce *pattern* de résultat est consistant avec la notion de deux systèmes de traitements de l'information temporelle : l'un automatique, et l'autre cognitivement contrôlé (e.g. Rammsayer, 1999). Le système dopaminergique jouerait un rôle dans le premier traitement qui serait indépendant des processus attentionnels et cognitifs, et le système glutaminergique dans le second. Cependant, il reste à démontrer que les moindres performances observées dans la tâche d'estimation de durées sont bien dues à un défaut de transmission glutaminergique et non pas, par exemple, à un trouble de la mémoire de travail induit par l'effet de la drogue.

Il reste enfin à étudier les effets noradrénergiques sur l'estimation temporelle ; ainsi, de nombreuses études ont montré l'importance de ce système dans des tâches dites « attentionnelles » (e.g. Coull, 1998). Les études chez l'animal indiquent qu'une activation noradrénergique aide les animaux à focaliser leur attention sur la tâche à effectuer, en diminuant l'influence de stimuli distracteurs, tandis qu'un manque augmente la distractibilité (e.g. Robbins, 1984). Or, lors d'une tâche d'estimation temporelle, les sujets doivent pouvoir se concentrer sur les informations pertinentes pour la tâche et inhiber celles qui ne sont pas pertinentes. L'étude de Mattes et Ulrich (1998) souligne que les performances lors d'une tâche de comparaison d'intervalles supérieurs à 300 msec ne sont pas influencées par l'effet de distracteurs attentionnels. Ces résultats tendent à suggérer que l'attention n'affecte pas le mécanisme de l'horloge interne *per se*. Ils soulignent également le fait que le traitement d'intervalles temporels autour de la seconde pourrait être pris en charge notamment par des mécanismes cognitifs (i.e. mémoire de travail), tandis que les intervalles en deçà de la seconde seraient modulés par d'autres mécanismes subcorticaux, et indépendant des changements de l'activité noradrénergique. Nous reviendrons sur les composantes cognitives dans les tâches de jugement temporel dans le chapitre 8 de cette thèse.

B. Localisations cérébrales

Une question fondamentale de la perception du temps concerne l'étude des aires cérébrales dédiées au traitement de l'information temporelle : quelles sont ces aires ? Quel est le rôle de ces structures dans le traitement temporel, et ce rôle est-il spécifique ? L'émergence ces quinze dernières années de nouvelles techniques d'imagerie cérébrale a permis de mettre en évidence le rôle de certaines structures cérébrales dans le processus de perception temporelle : cervelet, cortex pariétaux et frontaux (en particulier l'aire motrice supplémentaire) et ganglions de la base (*e.g.* Coull, Vidal, Nazarian, & Macar, 2004)⁷.

Le modèle de l'horloge interne, ainsi que nous l'avons décrit précédemment, (Treisman, 1963 ; Gibbon, 1977 ; 1992) propose l'existence d'un mécanisme neuronal unique pour toutes les opérations temporelles, tandis que d'autres modèles plus récents postulent que la perception du temps est distribuée à travers différentes structures cérébrales (Lewis & Miall, 2003 ; Mauk & Buonomano, 2004). Nous nous intéressons ici plus spécifiquement au rôle des structures corticales : le cervelet ainsi que le cortex pariétal (et frontal).

1. Le cervelet

Le rôle du cervelet dans la perception temporelle a été postulé par Braitenberg (1967). Son hypothèse était que les performances dans des tâches de perception *versus* de production temporelle devaient être corrélées. Certaines études ont ainsi montré qu'une telle corrélation existait (*e.g.* McAuley *et al.*, 2006) et, de ce fait, si la perception et la production relèvent d'un même processus, alors elles doivent être contrôlées par des régions cérébrales identiques. Keele et Ivry (1991) ont ainsi montré que des patients avec des lésions du cervelet latéral étaient plus déficitaires que des participants contrôles, dans des tâches de production d'intervalles temporels. Le cervelet est en effet impliqué dans une multitude de tâches, comme la perception et la production de la parole, dans lesquelles la perception d'intervalles de temps très courts est une composante primordiale. La majorité des travaux sur ce sujet montre que le cervelet a un rôle dans la production d'intervalles de temps courts – inférieurs à la seconde (*e.g.* Lee *et al.*, 2007 ; Lewis & Miall, 2003). Cependant, d'autres recherches semblent indiquer que son rôle n'est pas restrictif à ces intervalles temporels (*e.g.* Tracy *et al.*, 2000) et son rôle exact reste donc encore sujet à discussion.

⁷ Pour une revue complète sur les aires cérébrales impliquées dans le traitement de l'information temporelle, voir par exemple Meck *et al.* (2008) et Penny & Vaitilingam (2008).

2. Le cortex pariétal

Les processus à l'œuvre dans l'estimation de durées approximant la seconde sont sans doute les plus complexes et les moins bien compris à l'heure actuelle. Des études récentes (Battelli, Pascual-Leone & Cavanagh, 2007 ; Battelli, Walsh, Pascual-Leone & Cavanagh, 2008) ont montré l'importance du cortex pariétal droit dans le traitement des informations temporelles, suggérant le rôle prépondérant de cette structure dans un ensemble plus vaste, la voie du « Quand » (Figure 21). Des études réalisées aussi bien chez des sujets sains que chez des patients cérébro-lésés ont mis en évidence que des régions situées dans le lobe pariétal sont impliquées dans l'analyse temporelle de stimuli visuels et auditifs (Husain & Rorden, 2003). Les recherches réalisées chez le primate sont consistantes avec ces observations (Leon & Shadlen, 2005). Ensemble, ces travaux montrent que la partie postérieure du lobule pariétal inférieur joue un rôle majeur dans la détection d'événements visuels à des emplacements inattendus. De plus, les études de patients avec des lésions du lobule pariétal inférieur droit suggèrent un rôle spécifique de cette aire dans la perception d'événements temporels (Battelli *et al.*, 2001 ; Danckert *et al.*, 2007 ; Husain *et al.*, 1997 ; nous y reviendrons au cours du Chapitre 8).

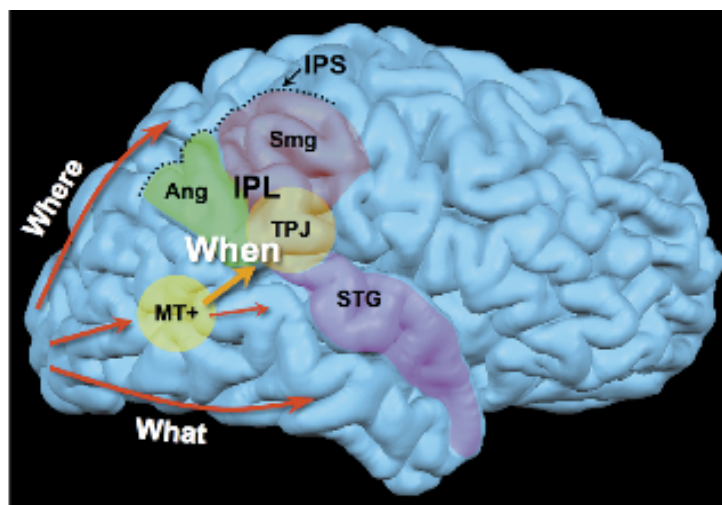


Figure 21 : La voie du « Quand » ; Extraite de Battelli, Pascual-Leone & Cavanagh (2007). Voir texte ci-dessous pour le détail de la voie.

La voie du « Quand » serait donc localisée dans l'hémisphère droit (Battelli, Pascual Leone & Cavanagh, 2008). Les informations arrivent au cortex visuel primaire (V1) et voyagent à travers la voie dorsale ou bien à travers la voie ventrale, selon la division classique retrouvée dans la littérature (*cf.* Chapitre 2). Selon le modèle de Battelli *et al.* (2007 ; 2008), une troisième voie, issue de V1, serait dédiée au traitement des informations temporelles afin de reconnaître les objets (par exemple : déterminer quand les objets

apparaissent ou disparaissent). La jonction temporo-pariétale apparaît comme le nœud central de cette voie, située juste en deçà du lobule pariétal inférieur. La voie du « Quand » implique, par ailleurs, de nombreuses autres structures cérébrales, notamment le gyrus angulaire, le gyrus supra-marginal et le sulcus temporal postéro-supérieur (qui inclut le gyrus temporal supérieur). Toutes ces aires étant souvent impliquées chez les patients qui présentent cliniquement des signes de négligence spatiale unilatérale (Chapitre 2).

D'autres travaux ont aussi permis de rendre compte de l'implication de ces structures cérébrales dans la perception des événements temporels (Burr & Morrone, 2006 ; Johnston, Arnold & Nishida, 2006), et du fait que la structure cérébrale impliquée dépendait du type de tâche demandée aux participants. En particulier, il a été montré que différents mécanismes neuronaux sont impliqués dans l'analyse de la durée et de la fréquence temporelle *via* l'utilisation d'un paradigme temporel d'adaptation locale. Ainsi que nous l'avons vu, Johnston *et al.* (2006) ont mis en évidence que la perception d'événements temporels pouvait être altérée là où précédemment le sujet s'était adapté à un mouvement oscillatoire. Ces résultats sous-tendent l'existence de mécanismes temporels spatialement localisés. Enfin, Morrone *et al.* (2005) montrent que la perception de la durée (un délai entre deux lignes brièvement présentées) est distordue au moment de la saccade oculaire et que l'ordre perçu d'apparition des deux lignes est souvent renversé juste avant les saccades. Les auteurs suggèrent que cette distorsion du temps perçu serait liée à l'activité des neurones du lobule intrapariétal latéral impliqués dans le codage des durées temporelles brèves.

Résumé

La multitude de tâches expérimentales utilisées pour comprendre les mécanismes en jeu dans la perception temporelle, ainsi que la variabilité des intervalles temporels étudiés, explique sans doute la difficulté à l'heure actuelle pour établir une carte précise des structures cérébrales nécessaires à la perception du temps et pour comprendre les modèles théoriques sous-jacents. Certaines aires cérébrales semblent cependant jouer un rôle important dans le traitement de l'information temporelle : le cervelet, les ganglions de la base et enfin les aires frontales et pariétales – dont les connections, *via* la jonction temporo-pariétale, formeraient la voie du « Quand », équivalent temporel des voies spatiales d'identification et de localisation des objets. Malgré l'explosion récente des recherches dans le domaine de la perception temporelle, de nombreuses questions restent encore en suspend : (1) le modèle de l'horloge interne ne permet pas d'expliquer la variabilité des résultats observés, notamment lorsque plusieurs modalités sensorielles sont impliquées dans le jugement temporel ; Si tant est qu'existe effectivement une horloge interne, il reste à

déterminer si elle est unique ou multiple ; Par ailleurs, comment ce modèle permet-il d'expliquer la perception de la simultanéité ? (2) Les travaux récents en neuroimagerie affirment le rôle prépondérant du cortex pariétal droit dans le jugement de durées, nous avons vu qu'il est aussi particulièrement impliqué dans la perception de l'espace. Comment ces deux dimensions s'influencent-elles mutuellement ? (3) Enfin, de nombreux travaux ont montré que les jugements de durées pouvaient être perturbés, après une lésion cérébrale ou lorsqu'un déficit neurochimique survenait : quelle implication pour les patients qui en souffrent et comment différencier ces perturbations du traitement de l'information temporelle *versus* de mécanismes cognitifs plus globaux ? C'est à ces questions que nous tâcherons de répondre dans le Chapitre 8 de cette thèse.

Les chapitres précédents font un état des connaissances actuelles sur le rôle du cortex pariétal dans le traitement des informations de profondeur et de perception temporelle. Les chapitres suivants détaillent les contributions de cette thèse à cette problématique sous la forme de quatre études.

CHAPITRE 5

LA PERCEPTION DE L'OMBRE

« *Thoughts are the shadows of our feelings –always darker, emptier and simpler*»,

Friedrich Nietzsche (Thus Spoke Zarathustra, 1883-1885)



Illustration Nadia Morelli

I. Définitions de l'ombre

Les ombres ont toujours été à la source de très nombreux questionnements par les hommes, et ce depuis l'Antiquité. Source d'inquiétude et d'étrangeté, elles sont difficiles à saisir, et sont pourtant à l'origine de grandes découvertes scientifiques : les éclipses, la distance entre la Terre, la Lune et le Soleil, ... Les réflexions sur l'ombre sont en partie à l'origine de la pensée occidentale. Ainsi, Platon (*La République, Livre VII*) utilise l'allégorie de la caverne, sur les murs de laquelle les ombres du monde extérieur se projettent, pour expliquer comment les hommes parviennent à la connaissance, au monde intelligible. Si les ombres sont séduisantes, elles le doivent à leur étrangeté, et le langage métaphorique a puisé abondamment dans la réserve d'images inspirées par l'ombre. Les ombres paraissent depuis toujours vouées au monde des apparences. L'ombre est une image, une représentation de

l'objet qui fait ombre. Mais elle en est une représentation incomplète, une silhouette dans laquelle seul est représenté le contour ; l'intérieur de l'ombre est indistinct et ne nous dit rien de l'objet qui projette l'ombre, si ce n'est qu'il s'agit d'un objet opaque, non transparent (pour une histoire des ombres, voir Casati, 2000).

Très peu d'études expérimentales se sont intéressées aux ombres pour elles-mêmes et à leur rôle dans la perception du monde environnant. Dans la pensée commune, l'ombre fait surtout référence à la silhouette projetée sur une surface, à la forme sombre sous laquelle apparaît l'envers de l'objet qui fait de l'ombre. Avant de décrire plus spécifiquement quelques expériences psychophysiques récentes, réalisées sur l'ombre, il semble nécessaire d'en donner une définition plus précise (Casati, 2004).

La terminologie de l'ombre provient en partie des travaux de la peinture et du dessin d'architecture. Dans le cas idéal où la source lumineuse est ponctuelle, l'ombre, au sens strict, est appelée « ombre portée » (l'ombre « n'appartient » pas à l'objet qui la projette, la « cause » de l'ombre est différenciée de l'objet qui reçoit l'ombre). La partie non éclairée d'un objet est « l'ombre propre » (l'ombrage des peintres), l'ombre correspond dans ce cas à la partie de l'objet non éclairée, elle « appartient » à l'objet. La « zone d'ombre » désigne, quant à elle, toute la partie de l'espace qui ne reçoit pas de lumière parce que l'objet en cache la source (Figure 22).

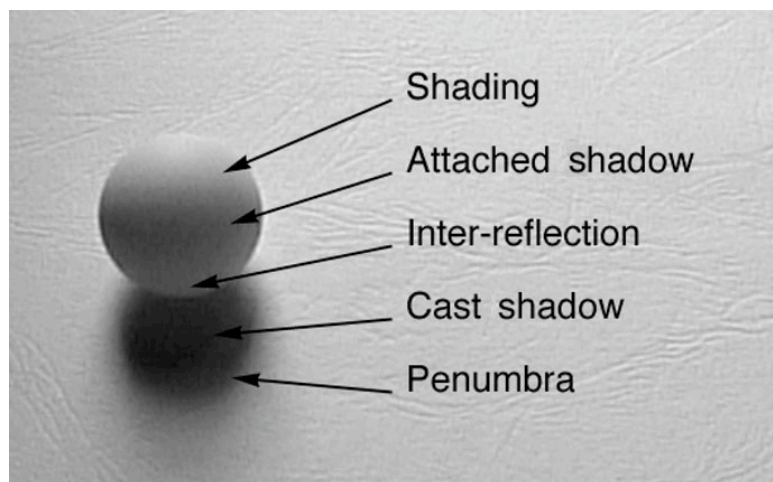


Figure 22 : Définitions de l'ombre, extraite de Mamassian et al., 1998. L'ombre au sens commun est appelée « ombre portée » ; l'« ombre » désigne la région où n'arrive la lumière d'aucune source ; l'« ombre propre » est la partie non éclairée de l'objet ; enfin, la « zone d'ombre » est toute la partie de l'espace qui ne reçoit pas de lumière parce que l'objet en cache la source.

La réalité est cependant plus complexe puisque la plupart des sources ne sont pas des points (par exemple, les rayons du soleil à travers un nuage). Une source non ponctuelle, comme le soleil ou la flamme d'une bougie, peut cependant être imaginée comme une somme de sources ponctuelles, chacune d'elles projetant une ombre légèrement décalée par rapport à l'ombre projetée par l'autre. La « pénombre » est la région dans laquelle se rejoignent les lumières de certaines sources ponctuelles, mais pas celles d'autres sources, tandis que le nom d'« ombre » désigne alors la région où n'arrive la lumière d'aucune source. L'information qu'apporte l'ombre propre est nécessairement reliée à la forme de la surface de l'objet qui la projette, il n'y a pas de séparation entre la surface qui est à l'origine de l'ombre et la surface qui reçoit l'ombre. Les « ombres portées », elles, contiennent un type d'information (la lumière réfléchi), mais concernent deux propriétés tridimensionnelles de la scène : d'une part sur la surface qui projette ces ombres, et d'autre part sur la surface sur laquelle elles se projettent. Elles renseignent donc sur la forme de chacune de ces surfaces, convexe – surface en bosse – ou concave – surface en creux, ainsi que sur la disposition spatiale des objets les uns par rapport aux autres. Mathématiquement, les ombres portées sont donc des projections. Casati (2004) décrit, par exemple, ce qu'il se passe lorsqu'un carré projette son ombre sur un écran (Figure 23).

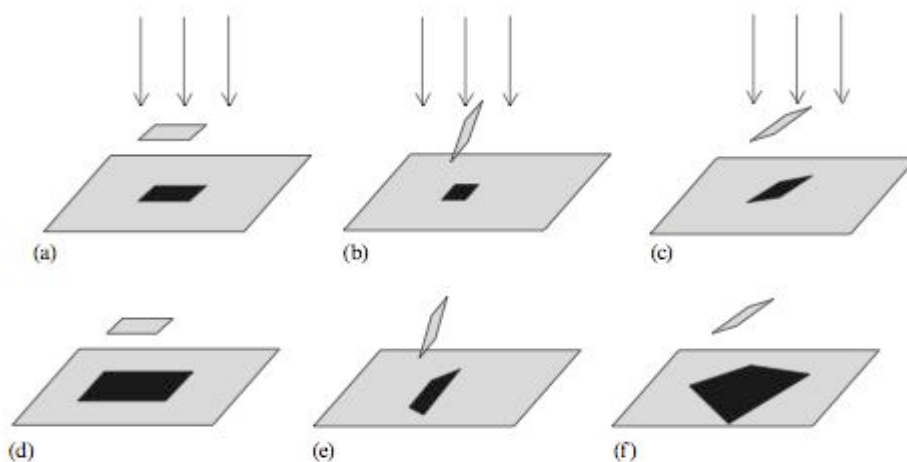


Figure 23 : Tirée de Casati (2004). Ombre d'un carré, projetée sur un écran. Dans la colonne de gauche (a et d), le plan du carré est parallèle au plan de l'écran ; dans la colonne du milieu (b et e), le plan du carré est incliné et deux de ses côtés sont parallèles au plan de l'écran ; dans la colonne de droite (c et f), le plan du carré est incliné et aucun de ses côté n'est parallèle au plan de l'écran. Pour la ligne du dessus, la source lumineuse est à une distance infinie, et pour la ligne du dessous, elle est ponctuelle.

Trois possibilités sont envisageables : le plan du carré est parallèle au plan de l'écran, le plan du carré est incliné et seuls deux côtés sont parallèles au plan de l'écran, et enfin, le plan du carré est incliné et aucun de ses côtés n'est parallèle au plan de l'écran. Lorsque la

source lumineuse est à une distance infinie (*i.e.* l'angle entre les rayons est alors si faible qu'on peut les considérer comme parallèles les uns par rapport aux autres), la projection de l'ombre est dite « métrique » ou « affine », respectivement aux situations énoncées ci-dessus ; lorsqu'elle est ponctuelle, la projection ombrée est dite « similaire » ou « projective ».

II. Orientation de la source lumineuse

Les ombres portées sont riches d'informations quant à la disposition des objets qui les projettent dans une scène visuelle, ainsi qu'à leur emplacement relatif les uns par rapport aux autres (Mamassian, Knill & Kersten, 1998). Pour accéder à ces informations, notre système visuel doit tout d'abord segmenter les régions dans l'image, décider parmi ces régions lesquelles sont potentiellement des ombres et non de simples « tâches sombres », et enfin associer ces ombres potentielles aux objets de la scène visuelle. Cette dernière étape est appelée le « *shadow correspondence problem* », le problème de correspondance de l'ombre. Selon Mamassian (2004), le système visuel résout ce problème grâce à une représentation grossière qu'il se construit de la scène : la forme générale et la localisation des objets sont préservées, tandis que les détails plus fins sont abandonnés. Pour interpréter une scène visuelle, le système visuel repose donc sur deux types d'informations : des indices qui peuvent être extraits des images rétiniennes et des suppositions *a priori* utilisées pour déjouer l'ambiguïté de la scène (Mamassian & Landy, 2001). L'utilisation de ces *a priori* se fait en accord avec les régularités statistiques de notre environnement ; l'une d'entre elles étant que la source lumineuse se situe au-dessus de nos têtes plutôt qu'en dessous (Ramachandran, 1988). Le système visuel utilise donc cette connaissance *a priori* pour désambigüiser une scène visuelle et ainsi rendre moins équivoque la forme – convexe ou concave – d'un objet (Figure 24A).

L'interaction entre la source lumineuse et la forme de l'objet est à l'origine d'une image ambiguë, une représentation bistable de l'objet pour certaines orientations, qu'il est difficile d'identifier. En effet, si un objet est éclairé par au-dessus il est perçu comme convexe, mais si le même objet est éclairé par au-dessous sa forme apparaît concave (Ramachandran, 1988, Figure 24B).

A.



B.

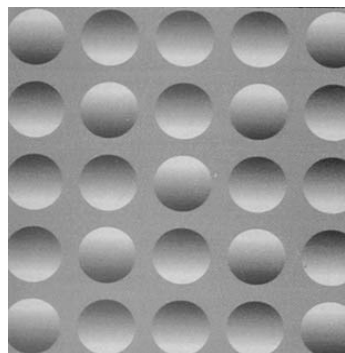


Figure 24 : (A) en fonction de l'orientation de la source lumineuse, la même image paraît concave ou convexe (B) Extraite de Ramachandran (1988) : boules concaves et sphères convexes, la source lumineuse est située au-dessus de l'image.

Une analyse détaillée de ce phénomène montre que cette supposition ne s'applique pas pour des coordonnées gravitationnelles mais pour des coordonnées rétiniennes, ce qui implique que la rotation de la tête de 180° peut modifier la perception de la concavité/convexité (Ramachandran, 1988).

Une des conséquences du changement de position de la source lumineuse est une modification dans les caractéristiques (la forme et la localisation) des ombres. Comment la reconnaissance d'un objet peut-elle être affectée par la présence d'indices d'ombres ? Les théories sur la reconnaissance des objets basée sur l'image proposent que la représentation d'un objet se fasse grâce aux informations présentes dans l'image originale incluant les indices d'ombres (Bülthoff, Edelman & Tarr, 1995).

Plusieurs études récentes en neurophysiologie et neuroimagerie ont montré que différentes aires corticales interviennent dans les processus de reconnaissance des objets à partir des indices d'ombre (« *shape-from-shading* ») ; ainsi, le cortex visuel primaire V1 (e.g. Smith, Kelly, & Lee, 2007), certaines aires du gyrus temporal inférieur (dans sa partie caudale, Georgieva *et al.*, 2008) et le sulcus pariétal inférieur (Taira, Nose, Inoue, & Tsutsui, 2001) joueraient un rôle important, chacune de ces aires ayant une fonction bien déterminée. De façon plus précise, interpréter la forme d'un objet à partir des indices d'ombre implique au minimum deux processus. Tout d'abord, une analyse de la polarité des contrastes des bords de l'image (sombres ou clairs) doit être réalisée et liée à l'orientation de la source lumineuse afin que les directions « gauche » et « droite » de la lumière puissent être discriminées. Dans une seconde étape, les contours lumineux sont regroupés afin d'obtenir une forme tridimensionnelle et qu'ainsi la convexité puisse être distinguée de la concavité. Gerardin, Kourtzi et Mamassian (2010) ont combiné des mesures psychophysiques à des

données en imagerie cérébrale (IRMf) afin de dissocier les aires corticales impliquées dans les processus liés à l'intégration de la source lumineuse (*i.e.* première étape ci-dessus) de ceux liés à l'interprétation de la forme (*i.e.* deuxième étape). Leur recherche semble montrer que *a priori* sur la position de la source lumineuse est traité précocement par le système visuel, débutant même dans les aires visuelles primaires. *A contrario*, l'activité dans les aires visuelles cérébrales de plus haut niveau (en particulier le cortex pariétal) n'est pas affectée par la position de la source lumineuse (gauche *versus* droite), mais reflète plutôt la forme perçue de l'objet (convexe *versus* concave). Ces résultats tendent donc à montrer que le traitement de la position de la source lumineuse est plus précoce que la représentation de la 3D dans le système visuel (Figure 25).

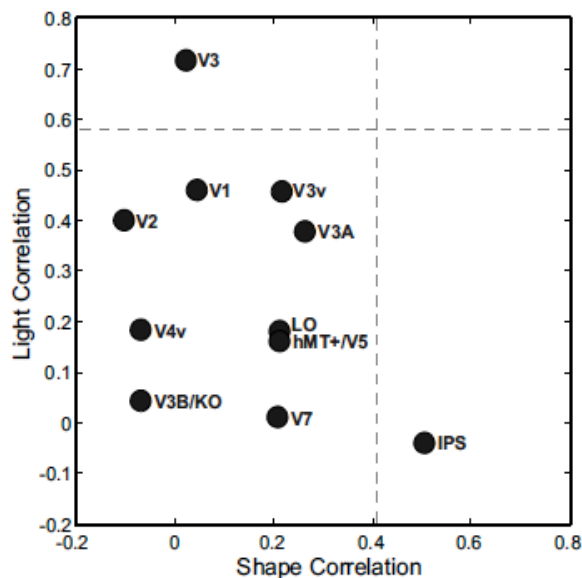


Figure 25 : Extraite de Gerardin, Kourtzi & Mamassian (2010). Corrélations de Spearman entre le facteur « position de la source lumineuse » et « forme », pour chaque aire cérébrale. Les activités précoces du système visuel permettent de prédire la position de la source lumineuse, tandis que les activations temporales et pariéto-occipitales sont corrélées avec la forme perçue de l'objet.

A. Biais pour l'orientation de la source lumineuse

De façon plus surprenante encore, certaines études récentes tendent à montrer que les sujets estiment de façon préférentielle que la lumière vient d'en haut à gauche de l'image (Elias & Robinson, 2005 ; MacManus, Buckman & Wooley, 2004 ; Mamassian & Goutcher, 2001 ; Mamassian & Landy, 2001 ; Sun & Perona, 1998). Sun et Perona (1998) ont, par

exemple, montré que le temps de réponse de participants naïfs dans une tâche de discrimination de sphères convexes dans un ensemble de boules concaves dépend de l'orientation de la source lumineuse ; ainsi il existe un biais préférentiel pour une source lumineuse située au-dessus et légèrement décalée sur la gauche plutôt que directement au-dessus. Les études de Mamassian *et al.* (2001) utilisent un autre type de procédure expérimentale où les participants doivent déterminer si le stimulus qui leur est présenté apparaît plutôt convexe ou concave. En effet, comme l'orientation de la lumière affecte directement la perception tridimensionnelle d'un objet, afin d'évaluer l'angle préférentiel de cette source lumineuse ils ont demandé à leurs participants une simple tâche d'estimation de forme d'un objet. Leurs résultats confirment les travaux antérieurs en perception visuelle puisque, comme ceux de Sun et Perona (1998), ils indiquent un biais préférentiel pour une source lumineuse située au-dessus et à gauche. Ce biais pour la gauche est décalé d'environ 26° (Mamassian & Goutcher, 2001).

Il n'y a pas que l'orientation de la source lumineuse qui a un effet sur la perception de la forme. En effet, certaines formes sont plus facilement perçues que d'autres. Ainsi, une forme concave est détectée plus rapidement dans un ensemble de sphères convexes que l'inverse (Kleffner & Ramachandran, 1992). Deux explications ont été proposées afin d'expliquer cette asymétrie. D'une part, cet effet pourrait être le résultat d'une préférence pour les formes concaves car elles sont plus rares dans l'environnement (Deutsch & Ramachandran, 1990). D'autre part, il a été proposé que les formes concaves sont perçues plus rapidement car elles apparaissent plus contrastées que les formes convexes. En particulier, Chacón (2004) observe que des formes concaves sont perçues comme plus contrastées de 10% par rapport à des sphères convexes. Cependant, il n'est pas clair si cet avantage dans la détection des formes concaves est relié à l'aspect tridimensionnel de l'objet ou s'il n'est que le résultat d'un artefact de l'image en elle-même. Cette question ne peut être facilement résolue *via* l'utilisation des stimuli habituellement utilisés dans la littérature sur l'ombre. Toutes ces études utilisent comme stimuli visuels des sphères convexes *versus* concaves. Or ces images ne sont pas assez saillantes pour la majorité des participants naïfs qui ne perçoivent pas de forme 3D à travers elles.

En effet, si une forme convexe est relativement facilement perçue par les observateurs lorsqu'ils regardent la Figure 26A, il leur apparaît difficilement que cette même image avec une rotation de 180° peut être perçue comme une forme concave –pour se faire, celle-ci doit être comparée directement avec l'image convexe ; seule, elle apparaît plus fréquemment comme un disque 2D. Ce manque de saillance pourrait être à l'origine des différences inter-individuelles et inter-études, observées par exemple par MacManus (2004). Celui-ci échoue à trouver un biais à gauche pour une source lumineuse quand il présente ces stimuli durant une longue période à des observateurs naïfs. Le stimulus utilisé par Mamassian et Goutcher

(2001 ; Figure 26B et 26E) est plus saillant et présente moins de biais, en ce sens que l'image originale et son image tournée de 180° ne diffèrent que par l'espace inter-bandes, et non en terme de contraste entre sa partie supérieure et inférieure. Cependant, des observateurs naïfs peinent encore à percevoir une forme 3D lorsqu'ils regardent ces figures.

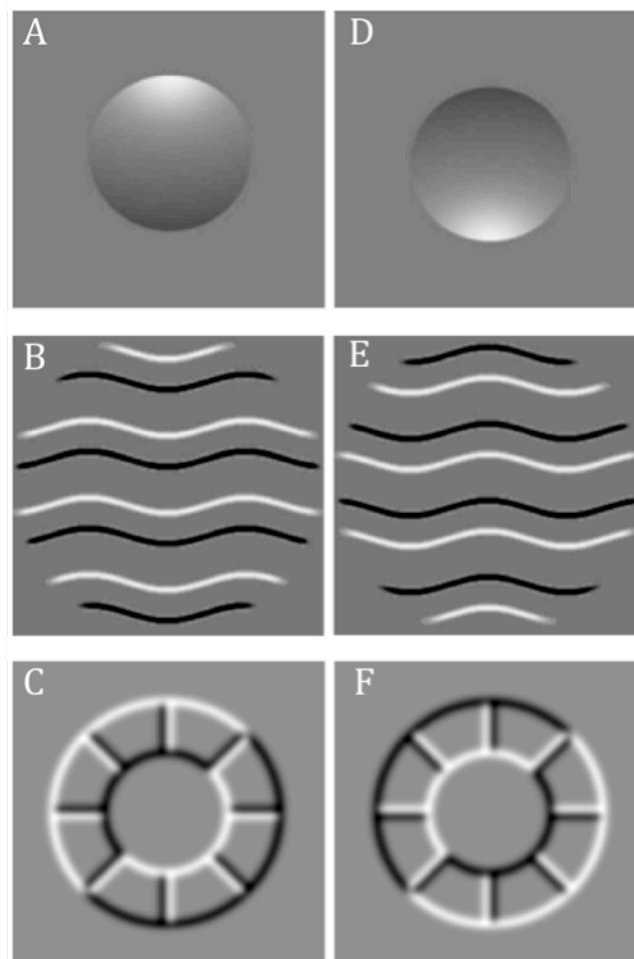


Figure 26 : Extraite de Gerardin et al. (2007). [A, D] Stimuli utilisés par McManus et al. (2004) : l'hemi-sphère apparaît convexe (A) ou concave (D) ; [B, E] Stimuli utilisés par Mamassian et Goutcher (2001) : la surface présente des bandes fines en relief (B) ou des bandes épaisses en relief (E) ; [C, F] « PoloMint » Stimuli (Gerardin et al. 2007) : l'anneau apparaît convexe (C) ou concave (F). Les images D, E et F sont des rotations à 180° des images A, B et C, respectivement.

III. Le « *Polo Mint* » stimulus

Dans une étude réalisée en 2007⁸, nous avons conceptualisé un nouveau stimulus, le « *Polo Mint* » (Gerardin, de Montalembert & Mamassian, 2007 ; voir Annexe 1), plus saillant perceptivement. Au cours d'une première étude informelle, nous avons présenté à 17 participants naïfs (dont l'âge était compris entre 21 et 68 ans) les six patterns de la Figure 26, et nous leur avons demandé lequel des trois patterns (*i.e.* la sphère, les bandes, ou le « *Polo Mint* ») leur paraissait le plus saillant en terme de perception de profondeur. Treize observateurs (*i.e.* 76%) ont indiqué le « *Polo Mint* », trois observateurs les bandes, et un observateur ne rapporte aucune perception 3D pour aucun des stimuli. Ces résultats, bien qu'issus d'une étude informelle, ont confirmé notre impression que les sphères n'étaient pas les meilleurs stimuli à utiliser dans ce type d'études et que le « *Polo Mint* » nécessitait d'être investigué de façon plus précise. Ce stimulus devait aussi nous permettre de répondre à une autre question : les recherches antérieures montrent que la supposition que nous faisons sur la position de la source lumineuse affecte la forme perçue d'un objet. Est-ce à dire qu'un objet éclairé par une source lumineuse à cette position sera mieux perçu ? En d'autres termes, est-ce que des observateurs seront plus sensibles aux attributs d'un objet en particulier si celui-ci est éclairé par une source lumineuse en accord avec leur supposition sur la position de celle-ci ?

Nous avons réalisé deux expériences pour répondre à ces questions. Ces deux expériences utilisaient le même stimulus, mais la tâche réalisée sur celui-ci était différente.

Le stimulus utilisé (le « *Polo Mint* ») est un anneau composé de huit secteurs égaux ; tous ses secteurs ont la même forme – convexe ou concave, excepté un (lorsque l'anneau est convexe le secteur est concave, et *vice versa* ; Figure 27). Dans la première expérience, les observateurs devaient dire de quel côté (gauche ou droit) se situait le secteur différent du reste de l'anneau (*Left-Right Experiment*, LRE). Dans la seconde tâche, ils devaient dire – indépendamment de son emplacement, gauche ou droit – si le secteur était convexe ou concave (*Convex-Concave Experiment*, CCE). Quatorze jeunes observateurs (âge : 19-28 ans) ont participé à ces expériences ; le stimulus leur était présenté durant 100 msec de façon monoculaire.

⁸ Cette étude a été réalisée durant l'année universitaire du M2, la publication qui en résulte apparaît en Annexes (Annexe 1).

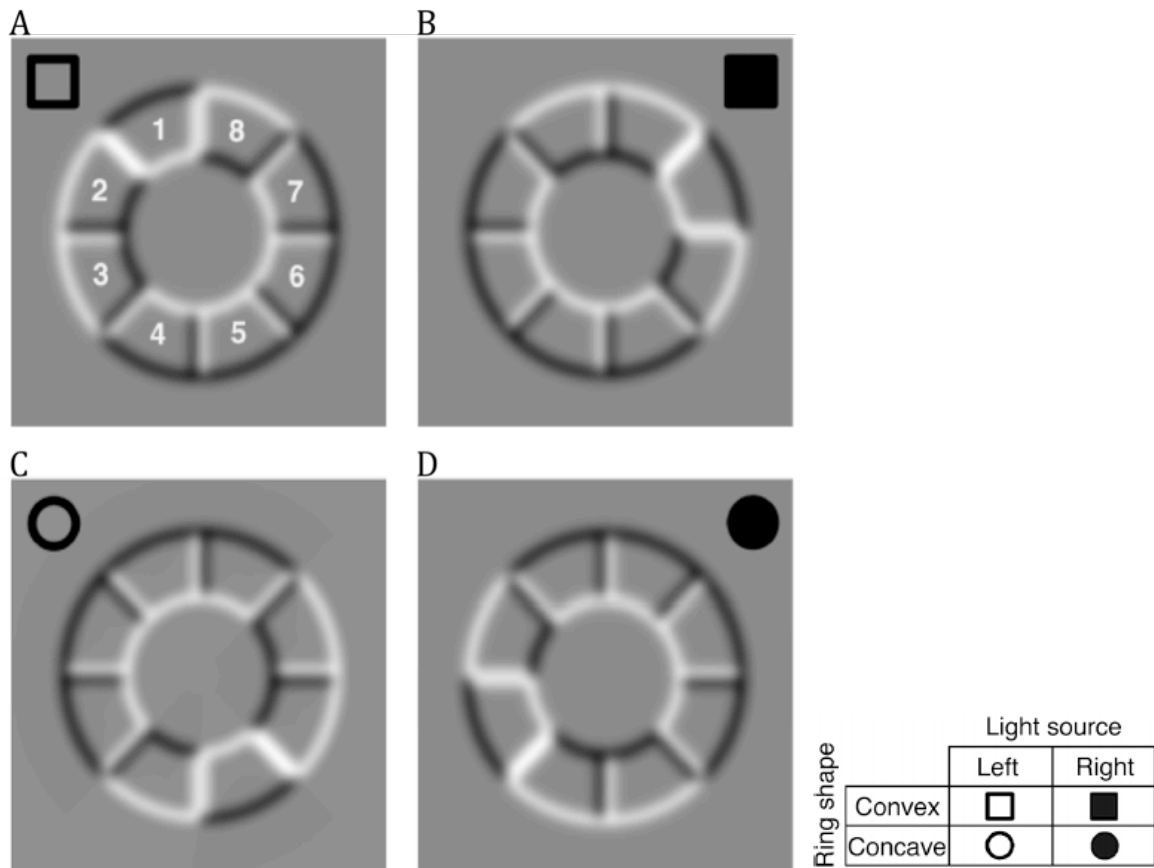


Figure 27 : Exemples du « Polo Mint » stimulus utilisé dans les deux expériences (Gerardin et al., 2007). L’anneau est divisé en huit secteurs égaux qui ont tous la même forme, excepté un. Les quatre types de stimuli sont obtenus en croisant le facteur « forme » avec le facteur « position de la source lumineuse ». L’anneau peut être convexe (A et B) ou concave (C et D) ; la position de la source lumineuse est simulée comme étant en haut à gauche (A et C) ou en haut à droite (B et D). En réalité, les 4 types de stimuli peuvent être obtenus depuis la même image via une rotation par pallier de 90° (comme le lecteur pourra le constater en tournant simplement cette page).

Ce stimulus nous a permis de confirmer les résultats observés dans la littérature et d’en décrire de nouveaux (voir Figure 28). Ainsi, la performance des observateurs est globalement meilleure lorsqu’ils doivent rapporter le côté où se situe le secteur différent du reste de l’anneau *versus* lorsqu’ils doivent déterminer la forme de ce secteur. Nous répliquons les résultats observés dans la littérature récente, à savoir que les participants sont meilleurs lorsque la source lumineuse est située en haut à gauche –et qu’ainsi, elle coïncide avec leur hypothèse *a priori*. De plus, pour l’expérience «*left-right* », nous avons aussi réalisé une analyse plus spécifique sur la sensibilité avec laquelle les observateurs perçoivent la forme de l’anneau, en comparant la proportion de fois où les participants disent percevoir le secteur à gauche et qu’il était effectivement situé à gauche (*hits*) et les essais où ils déclarent le voir à gauche, alors qu’il était présenté à droite (*false alarm*). Nous avons ainsi pu calculer

l'index d' , de sensibilité. On observe une sensibilité maximale lorsque les stimuli sont éclairés en haut à gauche *versus* en haut à droite (d' de 1,28 *versus* respectivement de 0,70).

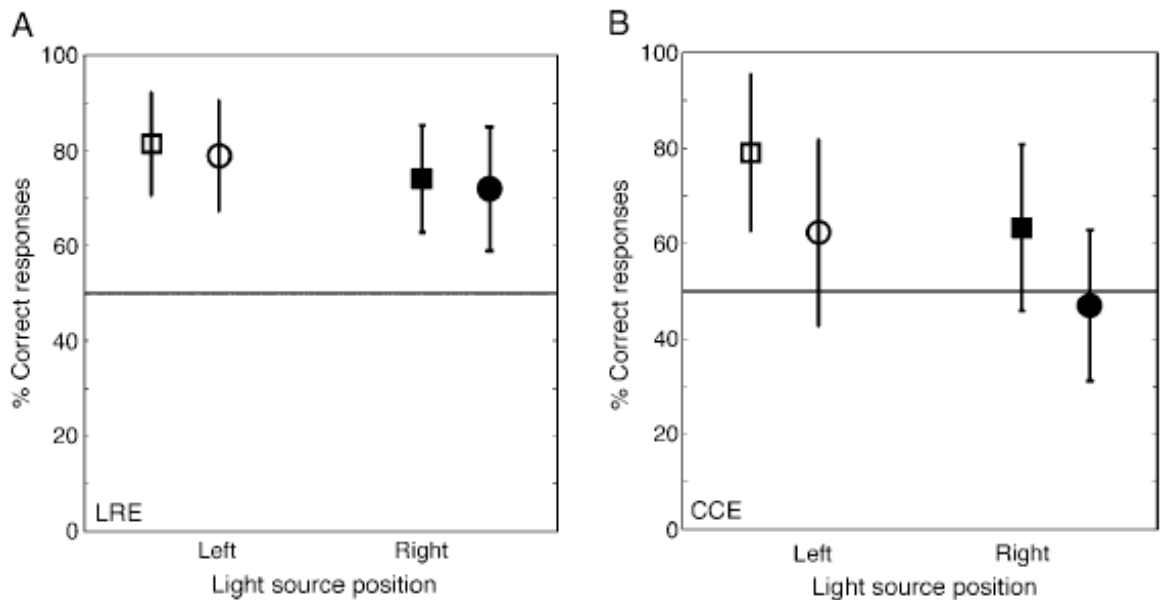


Figure 28 : A. Pourcentage de réponses correctes dans l'expérience LRE et B. ce même pourcentage dans l'expérience CCE, en fonction de la position de la source lumineuse. Les symboles ouverts représentent les stimuli lorsque la source lumineuse est située en haut à gauche, et les symboles pleins les stimuli lorsque la source lumineuse est située en haut à droite. Les carrés correspondent aux stimuli où l'observateur voit un anneau convexe (et donc un secteur concave) et les cercles, la situation inverse (voir Figure 27 pour la légende). Les barres d'erreurs sont calculées pour les N=14 observateurs.

Cette étude a donc clairement montré que lorsque la source lumineuse se situe en haut et décalée sur la gauche, notre capacité à extraire la forme de l'objet en question augmente significativement. Un autre résultat est que les participants de cette étude (sans lésion neurologique) ont un biais pour percevoir le stimulus comme une forme convexe avec un secteur concave, plutôt que l'inverse. Ces données suggèrent donc que *a priori* sur la position de la source lumineuse ne module pas seulement la forme perçue de l'objet mais aussi la précision avec laquelle la forme de l'objet est perçue. Cette hypothèse sur laquelle se base le système visuel pour rendre moins ambiguë une scène visuelle a donc été généralisée grâce à l'utilisation de nouvelles tâches et d'un nouveau stimulus chez une population saine, mais certaines questions restent encore non résolues notamment (i) quelle est l'origine de ces hypothèses ? (ii) Comment le système visuel les encode-t-il ?

IV. « Polo Mint » et Négligence Spatiale Unilatérale

A. Préambule

Le biais pour « une position préférentielle de la source lumineuse en haut à gauche » est difficile à expliquer de façon écologique. Les objets qui nous entourent sont aussi souvent éclairés de la gauche que de la droite, de même qu'ils le sont fréquemment par de multiples sources lumineuses (réflexions secondaires, lumière diffuse, ...). Les êtres humains sont rarement « directement » en dessous du soleil, il semble donc difficile de prouver qu'ils auraient une tendance naturelle à orienter leur corps en direction d'une source lumineuse qui provient de la gauche. Et même si c'était le cas, pour Mamassian et Goutcher (2001) « il reste à prouver que ce biais d'orientation du corps est suffisant pour induire le biais perceptif observé dans [cette] étude (p. B7) ».

Plus qu'un biais environnemental qui affecterait la position de la source lumineuse, les résultats observés dans les études précédentes pourraient être expliqués par une différence hémisphérique, qui induirait une différence de traitement de l'information ombrée.

A la suite des premiers travaux réalisés sur le *Polo Mint*, la première expérience de cette thèse avait pour but d'étudier de quelle façon la position de la source lumineuse influence la perception de la profondeur de patients cérébro-lésés (pariétaux), avec négligence spatiale (gauche ou droite), dans une tâche de perception visuelle. Comment les patients négligents traitent une information qui n'est pas présente dans la scène visuelle – ou qui n'est pas « imaginée » dans la scène représentée ? Plus spécifiquement, nous avons voulu évaluer comment des patients négligents inféraient la position de la source lumineuse dans une tâche de perception visuelle de discrimination de formes 3D. De nombreux tests expérimentaux/ évaluations cliniques sont utilisés pour mettre en évidence des signes de négligence spatiale : barrage, copie de figures, dessins d'objets de mémoire, description de scènes réelles ou imagées... Chacune de ces tâches est discriminante d'une facette de l'aspect multifactoriel de la négligence, certaines étant moins spécifiques, ou moins sensibles, que d'autres. Ainsi, des dissociations entre toutes ces épreuves peuvent être observées et différentes explications ont été proposées pour expliquer cette variance (e.g. Bowen, McKenna & Tallis, 1999) : troubles attentionnels, exécutifs, ou représentatifs. Un point important est que toutes ces tâches s'appuient sur le même socle, le même paradigme, à savoir un stimulus (ou sa représentation) dont les conséquences sont visibles (ou « visiblement imaginables »). Cependant, la représentation de l'espace, ainsi que nous l'avons vu dans le Chapitre 3, implique bien d'autres facteurs, dont certains ne sont pas visibles, et dont seules les conséquences sont visibles dans l'image. L'utilisation de

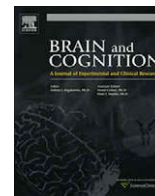
représentations visuelles non-explicites (*i.e.* non visibles), telles que l'ombre, utilisée dans cette étude, se veut donc une nouvelle voie dans la compréhension des modèles théoriques sous-jacents à la négligence spatiale unilatérale.

B. Article

de Montalembert, M., Auclair, L., & Mamassian, P. (2010). « Where is the sun » for hemi-neglect patients ? *Brain and Cognition*, 72, 264-270.

C. Conclusions

Les résultats de cette étude montrent une différence dans le biais pour la position de la source lumineuse, entre les participants contrôles et les patients négligents. Quatre de nos six patients avec négligence spatiale gauche présentent une réduction de ce biais (trois d'entre eux ont un biais « pour la droite » et un n'a pas de biais). De plus, de façon intéressante, le patient négligent droit a un profil similaire à celui observé chez les participants contrôles (*i.e.* un biais pour la gauche). Les patients négligents ont donc des difficultés pour construire une représentation d'objets non présents dans la scène visuelle. Les deux points importants de cette étude sont donc (1) l'hypothèse d'une asymétrie hémisphérique dans la représentation de la position de la source lumineuse (2) le fait que les patients négligent aussi des objets visuels non visibles « physiquement » dans leur champ visuel. Cet dernier aspect nous semble important à prendre en compte puisqu'il se pourrait que certains symptômes de la négligence soient dus à cette incapacité à traiter une information non présente physiquement – ou non imaginée dans la scène représentée.



“Where is the sun” for hemi-neglect patients?

M. de Montalembert^{a,b,*}, L. Auclair^{c,d}, P. Mamassian^a

^aLaboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes, 75006 Paris, France

^bService de Soins de Suite et Réadaptation, Hôpital de la Pitié Salpêtrière, 75013 Paris, France

^cLaboratoire de Psychologie et Neurosciences Cognitives (CNRS UMR 8189), Université Paris Descartes, 92100 Boulogne Billancourt, France

^dService de Rééducation Neurologique et Périméale, Hôpital Rothschild (AP-HP), 75012 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Accepted 25 September 2009

Available online 21 October 2009

Keywords:

Unilateral neglect
Light source position
“Shape from shading”

ABSTRACT

Human observers use prior constraints to disambiguate a scene; in particular, light is preferentially seen as coming from above but also slightly from the left. One explanation of this lateral bias could be a cerebral hemispheric difference. The aim of the present study was to determine the preferred light source position for neglect patients. For this purpose, we used the ambiguous shaded “Polo Mint” stimulus, a ring divided into eight equal sectors. All sectors but one were the same shape, convex or concave, as determined by the light source position. Participants had to report the side (left or right) of the odd sector or, in a separate experiment, to report its shape (convex or concave). Eight patients with spatial neglect (left neglect $N = 7$, right neglect $N = 1$) after a right or left temporo-parietal or thalamic lesion and 14 control participants ran the experiment. Left neglect patients showed a significantly different light bias from the bias observed for controls and for the right neglect patient (i.e., a reduction of the left bias or a right bias rather than a left bias). We conclude that some disabilities presented by patients with spatial neglect may be due to difficulties processing information that is not present in the visual field or imagined in the representational scene.

© 2009 Elsevier Inc. All rights reserved.

1. Introduction

Our subjective experience of a visual scene is usually stable, robust and unitary in spite of the fact that our retinal image is consistent with an infinity of three-dimensional (3D) scenes. The choice of a particular scene is the result of several assumptions made by the visual system. Several cues in an image enable us to assess the 3D structure of our environment. For instance, the depth, orientation, and shape of surfaces can be computed from the disparities between the two eyes, the relative motion of object features or the patterns of shading. In particular, the ability to identify shadows is critical to the correct interpretation of a visual scene. Related to the appropriate use of the shadow cue is the assumption that light comes from above our heads (Ramachandran, 1988). Thus, a visual scene representation is based on cues, both those that are present in the scene and those that are not.

Shading refers to the reflected light from a surface that varies according to its shape and is thus a potentially important source of information about the object. Cast shadows (those occluded sur-

face parts that are remote from the occluding object) are critical for the perception of spatial layout (Kersten, Knill, Mamassian, & Bühlhoff, 1996). In order to identify object surfaces, the visual system must locate the borders that make up an object and those that distinguish it from surrounding objects. In a natural scene with multiple objects, the visual system has to solve the “shadow correspondence problem” to explain the presence of dark patches in the image (Mamassian, 2004) and to distinguish between shadows and paint (Freeman & Viola, 1997).

Surprisingly, the preferred assumption also appears to be that light comes slightly from the left rather than directly from above. In a visual search paradigm, Sun and Perona (1998) have shown that observers discriminate convex from concave hemispheres at different speeds depending on the light source position. Response times were significantly shorter when the light source was located above and to the left.

In a recent study, Gerardin, de Montalembert, and Mamassian (2007) used a new shaded stimulus, called the “Polo Mint.” The Polo Mint stimulus corresponds to a ring divided into eight equal sectors; all of them have the same form (convex or concave) except for one (when the stimulus is concave, the sector is convex and vice versa). This study clearly demonstrated that lighting an object from the left improves the ability to extract the shape of that object. Another finding was that observers without neurological damage had a bias to perceive the stimulus as a convex ring with a concave hole in it.

* Corresponding author. Address: Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes, 45 Rue des Saints Pères, 75006 Paris, France. Fax: +33 (0)1 42 86 33 22.

E-mail address: marie.de-montalembert@parisdescartes.fr (M. de Montalembert).

The results of that study suggest that the assumed light source position not only modulates the perceived shape of an object but also the accuracy with which this shape is perceived. The bias for the left is difficult to explain ecologically because observers are very often exposed to illumination from the right as well as the left, as well as multiple sources of illumination (secondary reflections, diffuse illumination). While it is true that humans are rarely directly underneath the sun, it would be difficult to prove that they orient themselves considerably more often with its light on their left side. Even if this were the case, in Mamassian and Goutcher's (2001) view, "it remains to be shown that this body orientations bias is sufficient to induce the perceptual bias reported (here)" (p. B7).

Rather than an environmental bias affecting the position of the light source, a hemispheric difference in processing shading information could explain the results. We can, for instance, envisage that left light source positions are represented in the right hemisphere, and reversely for right light source positions.

In this study, we wished to evaluate how patients suffering from spatial neglect process assumptions about the light source position in a visual task.

Unilateral spatial neglect refers to a failure to report, respond, or orient to stimuli presented to the side contralateral to the affected brain hemisphere (Heilman, Watson, & Valenstein, 2003). Spatial neglect is observed following damage to various cortical regions including the parietal, temporal and frontal lobe (Karnath, Berger, Küver, & Rorden, 2004; Mesulam, 1999; Mort et al., 2003) or subsequent to subcortical lesions such as damage to the thalamus, putamen or globus pallidus (Karnath, Himmelbach, & Rorden, 2002; Karnath et al., 2004).

Spatial neglect selectively affects different reference frames and regions of space such as personal, peripersonal and extra-personal space (Buxbaum, 2006; Halligan, Fink, Marshall, & Vallar, 2003; Laeng, Brennen, Johannessen, Holmen, & Elvestad, 2002). Furthermore, patients sometimes neglect the left side of visual objects (object-based neglect) irrespective of their location in space (Driver & Mattingley, 1998). Spatial neglect may affect different cognitive processes in isolation, such as reading (Paterson & Wilson, 1990; Riddoch, 1990; Warrington, 1991) or writing (Auclair, Siérouff, & Kocer, 2008; Cubelli, Guiducci, & Consolmagno, 2000). These varying symptoms and their multiple associations within individual patients make it difficult to develop conclusive neurocognitive models of this spatial disorder (see Kerkhoff (2001), for a review of neglect models based on the ideas of distorted reference frames or impaired motor control). Indeed, several models have been proposed to explain neglect as resulting from a motor deficit (e.g., Bisiach et al., 1995; Ghika, Ghika-Schmid, & Bogousslavsky, 1998), an attentional orienting deficit (e.g., Kinsbourne, 1993; Mesulam, 1998; Siérouff, Decaix, Chokron, & Bartolomeo, 2007), a representation deficit (e.g., Bartolomeo & Chokron, 2002; Bisiach & Luzzatti, 1978; Rizzolatti, Fadiga, Fogassi, & Gallese, 1997), or a spatial working memory deficit (Cristinzio et al., 2009; Malhotra et al., 2005). Consequently, there is no consensus about the causal mechanisms of spatial neglect.

The aim of the present study was to evaluate how neglect patients treat information that is not present in the visual scene or not imagined in the representative scene. More specifically, it was to evaluate how patients suffering from spatial neglect infer the position of the light source in a visual shape discrimination task. Many tasks are used to assess spatial neglect, such as cancellation, copying a figure, drawing objects from memory, and describing places from memory. Each of them can reveal different aspects of neglect, but some tests appear to be less sensitive than others. Dissociations of performance on these tests have been described and different interpretations have been proposed. One important point is that these tests are built based on the same par-

adigm: a stimulus or a representation whose consequences are visible. However, the representation of space implies other factors, some of which are not visible; using non-explicit visual representations (shading) is a novel way to test theoretical models of neglect syndrome.

To this end, we used the Polo Mint stimulus in a group of seven patients presenting a left spatial neglect and one patient with a right spatial neglect. If the hypothesis of a cerebral hemispheric difference for the assumption concerning the light source position is correct, then left hemi-neglect patients might posit a default light source position in a location different from the one assumed by normal observers.

2. Methods

2.1. Participants

A total of eight patients participated in the experiment. Four patients had had a first single unilateral stroke (ischemic, $n = 3$; hemorrhagic, $n = 1$) in the right cerebral hemisphere, one in the left cerebral hemisphere (ischemic), and three other patients had a right hematoma (located in the internal capsule, and/or the thalamus, or the basal ganglia, or intra-parenchymal; all patients were right-handed and had no history of psychiatric disorders or dementia. The neuropsychological evaluation of each patient revealed no language disorders and no signs of apraxia or agnosia; none of the patients showed major verbal memory difficulties. All of them had a preserved comprehension of complex sentences. None of them presented hemianopia or any other visual field deficit. We evaluated the severity of the spatial neglect for each patient using a set of clinical tests that is frequently used to assess neglect (Azouvi et al., 2002), including two visuo-motor exploratory tasks (line bisection and letter cancellation), a reading task, and a drawing copy task. In all tasks, the center of the display was located on the mid-sagittal plane of the patients' trunk; they were free to move their head and eyes. The patients' demographic and neurological features are summarized in Table 1.

Fourteen participants (mean age = 57.6 years, $SD = 9.9$, range = 42–75 years) with no history or evidence of neurological damage served as controls. Twelve of them were right-handed and two were left-handed. We created a program using matlab to test hemianopia in patients. They were asked to detect whether a vertical or a horizontal line was present on a computer screen. Targets were presented in the left, right or both hemi-fields. There was no sign of hemianopia in patients. This was confirmed with the BEN test (Azouvi et al., 2002). All patients had normal or corrected-to-normal visual acuity.

Patient 1 had a right hematoma in the region of the thalamus and near the internal capsule. P1 was a 56-year-old man admitted with left paresis of the upper and lower body; the paresis had resolved at the time of testing. P1 showed little left neglect and had some difficulties maintaining his attention during the neuropsychological evaluation.

Patient 2 had a right ischemic stroke in the region of the temporal and parietal lobes. P2 was a 48-year-old man who presented with mild left hemiparesis and mild left-side extinction; he had a good temporo-spatial orientation with otherwise intact cognitive functions.

Patient 3 had a right hemorrhagic stroke in the region of the frontal and parietal lobes. P3 was a 67-year-old man who initially showed inconsistent signs of visual neglect, weakness in the left upper body and paresis of the left leg.

Patient 4 had a right intra-parenchymal hematoma. P4 was a 68-year-old woman admitted with initial confusion and mild weakness of her left arm. Initial cognitive testing showed severe

Table 1
Demographic and neurological data on the eight patients. For line bisection, positive deviations are rightward, percentages correspond to: $((\text{left distance} - \text{half of stimulus line length}) / (\text{half of stimulus line length})) \times 100$.

Patient	Gender/age	Days from lesion onset	Etiology	Locus of lesion (R: Right, L: Left)	Line bisection (% deviation)	Letter cancellation (max 30 Left/30 Right)	Landscape drawing (max 6)	Reading task
1	M/56	90	Hematoma	R. Internal capsule, thalamus	+2.16	24/28	5	+
2	M/48	30	Ischemic	R. Temporal, parietal	+17.39 ^a	24/30	4.5	+
3	M/67	45	Hemorrhagic	R. Frontal, parietal	+7.57	24/30	6	+
4	F/68	30	Hematoma	R. Intra parenchymal	+5.22	30/30	4.5	+
5	M/52	30	Ischemic	R. Vertebro basilar, thalamus	+12.98 ^a	29/29	6	+
6	M/52	42	Hematoma	R. Basal ganglia, thalamus	+13.2 ^a	22/30	4.5	+
7	F/45	60	Ischemic	R. Frontal, parietal	+2.1	27/30	6	+
8	M/62	45	Ischemic	L. Frontal, parietal	-3.2	29/26	4	+

^a A deviation greater than 11.1% is considered pathological (Bartolomeo and Chokron, 1999). For cancellation tests, left/right correct responses are reported. The landscape drawing, consisting of a central house with two trees on each side, was scored by assigning two points to the house and one point to each tree that was completely copied (Gainotti et al., 1972). For the reading task a "+" means a correct reading of the text (i.e., no dyslexia of neglect).

extinction and mild left neglect. However, at the time of the experiment, the neglect was reduced.

Patient 5 had a right ischemic stroke in the region of the vertebral and basilar artery and the thalamus. P5 was a 52-year-old man who presented initial confusion and impaired memory; he had a left paresis of the upper and lower body.

Patient 6 had a right hematoma in the region of the thalamus and near the basal ganglia. P6 was a 52-year-old man admitted with severe visual extinction and mild neglect. Some personal and extrapersonal neglect that had been largely resolved at the time of testing, although line cancellation showed some remaining omissions on the left side.

Patient 7 had a right ischemic stroke in the region of the frontal and parietal lobes. P7 was a 45-year-old woman who presented with mild left hemiparesis; she was well oriented with otherwise intact cognitive functions.

Patient 8 had a left ischemic stroke in the region of the temporal and parietal lobes. P8 was a 62-year-old man admitted with mild weakness of the right arm. Initial cognitive testing showed right neglect whereas other cognitive functions were apparently normal.

All participants gave informed consent prior to the study, but were naive concerning the specific aims of the experiment.

2.2. General neuropsychological evaluation

The neuropsychological neglect examination found no signs of spontaneous head and gaze deviation toward the right or the left side of the space. All patients presented visuo-spatial and visuo-graphic impairments and their performance on executive function tests was generally mildly impaired (i.e., problems organizing and initiating an action). For the line bisection test positive deviations were rightward for the right-brain-damage patients and leftward for the left-brain-damage patient. The percentage of deviation corresponds to $((\text{left distance} - \text{half of stimulus line length}) / (\text{half of stimulus line length})) \times 100$. A deviation greater than 11.1% is considered pathological (Bartolomeo & Chokron, 1999). In our study, bisection deviations ranged from 2.1% to 17.39%. P2, P5 and P6 presented a significant deviation from the mid-point. In the letter cancellation task, all right-brain-damage patients showed a left neglect, characterized by more omissions on the left side of the sheet of paper (and vice versa for the left-brain-damage patient). During the neuropsychological evaluation, patients had to copy a landscape consisting of a central house with two trees on each side; this task was scored by assigning two points to the house and one point to each tree that was completely copied (Gainotti, Messerli, & Tissot, 1972). Three patients (2, 4 and 6) performed poorly on this task (i.e., they omitted important details on the left side of their copy). It is important to note that none of the patients showed any sign of object-based neglect. Patients' performance on

this clinical neuropsychological evaluation supported a mild form of neglect in visuo-spatial tasks. Control participants also completed the entire neuropsychological evaluation. In the line bisection test, five of them showed a leftward bias (mean 5.3 mm), which is a well-known phenomenon named "pseudoneglect" (Rueckert, Deravanesian, Baboorian, Lacalamita, & Repplinger, 2002).

2.3. Apparatus

All experiments were conducted on a 13-in. Macbook computer. The monitor was calibrated for luminance (brightness setting at 50% and contrast setting at 100%). It was set at a resolution of 1024×768 pixels and ran at a refresh rate of 60 Hz. The experimental stimuli were created with Matlab V.730 (Mathworks, Sherborn, MA, USA) and displayed with the PsychToolbox (V1.05; Brainard, 1997; Pelli, 1997).

2.4. Stimuli

Stimuli were adapted from those used by Gerardin et al. (2007). They were displayed in grayscale. The stimulus consisted of a ring with bright and dark polar contours (luminance of 40 and 1 cd/m^2) displayed on a uniform gray background (20 cd/m^2). The diameter of the outmost circle subtended 7° of visual angle (i.e., 192 pixels). The ring was divided into eight equal sectors (of 45° each). All but one of the sectors was simulated to have the same form, either convex or concave. The light source was simulated in one of four positions, two on the left (-67.5° and -22.5° relative to the vertical) and two on the right ($+22.5^\circ$ and $+67.5^\circ$). The light sources are therefore 45° apart, but none is located 45° from the vertical because we wanted to avoid the cardinal orientations (horizontal and vertical). The combination of the two shapes (convex and concave) and the four light positions produces a total of eight types of stimuli. The contrast of the contours (bright or dark) was determined according to the desired shape to be displayed and the simulated light source position. Low-pass filter was applied to the stimulus. The filter was Gaussian with a standard deviation of 6 pixels. The combination of the two shapes (convex and concave) and the four light positions produces eight types of stimuli, as illustrated in Fig. 1A. The odd sector could be placed in four different locations on the ring, as illustrated in Fig. 1B.

2.5. Procedure

The experiments took place in the experimenter's office, which was illuminated by dim light coming from a window in front of the participants. They lasted for about 1 h; all patients were able to complete the experimental tasks (i.e., they were able to maintain their attention the whole time). Two experiments were run with

the same set of stimuli but with different tasks. In the first experiment, observers had to report the side (left or right) of the odd-shaped sector (left–right experiment, LRE). In the second experiment, observers had to determine whether the odd sector was convex or concave (convex–concave experiment, CCE). In total, a session was composed of 192 stimuli presented in random order. Patients and controls used the space bar on the computer keyboard to respond (go/no-go task). Participants were asked four questions in random order: for the LRE: (1) Is the odd sector on the left? (2) Is the odd sector on the right? And for the CCE: (1) Is the odd sector convex? (2) Is the odd sector concave? In all cases, participants had to press the space bar to answer YES and not press it to answer NO. In short, participants had four little experiments to do, two for the LRE and two for the CCE. Before and after each stimulus, participants had to fixate a central cross, so they maintained their attention in the center of the screen. Throughout the data collection, the experimenter sat on the opposite side of the computer monitor, at a location where she could monitor gaze direction. Before initiating each session, the experimenter ensured that the participant's gaze was directed to the center of the screen. Stimuli were shown for 300 ms (for controls) and for 500 ms (for patients) and then immediately followed by a mask. A training set was presented before each session and no feedback was provided.

Performance in the LRE experiment was measured by the percentage of correct responses, where a correct response occurred when the odd sector was located. In the CCE, there is no objective correct shape decision. Performance was measured by the percentage of correct responses consistent with a light source located above rather than below.

3. Results

In this study, performance was better overall when observers (both patients and controls) had to report which side the odd sector was on (LRE) rather than its shape (CCE). For right-brain-damage patients, the percentage of correct responses was 81.3% (LRE) versus 60.55% (CCE), and for controls this percentage was 80.85% (LRE) versus 61.1% (CCE). This could be related to the advantage in location identification over object recognition (e.g., Kveraga, Ghuman, & Bar, 2007). Moreover, there was no difference between patients' and controls' responses. Before comparing patients' and controls' performance, we did a preliminary analysis of patients' performance when the odd sector was on the left side of the stimulus versus on the right. No difference was found between the two sides of the odd sector ($F(1, 7) < 1$; ns). In other words, patients performed equally well when the odd sector was on the left or on the right. In the remainder of this section, we first analyze the results on the LRE, and then on the CCE.

3.1. Left–right experiment

In the first experiment (LRE), where the two groups (i.e., control participants versus right-brain-damage patients) had to report the position of the differently shaped sector (left or right side of the stimulus), we did not find any interaction between the factors *group* and *position* ($F(1,7) < 1$; ns). This result might be due to a ceiling effect on performance in this first task. However, a further analysis of this result shows that, despite the absence of interaction, the percentage of correct responses for controls when the light source position was left was 83.2% (± 14), compared to 79.4% (± 16) when it was right; this difference is significant ($F(1, 17) = 11.77$; $p < .003$). In contrast, right-brain-damage patients did not show a significant side bias ($F(1, 17) < 1$; ns).

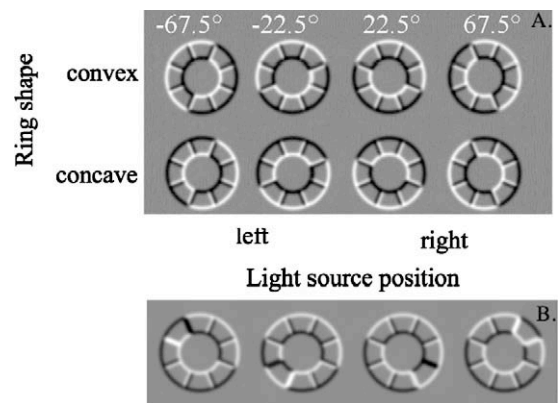


Fig. 1. Stimuli. (A) Variation of the light source for the different stimuli used in the experiment. The images are shown here without the odd sector. For positions -67.5° and -22.5° , the light source position is on the left; for positions 22.5° and 67.5° , the light source position is on the right. (B) The odd sector could be placed at any of four locations on the ring as illustrated in this figure.

3.2. Convex–concave experiment

Fig. 2 represents the light source bias for patients (triangles at the bottom of the figure, $N = 7$ (filled triangles, right-brain-damage patients, $N = 6$; open triangles, left-brain-damage patient, $N = 1$)) and for controls (circles at the top of the figure, $N = 14$). P4 is not represented in this figure; because of the great variability of her results, we believed that she did not understand the task (see below). For each participant (controls and patients), we measured the convexity performance as the percentage of correct responses with a light source positioned above, when the odd sector is concave within a convex ring. In previous work (Mamassian & Goutcher, 2001), we found that there is a one-to-one relationship between the difference in the proportion of convex shapes and the light source bias when the bias is less than 45° in absolute value, assuming that the proportion of convex shapes varies sinusoidally with the light bias.¹ Therefore, differences in the proportion of convex shapes perceived can be translated into the more meaningful light bias variable. A positive angle indicates a right bias and a negative angle indicates a left bias for the light source position. The mean bias for controls is $-5.23^\circ \pm 4.05SD$, which corresponds to the left bias for the light source position observed in other studies with healthy participants. Because of the great variability between and within patients, we will analyze the patients' results one by one.

We used the "Single Bayes" procedure (Crawford & Garthwaite, 2007) to draw inferences concerning the difference between each patient's scores and the control group's. The Single Bayes procedure uses Bayesian Monte Carlo methods to test whether a patient's score is sufficiently below the scores of controls that the null hypothesis that it is an observation from the control population can be rejected. It also provides a point estimate of the percentage of the control population that would obtain a lower score (i.e., a point estimate of the abnormality of the score) and a 95% credible interval for this quantity. The Bayesian method for

¹ In previous work (Mamassian and Goutcher, 2001), we noticed that the proportion of times a convex shape was perceived with different light directions could be well expressed by a raised cosine whose phase parameter is the bias to the left for the assumed light source. We also noticed that this bias was almost never larger than 45° to the left. When the bias is between 0° and 45° to the left, then each of the differences in the proportion of convex shapes for the following pairs of light directions (-22.5° ; 22.5°), (-67.5° ; 67.5°), (-112.5° ; 112.5°) and (-157.5° ; 157.5°) is positive. In fact, there is a quasi-linear relationship between the mean difference in proportion of convex shapes and the magnitude of the bias. Because this relationship is monotonic, we can invert it and infer the light source bias that would be consistent with a particular difference.

standardized differences has the advantages that (1) it can directly evaluate the probability that a control will obtain a more extreme difference score, (2) it appropriately incorporates errors in estimating the standard deviations of the tasks from which the patient's difference score is derived, and (3) it provides a credible interval for the abnormality of the difference between an individual's standardized scores.

3.2.1. Patient 2, patient 3, and patient 7

P2 performed the CCE very slowly and his light source bias was $+13.54^\circ \pm 2.78\text{SD}$ (i.e., right bias). P3 and P7 performed relatively quickly and their light source biases were, respectively, $+4.17^\circ \pm 2.80\text{SD}$ (i.e., right bias) and $+9.37^\circ \pm 4.69$ (i.e., right bias). For these three patients, we used the Single Bayes procedure to investigate whether their bias for the light source position was significantly different from the one found for control participants. Patients' scores on the CCE task were compared to the controls' results using the modified *t*-score for single case studies developed by Crawford and Garthwaite (2007). Differences between each patient and the group of control participants were considered significant when the one-tailed probability was equal to or below .05. For P2 (light source bias = $+13.54^\circ \pm 2.78$), the Bayesian *p* value = .0018 < .05. The Bayesian point estimate of the percentage of the control population falling below the patient's score is 0.03%. For P3 (light source bias = $+4.17^\circ \pm 2.80$), the Bayesian *p* value = .02 < .05. Finally, for P7 (light source bias = $+9.37^\circ \pm 4.69$), Bayesian *p* value = .01 < .05. The Bayesian point estimate of the percentage of the control population falling below the patient's score is 2.16%. These three patients present a right bias for the assessment of the light source position, which is significantly different from the bias found in the control group.

3.2.2. Patient 6

P6 performed the experiment relatively slowly. His light source bias was $+0.03^\circ \pm 2.78^\circ\text{SD}$ (i.e., he presented no bias for the left or for the right). Inferential statistics show that his performance is not significantly different from that of controls (Bayesian *p* value = .1 > .05).

3.2.3. Patient 1 and patient 5

P1's light source bias was $-9.92^\circ \pm 18.01\text{SD}$ (i.e., left bias) and P5's light source bias was $-20.32^\circ \pm 25.85\text{SD}$ (i.e., left bias). Their assumed light source position bias is similar to the bias found for control participants but should be interpreted with caution because of the variability of their results. For P1, the Bayesian *p* value = .14 > .05, ns, and for P5, the Bayesian *p* value = .001 < .05. P1's performance is like the one performance of the control group whereas P5 presents an atypical profile.

3.2.4. Patient 8

P8 performed the task very quickly and his light source bias was $-23.98^\circ \pm 18.3$ (i.e., left bias). Although he presented the same profile as the control participants, his performance was significantly different from the one of the control group. His Bayesian *p* value = .001 < .05. Because of the large variability of his results, his profile should be interpreted carefully.

3.2.5. Patient 4

P4's convexity assessment performance varied between 0.44 and 0.54 with considerable variability. She made many errors and when we asked her for her feedback after the experiment she told us that most of her responses were due to chance. Therefore, we calculated the within-subject standard deviation for each position of the light source. As the distribution of her results was greater than 2.5SD around her mean result, her performance was excluded from the analysis and she is not presented in Fig. 2.

4. Discussion

The visual system must quickly and accurately construct a 3D representation of the world. To do so, it relies on prior assumptions or knowledge of statistical regularities in the environment, including homogeneity of texture, surface convexity and so on. Another such prior assumption, the "light from above" assumption, is used to recover shape from otherwise ambiguous shading. Typically, it is assumed that the light source is positioned above and slightly to the left (e.g., Sun & Perona, 1998). The performance of our control group of participants resembled what had been found in previous studies: human observers interpret the shape of shaded objects as if light was coming from above their head, with a bias to the left of the vertical (Gerardin et al., 2007; Mamassian & Goutcher, 2001; Sun & Perona, 1998). Moreover, this left bias for the light source position seems to be independent of the participants' age. Indeed, previous studies were conducted on relatively young populations, whereas the mean age of the control participants in this study was 58 years.

In this study, we evaluated how patients suffering from spatial neglect process the assumed position of a light source in a visual task. The results show a difference in the bias for the assumed light source position for patients with left spatial neglect. Four of the six patients showed a reduction in the normal left bias for the light source position (three of them presented a right bias and one had no bias) and two patients had an "exaggerated" left bias (with very variable performance). Interestingly, the left-brain-damage patient who had a right spatial neglect presented a profile similar to that found for control participants.

A striking finding of our study is that patients with left spatial neglect also had difficulties constructing a visual representation of abstract objects in the scene. Light sources are not physically present in the image, but their position determines the perceived shape of objects. Most of our hemi-neglect patients appeared to struggle to represent the default assumption that a light source is located on the left, thereby generalizing the classical deficit in dealing with objects in the left visual field to abstract objects in the left part of their extra-personal space. Thus, our result suggests that those patients had a representational deficit.

Some studies have demonstrated that spatial neglect can influence imagined space (e.g., Bartolomeo, Thiebaut de Schotten, & Doricchi, 2007; Cristinzio et al., 2009). However, in these studies, patients had to elaborate a mental image from information presented in a familiar visual scene. In our study, the object of interest (the light) was not physically present in the image shown to the participants. It is the interpretation of the image that is biased: light is not seen directly in the image; only the "consequences" of the light source position (i.e., the shading) are visible. Here, we show that neglect patients can also have difficulties using implicit visual objects such as the light source.

The encoding of the light source position, and therefore the origin of the leftward bias, remains unknown. In particular, it is still not clear whether the bias is environmental or biological, although our results with patients presenting an insult to the right hemisphere would favor a biological interpretation.

In future work, it will be interesting to investigate other populations of patients, especially those suffering from a right temporoparietal lesion but without neglect. We did not include such patients in this study due the rarity of this deficit. Patients with executive problems were excluded from our study because we required our participants to switch between two tasks. A single, simpler task could be envisaged for these patient populations.

Previous studies have shown that neurons in the inferior temporal and intraparietal sulcus of macaques, although they belong to the ventral visual stream, code for depth defined by binocular

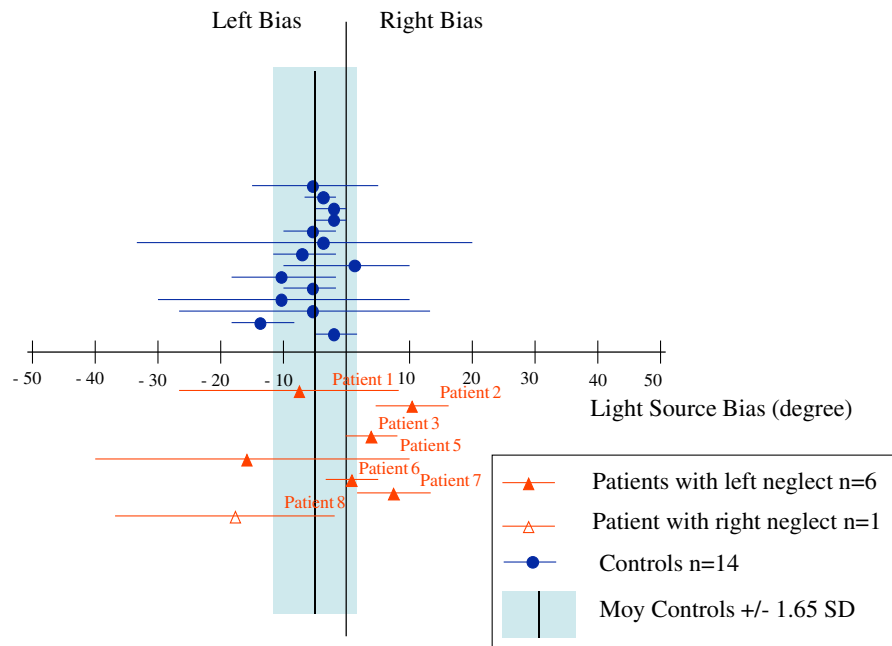


Fig. 2. Magnitude of light source position bias for patients and controls. Triangles represent patients ($N = 7$) and circles represent controls ($N = 14$). Filled triangles represent right-brain-damage patients ($N = 6$) and the open triangle represents the left-brain-damage patient ($N = 1$). Biases are measured in degrees away from the vertical. A negative angle indicates a left bias, and a positive angle indicates a right bias. The dotted bar represents the mean light source bias for controls ($\pm 1.65SD$ as significant threshold).

disparity gradients (Tsutsui, Sakata, Naganuma, & Taira, 2002). These researchers found that neurons sensitive to multiple depth cues were widely distributed in the caudal intraparietal sulcus (CIP), as were those sensitive to a specific depth cue, suggesting that the CIP is involved in the integration of depth information from different sources. In addition, neurophysiological and neuropsychological findings in humans suggest that the CIP plays a critical role in 3D vision by constructing a generalized representation of objects' 3D surface geometry (Sakata, Tsutsui, & Taira, 2005; Tsutsui, Taira, & Sakata, 2005).

Our results support the hypothesis of a hemispheric asymmetry for the representation of illumination. However, some of our patients do not present with a left bias reduction and there is variability in results. It should be noted that reduction in the left bias for the light source position was observed in patients suffering from ischemic as well as from hemorrhagic stroke. Thus, the pathophysiology of the cerebral damage does not play an apparent role in explaining pattern of results. An alternate possibility would be that the magnitude of the left bias for the light source is modulated by the severity of the neglect. However, the patients' performance in the clinical tests does not agree with this view. A more likely explanation is that lesion localization better accounts for the observed performance. Of the six patients with left hemi-neglect three (patients 2, 3, 7) showed significant bias reduction in detecting the light source position. These patients also presented with damage to the fronto-temporo-parietal network. One patient (patient 6) showed no such bias reduction. This patient suffered from a right thalamic hematoma. The remaining two patients showed a bias similar to (patient 1) or greater (patient 5) than controls. These two patients had suffered from a right thalamic stroke. The present results suggest that there is an involvement of a right fronto-temporo-parietal network in the light source bias. They also suggest that areas other than the thalamus or subcortical regions are involved in the representation of light illumination. Our results are consistent with those from previous studies (Hillis et al., 2002; Parton, Malhotra, & Husain, 2005) showing that right subcortical and tha-

lamic ischemic lesions may also produce neglect, associated with diaschisis or hypoperfusion in overlying parietal and frontal areas.

The data obtained from our patients also speak to the question of the anatomical basis of representational neglect. For example, Ortigue et al. (2001) found a pure left representational neglect in the absence of any perceptual neglect in a patient who had suffered a right thalamic stroke. On spatial mental imagery tasks, their patient systematically omitted items located on his left side, but only when a vantage point was given. Their interpretation was that the right thalamus serves as a relay in the processing of spatial visual imagery (i.e., the spatial representation network is not only cortico-cortical but also cortico-subcortical). Our study emphasizes a difference between patients' results depending on their lesion. Patients with a right frontal or parietal lesion seemed to have a right bias while patients with a right thalamic or vertebral lesion seemed to have a normal left bias for the light source position, with very variable results. Our data are not congruent with the Ortigue et al. (2001) data, but this could simply reflect the variability of lesions described under the attentional hypothesis. Moreover, our patients presented large lesions in the right frontal and thalamic lobe, and yet we know that this cortical network sustains attention (Nachev & Husain, 2006). The difference observed between our results and those of Ortigue et al. could also reflect patients' difficulties maintaining their attention throughout the tasks.

In conclusion, the two main contributions of this study are: (1) the support for a hemispheric asymmetry of the representation of illumination, and (2) the proposal that neglect patients may also neglect visual objects that are not physically visible in their visual field. These results demonstrate that spatial neglect should be investigated in a variety of ways, including by testing the representation of world attributes such as light sources that are not present in the visual image. It is important to evaluate this aspect because maybe some of the problems presented by patients with spatial neglect may be due to difficulties processing information that is not present in the visual field or not imagined in the representational scene.

Acknowledgments

This work was supported by a Grant from the Région Ile de France (NeRF, Neuropôle de Recherche Francilien).

We thank Zofia Laubitz for her help in English corrections.

We thank two anonymous reviewers for very helpful comments and suggestions.

References

- Auclair, L., Siéoff, E., & Kocer, S. (2008). A case of spatial neglect dysgraphia in Wilson's disease. *Neuropsychologia*, *23*, 47–62.
- Azouvi, P., Samuel, C., Louis-Dreyfus, A., Bernati, T., Bartolomeo, P., Beis, J., et al. (2002). Sensitivity of clinical and behavioral tests of spatial neglect after right hemisphere stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *73*, 160–166.
- Bartolomeo, P., & Chokron, S. (1999). Egocentric frame of reference: Its role in spatial bias after right hemisphere lesions. *Neuropsychologia*, *37*, 881–894.
- Bartolomeo, P., & Chokron, S. (2002). Orienting of attention in left unilateral neglect. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *26*, 217–237.
- Bartolomeo, P., Thiebaut de Schotten, M., & Doricchi, F. (2007). Left unilateral neglect as a disconnection syndrome. *Cerebral Cortex*, *17*, 2479–2490.
- Bisiach, E., & Luzzatti, C. (1978). Unilateral neglect or representational space. *Cortex*, *14*, 129–133.
- Bisiach, E., Tegner, R., Ladavas, E., Rusconi, M. L., Mijovic, D., & Hjaltason, H. (1995). Dissociation of ophthalmokinetic and melokinetic attention in unilateral neglect. *Cerebral Cortex*, *5*, 439–447.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, *10*, 433–436.
- Buxbaum, L. J. (2006). On the right (and left) track: Twenty years of progress in studying hemispatial neglect. *Cognitive Neuropsychology*, *23*, 184–201.
- Crawford, J. R., & Garthwaite, P. H. (2007). Comparison of a single case to a control or normative sample in neuropsychology: Development of a Bayesian approach. *Cognitive Neuropsychology*, *24*, 343–372.
- Cristinzio, C., Bourlon, C., Pradat-Diehl, P., Trojano, L., Grossi, D., Chokron, S., et al. (2009). Representational neglect in “invisible” drawing from memory. *Cortex*, *45*, 313–317.
- Cubelli, R., Guiducci, A., & Consolmagno, P. (2000). Afferent dysgraphia after right cerebral stroke: An autonomous syndrome? *Brain and Cognition*, *44*, 629–644.
- Driver, J., & Mattingley, J. B. (1998). Attention and the crossmodal construction of space. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*, 254–262.
- Freeman, T. W., & Viola, P. A. (1997). Bayesian model of surface perception. *Neural Information Processing Systems*, *10*, 787–793.
- Gainotti, G., Messerli, P., & Tissoni, R. (1972). Qualitative analysis of unilateral spatial neglect in relation to laterality of cerebral lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, *35*, 545–550.
- Gerardin, P., de Montalembert, M., & Mamassian, P. (2007). Shape from shading: New perspectives from the Polo Mint stimulus. *Journal of Vision*, *7*, 1–11.
- Ghika, J., Ghika-Schmid, F., & Bogousslavsky, J. (1998). Parietal motor syndrome: A clinical description in 32 patients in the acute phase of pure parietal strokes studied prospectively. *Clinical Neurology and Neurosurgery*, *100*, 271–282.
- Halligan, P. W., Fink, G. R., Marshall, J. C., & Vallar, G. (2003). Spatial cognition: Evidence from visual neglect. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*, 125–133.
- Heilman, K. M., Watson, R. T., & Valenstein, E. (2003). Neglect and related disorders. In K. M. Heilman & E. Valenstein (Eds.), *Clinical neuropsychology* (4th ed., pp. 296–346). New York: Oxford University Press.
- Hillis, A. E., Wityk, R. J., Barker, P. B., Beauchamp, N. J., Gailloud, P., Murphy, K., et al. (2002). Subcortical aphasia and neglect in acute stroke: The role of cortical hypoperfusion. *Brain*, *125*, 1094–1104.
- Karnath, H., Berger, M., Küver, W., & Rorden, C. (2004). The anatomy of spatial neglect based on voxelwise statistical analysis: A study of 140 patients. *Cerebral Cortex*, *14*, 1164–1172.
- Karnath, H., Himmelbach, M., & Rorden, C. (2002). The subcortical anatomy of human spatial neglect: Putamen, caudate nucleus, and pulvinar. *Brain*, *125*, 350–360.
- Kerkhoff, G. (2001). Spatial hemi-neglect in humans. *Progress in Neurobiology*, *63*, 1–27.
- Kersten, D., Knill, D. C., Mamassian, P., & Bühlhoff, I. (1996). Illusory motion from shadows. *Nature*, *379*, 31.
- Kinsbourne, M. (1993). Orientational bias model of unilateral neglect: Evidence from attentional gradients within hemispace. In I. H. Robertson & J. Marshall (Eds.), *Unilateral neglect: Clinical and experimental studies* (pp. 63–86). Hove, UK: Lawrence Erlbaum.
- Kveraga, K., Ghuman, A. S., & Bar, M. (2007). Top-down predictions in the cognitive brain. *Brain and Cognition*, *65*, 145–168.
- Laeng, B., Brennen, T., Johannessen, K., Holmen, K., & Elvestad, R. (2002). Multiple reference frames in neglect? An investigation of the object-centred frame and the dissociation between “near” and “far” from the body by use of a mirror. *Cortex*, *38*, 511–528.
- Malhotra, P., Jäger, H. R., Parton, A., Greenwood, R., Playford, E. D., Brown, M. M., et al. (2005). Spatial working memory in unilateral neglect. *Brain*, *128*, 424–435.
- Mamassian, P. (2004). Impossible shadows and the shadow correspondence problem. *Perception*, *33*, 1279–1290.
- Mamassian, P., & Goutcher, R. (2001). Prior knowledge on the illumination position. *Cognition*, *81*, B1–B9.
- Mesulam, M.-M. (1998). From sensation to cognition. *Brain*, *121*, 1013–1052.
- Mesulam, M.-M. (1999). Spatial attention and neglect: Parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B, Biological Sciences*, *354*, 1325–1346.
- Mort, D. J., Malhotra, P., Mannan, S. K., Rorden, C., Pambakian, A., Kennard, C., et al. (2003). The anatomy of visual neglect. *Brain*, *126*, 1986–1997.
- Nachev, P., & Husain, M. (2006). Disorders of visual attention and the posterior parietal cortex. *Cortex*, *42*, 766–773.
- Ortigue, S., Viaud-Delmon, I., Annoni, J. M., Landis, T., Michel, C., Blanke, O., et al. (2001). Pure representational neglect after right thalamic lesion. *Annals of Neurology*, *50*, 401–404.
- Parton, A., Malhotra, P., & Husain, M. (2005). Hemispatial neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, *75*, 13–21.
- Paterson, K. E., & Wilson, B. (1990). A rose is a rose or a nose: A deficit in initial letter identification. *Cognitive Neuropsychology*, *7*, 447–477.
- Pelli, D. G. (1997). The Video Toolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, *10*, 437–442.
- Ramachandran, V. S. (1988). Perceiving of shape from shading. *Scientific American*, *259*, 76–83.
- Riddoch, M. J. (1990). Neglect and peripheral dyslexia. *Cognitive Neuropsychology*, *7*, 369–389.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L., & Gallese, V. (1997). The space around us. *Science*, *277*, 190–191.
- Rueckert, L., Deravanesian, A., Baboorian, D., Lacalamita, A., & Reppinger, M. (2002). Pseudoneglect and the cross-over effect. *Neuropsychologia*, *40*, 162–173.
- Sakata, H., Tsutsui, K. I., & Taira, M. (2005). Toward an understanding of the neural processing for 3D shape perception. *Neuropsychologia*, *43*, 151–161.
- Siéoff, E., Decaix, C., Chokron, S., & Bartolomeo, P. (2007). Impaired orienting of attention in left unilateral neglect: A componential analysis. *Neuropsychology*, *21*, 94–113.
- Sun, J., & Perona, P. (1998). Where is the sun? *Nature Neuroscience*, *1*, 183–184.
- Tsutsui, K. I., Sakata, H., Naganuma, T., & Taira, M. (2002). Neural correlates for perception of 3D surface orientation from texture gradient. *Science*, *298*, 409–412.
- Tsutsui, K. I., Taira, M., & Sakata, H. (2005). Neural mechanisms of three-dimensional vision. *Neuroscience Research*, *51*, 221–229.
- Warrington, E. K. (1991). Right neglect dyslexia: A single case study. *Cognitive Neuropsychology*, *8*, 193–212.

CHAPITRE 6

DISTORSIONS PERCEPTIVES ET NEGLIGENCE SPATIALE UNILATERALE : L'EXEMPLE DE L'ILLUSION VERTICALE-HORIZONTALE

« L'illusion est l'ignorance qui s'ignore »

Platon.



Paul Klee, Chemin principal et chemins secondaires, 1929.

I. Distorsions perceptives dans la Négligence Spatiale Unilatérale

La littérature sur la négligence spatiale unilatérale a donné lieu à de très nombreux travaux ces quarante dernières années et depuis le début un débat existe sur le poids respectif des facteurs attentionnels *versus* représentationnels à l'origine de ce syndrome ; la littérature récente continue de rendre vivace ce débat, ainsi que nous avons pu le voir dans le Chapitre 2 de cette thèse (pour une revue, voir par exemple, Kerkhoff, 2001).

De nombreux auteurs ont émis l'hypothèse que les patients négligents présentent une distorsion de leur espace visuel, aussi bien dans le domaine représentationnel (*e.g.* Bisiach *et al.*, 1978 ; 2000) que perceptif (*e.g.* Milner & Harvey, 1995). La plupart de ces études se basent sur le biais classiquement observé dans une tâche de bissection de lignes mis en évidence pour la première fois par Heilman et Valenstein (1979). Leurs travaux montrent en effet que les patients négligents présentent une déviation vers la droite lorsqu'ils doivent estimer le milieu d'un segment et que leurs erreurs sont d'autant plus importantes que l'excentricité de

la position du segment augmente dans leur héli-champ controlésionnel (*i.e.* héli-champ gauche dans le cas de lésions droites). Milner et Harvey (1995) concluaient ainsi que les patients négligents devaient percevoir l'espace comme comprimé. Une implication de ce phénomène est que les patients devraient percevoir deux objets physiquement identiques - l'un dans chaque héli-champ - comme étant de tailles différentes : l'objet de gauche devant leur apparaître comme plus court que l'objet de droite. De fait, ils observent que trois patients négligents, à qui ils demandent d'estimer la taille de deux rectangles (identiques physiquement), mésestiment systématiquement le rectangle présenté dans leur héli-champ controlésionnel et qu'ils jugent ces deux rectangles de taille équivalente lorsque le rectangle de gauche est proportionnellement 20% plus grand que celui de droite (Figure 29 ; Milner & Harvey, 1995; répliqué par Kerkhoff sur un plus grand nombre de patients négligents, 2000).

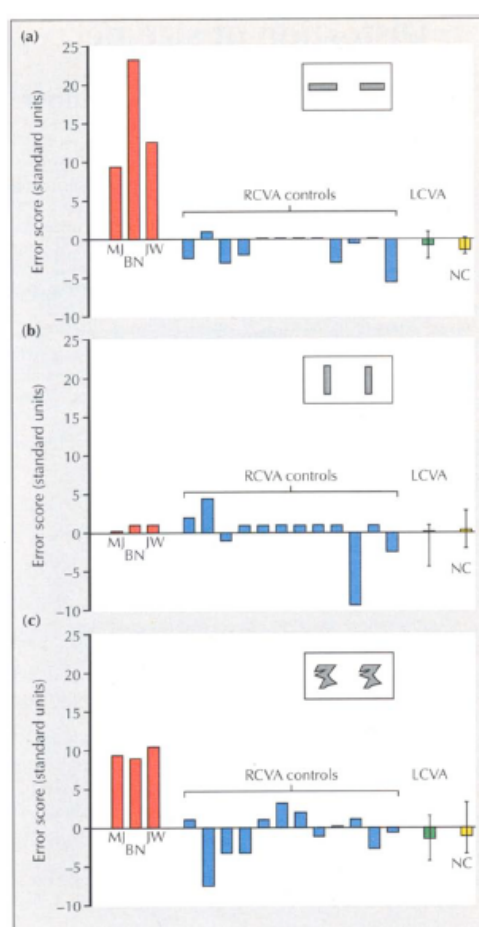


Figure 29 : Distorsions visuelles lors d'un jugement de taille relative (a) de deux rectangles, identiques physiquement, présentés horizontalement, (b) de deux rectangles présentés verticalement, (c) de deux figures géométriques aléatoires ; chaque figure est présentée dans un héli-champ différent. L'ordonnée indique la magnitude que doit avoir la forme de gauche pour être estimée de même taille que la forme de droite, pour 3 patients négligents (MJ, BN, JW), douze patients avec lésion droite mais sans négligence (RCVA controls), douze patients avec lésion gauche, sans négligence (LCVA), et douze participants contrôles sans lésion neurologique (NC). Figure extraite de Milner & Harvey, 1995.

Dans un autre type d'expériences, Bisiach et ses collègues (1996) ont demandé à leurs patients négligents d'indiquer la fin d'un segment imaginaire, sur la base de son milieu. Tous les patients de leur étude placent de façon erronée ce point final, de façon que le segment le plus long se situe dans l'hémi-champ controlésionnel, tandis que le segment le plus court se situe du côté ipsilésionnel. Les auteurs attribuent ce résultat au fait que la représentation de l'espace se ferait le long d'une ligne logarithmique, induisant une compression de l'espace ipsilésionnel et une extension de l'espace controlésionnel.

A l'encontre de ces études, d'autres ne trouvent aucune distorsion de l'espace perçu par les patients négligents (Bisiach *et al.*, 1998 ; Karnath & Ferber, 1999). Deux raisons principales ont été avancées pour expliquer ces résultats discordants. Karnath et Ferber (1999 ; 2001) proposent que la perception erronée de l'espace par les patients négligents ne résulte pas de leur négligence *per se* mais (i) de processus perturbés dans la perception et la reconnaissance d'un objet par les patients, qui interviendrait indépendamment de leur perception de l'espace (ii) et d'une « hémi-micropsia », *i.e.* une sous estimation de la taille des objets localisés dans un hémi-champ. Frassinetti, Nichelli et di Pellegrino (1999) montrent ainsi une dissociation entre la négligence spatiale et cette sous-estimation d'objets présents dans l'hémi-champ controlatéral.

Un point crucial dans toutes ces études est la présence ou non de signes d'hémianopsie latérale homonyme chez les patients souffrant de négligence ; ainsi, la plupart des patients étudiés dans les travaux cités ci-dessus souffraient également d'un trouble du champ visuel (Doricchi & Angelelli, 1999). D'après ces auteurs, seuls les patients présentant à la fois des signes de négligence spatiale et d'hémianopsie montrent une sous-estimation significative des objets présents dans leur champ visuel controlatéral. Ils concluent donc que seule la combinaison de lésions cérébrales postérieures causant une négligence et une hémianopsie peut être responsable d'une distorsion de la représentation de l'espace horizontal chez ces patients.

II. L'illusion verticale-horizontale

Des distorsions visuelles peuvent aussi être observées chez des observateurs sans lésion neurologique, pour des stimuli spécifiques tels que l'illusion verticale-horizontale (Figure 30 ; *e.g.* Künnapas, 1955 ; 1957 ; Valentine, 1912-1913). Dans cette illusion, il existe un biais pour sur-estimer la longueur d'une barre verticale, par rapport à une barre horizontale, de même longueur physique –biais modulable en fonction de la configuration du stimulus .

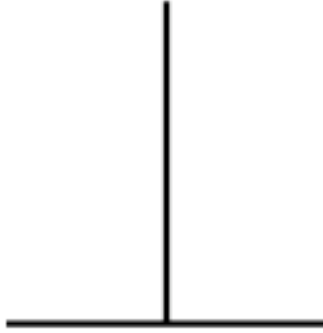


Figure 30 : Illusion verticale-horizontale : lorsque les participants doivent comparer la longueur relative d'une barre verticale et d'une barre horizontale de même taille physique, ils sur-estiment la longueur de la verticale.

Bien que les mécanismes sous-jacents aux illusions visuelles ne soient encore à ce jour – et malgré de nombreuses études, que peu compris, il est généralement admis que ces illusions sont des indices importants dans notre compréhension des phénomènes visuels qui nous entourent, et qu'une théorie « complète » en perception visuelle doit les prendre en compte afin que la compréhension de leur fonctionnement nous donne des indices sur la manière dont (inter)agit le système visuel (*e.g.* Gregory, 1991).

Deux hypothèses ont été émises dans la littérature afin d'expliquer le « biais de verticalité » de l'illusion verticale-horizontale ; l'une d'entre elle est liée à une interprétation tridimensionnelle d'une image 2D *via* l'utilisation d'indices présents dans la scène visuelle (Gregory, 1991 ; 1997 ; Williams & Enns, 1996) ; l'autre est liée aux propriétés intrinsèques du système visuel (*e.g.* Künnapas, 1955).

A. Interprétation 3D de l'illusion verticale-horizontale

En 1859, Wundt publie la première étude systématique sur l'illusion verticale-horizontale et propose que les observateurs jugent une ligne verticale plus grande qu'une ligne horizontale présentée en même temps et de même longueur physique, car cette première serait perçue dans un plan incliné par rapport à l'horizontale. Selon cette première hypothèse, la configuration de lignes serait vue « en perspective » et le segment vertical ainsi interprété comme une ligne verticale dans un plan incliné.

L'hypothèse de profondeur repose sur une mauvaise application de la « constance de taille »⁹. Elle suppose que le traitement des indices de profondeur provenant de l'image 2D conduit à l'interprétation que la ligne verticale – mais pas la ligne horizontale – est dans un plan incliné par rapport à l'observateur (*e.g.* Von Collani, 1985). Ces mécanismes de constance de taille produiraient ainsi une sur-estimation de la ligne verticale. En accord avec cette hypothèse, la sur-estimation de la ligne verticale augmente dans les scènes visuelles naturelles, probablement parce que plus d'indices picturaux sont présents dans l'image (*e.g.* Williams & Enns, 1996).

B. L'illusion verticale-horizontale : un biais intrinsèque du système visuel ?

Une hypothèse alternative à l'interprétation 3D de l'illusion verticale-horizontale tient dans les propriétés intrinsèques du système visuel, en particulier l'anisotropie du champ visuel. De nombreuses distorsions du champ visuel ont ainsi été mises en évidence depuis de très nombreuses années : (i) non-homogénéité des photorécepteurs dans la rétine (*e.g.* Begelman & Steinfeld, 1971), (ii) non-uniformité de la distribution des pigments rétiens (*e.g.* Bayer & Pressey, 1972), (iii) aspect elliptique du champ visuel (*e.g.* Künnapas, 1955) (pour une revue récente, voir Wolfe, Maloney & Tam, 2005).

En règle générale, plus une ligne s'étend vers le « cadre » qui l'entoure, plus elle paraît grande (Künnapas, 1955). Or le champ visuel binoculaire a la forme d'une ellipse horizontale, du fait de la combinaison des deux yeux ; ainsi, des lignes verticales apparaissent comme plus proches des bords de celui-ci, tandis que des lignes horizontales, de même longueur physique que les lignes verticales, paraîtront plus courtes, car plus éloignées de la bordure du champ. Künnapas (1955) propose donc que cette « *framing theory* » permette d'expliquer la sur-estimation d'une ligne verticale sur une ligne horizontale de même longueur physique.

Prinzmetal et Gettleman (1993) ont testé cette hypothèse en demandant à leurs participants d'effectuer un jugement de longueur dans des conditions monoculaires et binoculaires. Leur hypothèse est que, puisque le champ visuel monoculaire est moins asymétrique que le champ visuel binoculaire, l'illusion verticale-horizontale devrait être réduite dans le premier cas. Cette prédiction a été testée dans une série de cinq expériences,

⁹ Constance de taille : ce mécanisme calcule la taille objective des objets présentés dans le champ visuel, en combinant la taille de leur image sur la rétine avec les informations disponibles sur leur distance. Si l'on trompe le système visuel sur la distance, on aboutira à des erreurs de taille.

dans lesquelles l'illusion verticale-horizontale était examinée de multiples façons : participants dont le corps était incliné à 90°, présentation monoculaire avec l'œil dominant ou non-dominant, condition à la lumière du jour ou dans le noir. Les résultats de leur étude indiquent que l'illusion est réduite, mais pas abolie, dans les conditions monoculaires. Cependant, leurs conclusions font aussi état d'une importante variabilité inter et intra-individuelle.

C. Quels facteurs sont à l'origine de l'illusion verticale-horizontale ?

Même si les deux hypothèses présentées ci-dessus pour expliquer le « biais de verticalité » sont toujours d'actualité, il est clair qu'elles ne peuvent expliquer à elles seules l'illusion de longueur observée. En particulier, l'illusion verticale-horizontale est affectée de façon importante par la configuration spatiale de la figure (*i.e.* l'agencement des deux segments) et par son orientation dans le plan de l'image (Künnapas, 1955).

Au cours de travaux récents, Wolfe *et al.* (2005) ont analysé un large ensemble de configurations de l'illusion verticale-horizontale, permettant une analyse fine, mais encore incomplète, des mécanismes en jeu dans cette illusion perceptive. Chacun de leurs stimuli consistait en une ligne verticale et une ligne horizontale qui se rejoignaient en un point (Figure 31).



Figure 31 : Deux illusions de longueur. Wolfe *et al.* (2005) appellent le stimulus A. « l'illusion verticale-horizontale » et le stimulus B. « l'illusion de bissection ». Dans chacune, la verticale est perçue comme plus grande que l'horizontale.

Ils ont appelé la Figure 31A « illusion verticale-horizontale » et la Figure 31B « illusion de bissection ». La magnitude des deux illusions varie en fonction des conditions dans lesquelles les observateurs sont placés, mais en règle générale, il apparaît que la deuxième illusion est plus forte que la première. Ces auteurs font l'hypothèse d'un modèle qui combine une préférence pour une interprétation 3D de l'intersection de lignes orthogonales, avec un biais pour interpréter la configuration du stimulus comme étant dans un plan incliné par rapport à la ligne de vue (*i.e.* ces deux phénomènes étant déjà connus comme des contraintes *a priori* que le système visuel doit prendre en compte dans l'interprétation d'une scène visuelle, Mamassian & Landy, 1998). Contrairement aux prédictions basées sur leur hypothèse d'une « préférence orthogonale », ils observent que lorsque la ligne verticale produit un angle obtus avec la ligne horizontale, l'illusion verticale-horizontale est d'autant plus forte. Si l'angle est aigu, l'illusion est moindre, voire, parfois même, inversée. Ce résultat est donc inconsistant avec leur hypothèse d'une préférence pour l'orthogonalité qui expliquerait le « biais de verticalité ». Ils concluent donc : « *It is evident that currently no model can account for how the human observer will interpret two arbitrarily joined line segments in the fronto-parallel plane. Despite the individual differences [we] found, there was enough of a common pattern in the data to suggest that such a model is possible. [We] simply do not know what it is* » (Wolfe *et al.*, 2005, p. 978).

Une des raisons de cette absence de consensus sur « une » théorie explicative de l'illusion verticale-horizontale est sans doute qu'il n'y a pas un, mais deux facteurs en jeu (Künnapas, 1955, est le premier à l'avoir supposé). Le premier est un facteur d'anisotropie entre le segment vertical et le segment horizontal (*i.e.* un biais pour sur-estimer le segment vertical) et le second facteur est un biais de bissection. Selon ce dernier facteur, une ligne bissectée apparaît plus courte que la ligne qui la bissecte (*e.g.* Finger & Spelt, 1947).

D'autres travaux récents sur l'illusion verticale-horizontale ont été réalisés par Charras et Lupiáñez (Charras & Lupiáñez, 2009 ; 2010a) et concernent plus spécifiquement le rôle de ces deux facteurs. Ces auteurs se sont penchés d'une part sur l'effet de symétrie de la configuration du stimulus, et d'autre part sur le rôle de la composante de bissection dans l'illusion. Lorsque le stimulus prend la configuration d'un « T », ils observent que la sur-estimation de la ligne verticale dépend du degré de symétrie de l'illusion. Ainsi, si la bissection est rendue asymétrique en déplaçant la ligne horizontale vers la gauche ou vers la droite (voir Figure 32), la sur-estimation de la ligne verticale décroît en fonction du degré de symétrie/asymétrie (Charras & Lupiáñez, 2009). Selon eux, c'est la jonction entre la ligne verticale et la ligne horizontale qui est le facteur déterminant de la relation entre estimation de la longueur et (a)symétrie. Il s'agirait d'un indice crucial dans l'interprétation d'un dessin et de ce fait capturerait l'attention des participants. Cette redistribution de l'attention influencerait en retour la façon dont les observateurs scannent la figure et éliminerait toute

comparaison directe entre la ligne verticale et la ligne horizontale. Au cours d'une étude plus récente, Charras, Lupiáñez et Bartolomeo (2010b) ont demandé à des participants négligents avec ou sans trouble du champ visuel de dessiner une ligne, verticale ou horizontale, accolée à une ligne déjà présente afin de former un « L » (celui-ci pouvant être orienté à gauche ou à droite). Ils observent que les patients négligents montrent une « sur-extension » de la ligne horizontale vers la gauche, et pas de « sous-extension » vers la droite. Ils proposent donc que le déséquilibre gauche/droite observé dans l'estimation de la longueur chez les patients négligents résulterait plutôt d'une difficulté dans le traitement de stimuli situés « à gauche » que dans une hyper-attraction attentionnelle à droite. Par ailleurs, ils constatent que leurs patients avec un trouble du champ visuel, et qui, par conséquent, présentent une distorsion de celui-ci, ne sont pas sensibles à l'illusion verticale-horizontale. Ces résultats semblent donc infirmer les théories explicatives de l'illusion verticale-horizontale émises par Künnapas (1955 ; 1957) ou par Gregory (1991).


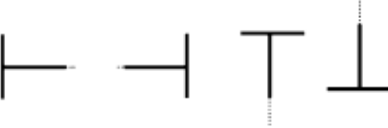


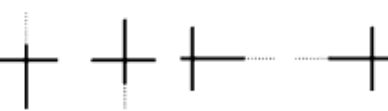
L CONFIGURATIONS		<p>Vertical lines are slightly overestimated. These L configurations are the Horizontal-Vertical Illusion.</p>
T CONFIGURATIONS		<p>The bisection symmetry counteracts the vertical bias, if the divided line is vertical; or the bisection symmetry and vertical biases have additive effects.</p>
		<p>The bisection asymmetry and vertical biases have additive effects, when the vertical line is divided; or the two biases counteract.</p>
X CONFIGURATIONS		<p>The cross configuration: The two lines are bisected in their middle. None of the lines is overestimated: The vertical bias is prevented.</p>
		<p>The two lines are bisected. The vertical bias is prevented; but <i>asymmetrically</i> bisected lines are overestimated compared to <i>symmetrically</i> bisected lines.</p>

Figure 32 : Extraite de Charras et Lupiáñez, 2009. Dans la configuration en « L », la ligne verticale est sur-estimée ; dans la configuration en « T » deux cas de figure sont observés : soit le biais de symétrie s'oppose au biais de verticalité, soit les deux biais ont un effet additif ; dans la configuration en « signe + », les auteurs ne retrouvent aucune sur-estimation ni de la ligne verticale ni de la ligne horizontale. Par contre, pour cette configuration, ils observent que les lignes bissectées de façon asymétriques sont sur-estimées, et vice versa (i.e. une sous-estimation des lignes bissectées symétriquement).

Malgré l'existence de nombreuses recherches actuelles, il n'est donc toujours pas établi, à ce jour, de modèle explicatif de l'illusion verticale-horizontale. Dans la deuxième étude de cette thèse, nous proposons un modèle « simple », basé sur ces deux facteurs (*i.e.* le biais d'anisotropie et le biais de bissection), afin d'expliquer cette illusion, modèle que nous allons à présent décrire ; puis, dans la partie suivante, nous verrons comment des patients négligents perçoivent l'illusion verticale-horizontale et s'ils sont biaisés par cet indice de perception 3D « illusoire » ; enfin, nous discuterons des résultats à la lumière des données de la littérature récente sur le phénomène de distorsion de l'espace chez ces patients (voir plus haut).

III. Un nouveau modèle d'explication pour l'illusion verticale-horizontale

A. Préambule

Grâce à ce modèle, quantitatif, nous montrons comment les deux facteurs décrits antérieurement par Künnapas (1955 ; 1957) interagissent entre eux et quel est leur poids, respectivement, dans l'illusion verticale-horizontale. Ces deux facteurs, le facteur d'anisotropie et le facteur de bissection, rendent en effet compte à la fois de la sur-estimation de la ligne verticale lorsque le stimulus prend la configuration d'un « T », mais aussi des variations de magnitude de l'illusion, lorsque le stimulus prend la forme d'un « L » ou d'un « signe + », ainsi que pour différentes orientations de ces configurations (« T », « L », et « signe + »).

Ce modèle est donc basé sur deux paramètres qui peuvent expliquer le biais observé dans l'illusion, combinés à l'incertitude liée à l'estimation de deux longueurs. Le premier paramètre (le paramètre a) rend compte d'une composante d'anisotropie et représente la sur-estimation d'un segment vertical sur un segment horizontal. Le deuxième paramètre (le paramètre b) est appelé « biais de bissection » et représente la sous-estimation d'un segment lorsqu'il est bissecté. Le but de l'étude présentée ci-après n'était pas d'expliquer l'origine de ces deux paramètres, mais bien plus de rendre compte de leur interaction et de leurs poids respectifs dans l'illusion verticale-horizontale. Une fois que ces paramètres sont isolés, alors une recherche approfondie sur l'origine de l'un et/ou de l'autre pourra être menée.

Nous avons donc voulu répondre à trois questions principales :

(i) Il n'est, à ce jour, pas encore clair si ces deux facteurs suffisent à eux seuls à expliquer l'illusion verticale-horizontale ; de façon plus précise, est-ce que ces deux facteurs

permettent d'expliquer les différences de jugement de longueur observées pour les configurations « T », « L » et « signe + », où dans la dernière configuration on observe une double intersection du segment vertical et horizontal ?

(ii) Ces deux facteurs sont-ils indépendants ? Par exemple, pour une population donnée, est-ce que les participants qui ont un fort biais d'anisotropie auront aussi un biais élevé de bissection ?

(iii) Y a-t-il une différence de sensibilité entre les configurations ? En d'autres termes, est-ce que les observateurs sont aussi sensibles pour discriminer la longueur du segment vertical de celle du segment horizontal, et ce pour différentes configurations ?

B. Article

Mamassian, P. & de Montalembert, M. (2010). A simple model of the vertical-horizontal illusion. *Vision Research*, 50, 956-962.

C. Conclusions

Le but de cette étude était de présenter un modèle, simple, qui pouvait rendre compte des différents effets observés dans l'illusion verticale-horizontale, à la fois en terme de biais et de sensibilité. Le premier paramètre correspond à une composante d'anisotropie et représente la sur-estimation d'un segment vertical sur un segment horizontal. Il est égal à 6%, pour une population de participants sans lésion neurologique. Le deuxième paramètre correspond à une composante de bissection et représente la sous-estimation d'un segment bissecté ; sa magnitude est d'environ 16%. Enfin, de façon plus précise, ce modèle indique que la configuration « signe + » souffre d'une moindre sensibilité lorsque l'observateur doit estimer les longueurs des segments verticaux et horizontaux respectivement, par rapport à la configuration en « L ».

IV. L'illusion verticale-horizontale dans la négligence spatiale unilatérale

A. Préambule

Les travaux sur une possible distorsion de l'espace chez les patients négligents présentent un biais méthodologique, commun à la plupart d'entre eux. En effet, il est fréquent que les auteurs demandent à leurs patients d'effectuer des jugements de distance manuellement, or des troubles moteurs (ataxie optique, hypokinésie directionnelle) - fréquemment observés chez ces patients - pourraient être à l'origine des différences observées entre les héli-champs et, de ce fait, pourraient influencer leurs réponses lors de ces tâches de comparaison de taille et / ou de bissection de lignes. Il semblait donc nécessaire de proposer une tâche différente afin de tenter d'éclairer d'une nouvelle façon le débat théorique qui prévaut encore en terme de « représentation » / « attention » pour expliquer la négligence spatiale unilatérale. De plus, nous souhaitons examiner de quelle façon cette illusion, en partie dépendante d'un facteur 3D, était perçue par ces patients cérébro-lésés droits.

Ainsi que nous l'avons vu au début de ce chapitre, l'illusion verticale-horizontale est un phénomène robuste consistant en une interprétation biaisée de l'estimation de longueur de deux lignes orthogonales bissectées. Dans l'étude que nous avons réalisé, nous nous sommes intéressés à comment une population de patients négligents allait percevoir cette illusion. Nous avons donc demandé à six patients souffrant de négligence gauche après lésion des lobes temporo-pariétaux droits (incluant la jonction temporo-pariétale), quatre patients avec lésion droite mais sans signe de négligence et douze participants contrôles d'effectuer un jugement de comparaison de longueurs pour différentes configurations de l'illusion verticale-horizontale (un « T », un « L » et un « signe + »), et pour quatre orientations (0°, 90° -orienté à droite -, 180° et 270° -orienté à gauche). De façon plus précise, nous avons deux buts : (i) comparer les performances de ces trois groupes de participants pour des stimuli orientés à gauche *versus* à droite, en faisant l'hypothèse que les patients négligents devraient être moins performants dans cette tâche pour les stimuli orientés à gauche que pour ceux orientés à droite; (ii) Utiliser cette illusion comme indice de perception 3D et analyser le comportement des patients cérébro-lésés droits.

B. Article

de Montalembert, M. & Mamassian, P. (2010). The vertical-horizontal illusion in hemi-spatial neglect. *Neuropsychologia*, 48, 3245-3251.

C. Conclusions

Comparativement aux participants contrôles, nous observons que les deux composantes à l'origine de l'illusion verticale-horizontale augmentent chez les patients cérébro-lésés droits. La composante d'anisotropie passe ainsi de 5% à 11% et 10% (pour les contrôles, les patients négligents et les patients sans négligence, respectivement), tandis que la composante de bissection passe de 17% à 22% et 20% (respectivement pour les trois groupes de participants). Par ailleurs, l'une des configurations du stimulus (*i.e.* le « T-horizontale »), lorsqu'elle est orientée vers la gauche, entraîne un biais moins important que lorsqu'elle est orientée à droite.

La variation de performance des patients négligents pour certains stimuli et non pour d'autres configurations peut se lire à la lumière du modèle que nous avons proposé pour expliquer cette illusion (voir partie précédente). Ainsi, nous constatons que le poids de la composante d'anisotropie est doublé entre les participants contrôles et les patients cérébro-lésés droits. Au contraire, la composante de bissection est globalement plus importante chez les patients que chez les contrôles, mais on ne retrouve que chez les patients négligents une large différence pour cette composante, entre les stimuli « T-horizontale » orientés à gauche, *versus* orientés à droite. Nous proposons deux interprétations pour expliquer ce phénomène. La première explication implique un biais attentionnel vers la jonction formée par la ligne verticale et la ligne horizontale (*e.g.* Rubin, 2001). Du fait de leur importance capitale pour interpréter une scène 3D, la présence de ces jonctions dans une image attirerait l'attention de l'observateur. Quand elles se trouvent à droite de la figure, comme c'est le cas pour le stimulus « T-horizontale » orienté à gauche, les patients négligents ne pourraient désengager leur attention de cette jonction et ainsi auraient une mauvaise évaluation de la longueur du segment (voir Bartolomeo & Chokron, 1999, concernant les troubles du désengagement de l'attention chez les patients négligents). La seconde interprétation rend compte de la saillance et de la « force » du segment horizontal, qui affecterait le jugement de taille de la ligne verticale qu'il bissecte. En effet, quand on analyse les performances des patients négligents à la lumière de notre modèle, on observe qu'ils présentent une différence significative en ce qui concerne la force de la composante « bissection », selon que le stimulus est un « T-horizontale » orienté à gauche ou à droite (*i.e.* magnitude qui représente une sous-estimation de la ligne bissectée par rapport à celle qui la bissecte). Une forte saillance de la ligne bissectrice pourrait ainsi accroître le biais observé et *vice versa* - une forte saillance de la ligne bissectée réduirait ce biais. Si l'on suit ce raisonnement, alors les performances des patients négligents pour le « T-horizontale » orienté à gauche, seraient dues à une perception correcte de la longueur de la ligne verticale, mais leur représentation de cette ligne serait trop imparfaite pour qu'un effet de bissection suffisant ait lieu.

Au total, les patients négligents ont des performances différentes des patients cérébro-lésés droits et des participants contrôles seulement pour certains aspects de l'illusion verticale-horizontale, et pour une configuration en particulier, le « T-horizontale ». Les effets que nous décrivons ici pour des patients présentant une forme légère à modérée de négligence spatiale, pourraient servir de complément à l'évaluation clinique classique de la négligence.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Vision Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/visres

A simple model of the vertical–horizontal illusion

Pascal Mamassian*, Marie de Montalembert

Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 23 December 2009

Received in revised form 4 March 2010

Keywords:

Vertical–horizontal illusion

Bisection

Visual uncertainty

ABSTRACT

In spite of being one of the most elementary visual effects, the vertical–horizontal illusion is still poorly understood. We provide here a simple quantitative model to describe the overestimation of the vertical segment relative to the horizontal one. The model also includes a necessary factor related to the effect of bisecting a line on the under-estimation of its length. These two factors, orientation anisotropy and length bisection, provide a very good account of various configurations of the illusion when the stimulus looks like a 'T', an 'L', or a '+'-sign, and for different stimulus orientations. The orientation anisotropy bias is on average 6% while the length bisection bias amounts to about 16%. In addition, when uncertainty about line estimation is included, new predictions on the sensitivity of different configurations are obtained and confirmed. In particular, we find that the '+'-sign figure suffers from a loss of sensitivity in comparing their vertical and horizontal segments when compared to the 'L'-figure. This difference can only be accounted for by a late-noise model where uncertainty is at the decision stage rather than on the image measurements.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In the vertical–horizontal illusion, a vertical line appears longer than a horizontal one of the same physical length. In spite of its long history, a complete explanation of this phenomenon is still elusive (for a recent review, see Wolfe, Maloney, & Tam, 2005). One of the reasons for the elusiveness is that there are at least two separate factors at play (Künnapas, 1955). The first factor is a genuine anisotropy between vertical and horizontal segments, i.e. a bias to overestimate the vertical length. The second factor is a length bisection bias. According to this latter bias, a line that is bisected in two parts will appear shorter than if it were not interrupted (Finger & Spelt, 1947). The bisection bias is present in the 'T' configuration of the vertical–horizontal illusion where the horizontal segment is bisected by a dividing vertical line. This figure systematically leads to a stronger effect than the 'L'-configuration where the two lines meet at their extremities because in the 'T', the bisection bias goes in the same direction as the anisotropy bias.

The purpose of the present work is not to explain the origin of either the anisotropy or the bisection bias. Instead, we are interested in providing an explicit quantitative model of the most basic vertical–horizontal figures to separate the relevant factors that contribute to this illusion. Once these factors are isolated, one

can confidently focus on one or the other factors and search for an explanation.

Even though it is now well accepted that both the anisotropy and the bisection biases play a role in the vertical–horizontal illusion (e.g. Avery & Day, 1969), three questions remain unanswered. First, it is not yet clear whether these two factors are sufficient to explain the basic length anisotropies. In particular, is it possible to explain with only these two factors the length asymmetries found in the 'T', 'L' and '+' configurations, where the latter figure represents a double intersection of the horizontal and vertical segments? Second, are the two factors independent from each other? For instance, across a population of observers, are the observers who are strongly biased by the vertical factor also strongly affected by the bisection factor? Finally, is there a difference in sensitivity between the different configurations? In other words, are observers equally sensitive to discriminate the length of the vertical and horizontal segments in spite of differences in length biases across the different configurations? We address these three questions with a simple model of the vertical–horizontal illusion that indicates that the vertical and bisection biases are not only sufficient but also independent to explain the length biases in the 'T', 'L', and '+' configurations. In addition, our model predicts a worse length discrimination sensitivity in the '+' configuration as compared to the 'L' and our psychophysical results confirm this prediction.

2. Models

We derive here simple models of the vertical–horizontal illusion for various configurations of figures containing a vertical

* Corresponding author at: Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes, 45 rue des Saints-Pères, 75006 Paris, France. Fax: +33 (0) 1 42 86 33 22.

E-mail address: pascal.mamassian@parisdescartes.fr (P. Mamassian).

and a horizontal segments touching at one point (Fig. 1). We distinguish four classes of figures: (1) the 'L' where the two segments touch at their extremities, (2) the vertical-'T' where the vertical segment bisects the horizontal one, (3) the horizontal-'T' where the horizontal segment bisects the vertical one, and (4) the '+'-sign where the two segments intersect in their middle.

We present three types of models to describe the comparison of horizontal and vertical lengths for the four classes of figures. None of these models is attempting to explain the phenomenon of the vertical–horizontal illusion. Instead, the models are merely dedicated to summarize as simply and as faithfully as possible the data describing this illusion. The first model is simply assigning a psychometric function per figure class. The next two models are based on the hypothesis that the vertical–horizontal illusion can be reduced to two scaling parameters plus a noise factor. In the second model, this noise is imposed on the image measurements while in the last model, the noise is imposed at the decision stage. We now describe these models in turn.

2.1. Independent psychometric functions

The first model is really used as a benchmark against which we shall compare our two models of interest. We want to model the proportion of times the vertical line appears longer than the horizontal one for various values of the aspect ratio of the figure (ratio of vertical over horizontal lengths), and this for the four stimulus

classes. In this first model, we assume that each figure class is characterized by its own specific phenomenon. As such, we assign a psychometric function to each figure class, with its own bias and slope. We shall assume that the shape of the psychometric function is well characterized by a cumulative Normal of the logarithm of the aspect ratio of the stimulus.

Let \hat{v} (respectively \hat{h}) represent the perceived length of the vertical (resp. horizontal) segment whose physical length is 'v' (resp. 'h'). For the figure class i where $i \in [1, 4]$, the probability that the vertical segment is judged longer than the horizontal one is

$$p(\hat{v} > \hat{h}) = \int_{-\infty}^{\log(v/h)} \varphi(y; \mu_i, \sigma_i) dy, \tag{1}$$

where ' $\varphi(x; \mu, \sigma)$ ' is a short-hand for the Normal distribution with mean μ , standard deviation σ , and evaluated at point x . The mean corresponds to the point of subjective equality, that is the physical length log aspect ratio that leads to a chance probability ($p = 0.5$) that the vertical segment is judged longer than the horizontal one. The standard deviation is inversely proportional to the slope of the psychometric function, that the precision with which the observer can report that one segment was longer than the other. Because each psychometric function has two parameters (its mean and its standard deviation), the model as a whole for the four figure classes has eight degrees of freedom. The characteristics of this model are summarized in Table 1.

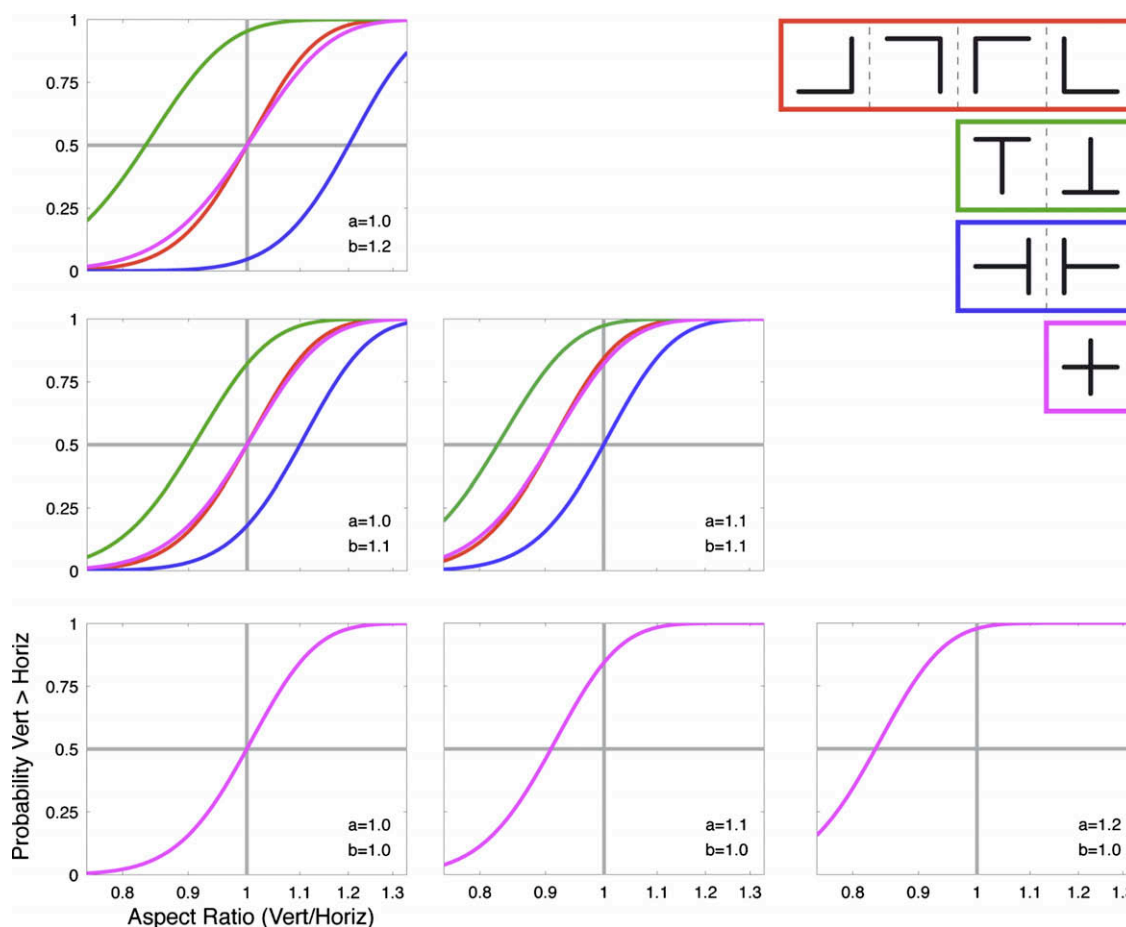


Fig. 1. Stimuli and illustrations of the late-noise model. Stimuli were grouped into four classes: 'L' at four orientations, vertical-'T' upright and upside-down, horizontal-'T' oriented to the left and right, and the '+'-sign. The plots show predictions based on the late-noise model detailed in the text in terms of the probability that the vertical segment is perceived longer than the horizontal one for different aspect ratios. Each plot represents the model predictions for a different pair of anisotropy and bisection parameters ('a' and 'b' respectively). For each psychometric curve, two features are important to compare across classes of stimuli and models: the bias represented by the point of subjective equality and the sensitivity represented by the slope of the curve at mid-height. Colours for the psychometric functions represent the classes of stimuli.

Table 1
Parameters of the three models for the four stimulus classes. The left-most column lists all four classes of stimuli. Then, for each model, the left column reports the point of subjective equality (PSE) for each figure, that is the ratio between the vertical and horizontal lengths for the two of them to appear equally long. The right column reports the standard deviation (SD) of the psychometric function to discriminate the lengths of the vertical and horizontal segments. For the early and late-noise models, the anisotropy parameter 'a' represents the overestimation of the vertical segment, the bisection parameter 'b' represents the under-estimation of the bisected line, and the constant 'c' is proportional to the uncertainty to estimate the length of a segment.

Stimulus class	Independent psychometric functions		Early-noise model		Late-noise model	
	PSE	SD	PSE	SD	PSE	SD
'L'	μ_1	σ_1	$\frac{1}{a}$	$c\sqrt{1+\frac{1}{a^2}}$	$\frac{1}{a}$	$\frac{c}{a}$
Vertical-'T'	μ_2	σ_2	$\frac{1}{ab}$	$c\sqrt{1+\frac{1}{a^2b^2}}$	$\frac{1}{ab}$	$\frac{c}{a}$
Horizontal-'T'	μ_3	σ_3	$\frac{b}{a}$	$c\sqrt{1+\frac{b^2}{a^2}}$	$\frac{b}{a}$	$\frac{bc}{a}$
'+'-sign	μ_4	σ_4	$\frac{1}{a}$	$c\sqrt{1+\frac{1}{a^2}}$	$\frac{1}{a}$	$\frac{bc}{a}$

2.2. Early-noise model

In the early-noise model, we assume that the measurements of the horizontal and vertical segments of the figure are corrupted by noise. For simplicity, we assume this noise to be normally distributed with zero-mean and fixed variance σ^2 . For instance, the measured vertical length v' when the observer is estimating the length of a vertical segment of physical length v presented on its own is $v' = v + \varepsilon$, where $p(\varepsilon) = \varphi(\varepsilon; 0, \sigma)$ (2)

and similarly for the horizontal length. We assume that this variability is the same for all orientations, and that it is also independent of the length of the segment (i.e. Weber's law is neglected over the range of lengths used in the experiment).

We now introduce the first parameter 'a' that corresponds to the overestimation of the length of the vertical segment. This parameter will be called the "anisotropy component" and is defined as

$$\hat{v} = av' \tag{3}$$

The second parameter 'b' corresponds to the under-estimation of the length of the bisected segment, irrespective of its orientation. We will refer to this parameter as the "bisection component". For instance, in the vertical-T configuration, it is the horizontal segment that is bisected, therefore we have

$$\hat{h} = h'/b \tag{4}$$

Parameters 'a' and 'b' are both expected to be larger than one. Taking into account both the overestimation of the vertical line and the under-estimation of the bisected line, the perceived vertical–horizontal length ratio in the vertical-T configuration becomes

$$\frac{\hat{v}}{\hat{h}} = ab \frac{v'}{h'} \tag{5}$$

We see that in the vertical-'T' configuration, the anisotropy and bisection components combine in a multiplicative way, making this configuration subject to a very strong illusion. At the point of subjective equality (PSE), that is the physical vertical–horizontal length ratio for which the vertical length is perceptually equal to the horizontal length, we have by definition $\hat{v}/\hat{h} = 1$. Because the measurement noise was unbiased, we can directly extract from Eq. (5) the physical aspect ratio at the PSE for the vertical-'T' figure, namely

$$\left(\frac{v}{h}\right)_{\text{PSE}} = \left(\frac{v'}{h'}\right)_{\text{PSE}} = \frac{1}{ab} \tag{6}$$

Repeating this reasoning for the other three figures, we obtain the PSEs for the four figure classes. These values are collected in Table 1.

In order to compute the precision with which we can discriminate the vertical and horizontal lengths, we need to return to their noise distribution. Combining Eqs. (2) and (3), the distribution of estimated vertical length is

$$p(\hat{v}) = \varphi(\hat{v}; av, a\sigma) \tag{7}$$

In the vertical-T configuration, Eq. (4) leads to the expression of the distribution of estimated horizontal lengths, namely

$$p(\hat{h}) = \varphi\left(\hat{h}; \frac{h}{b}, \frac{\sigma}{b}\right) \tag{8}$$

When the lengths of two segments are compared, one sample is taken from the each of the two distributions, and the larger value determines the longer percept. The more the two distributions are displaced one relative to the other, the easier it is to discriminate samples from the two distributions, and thus the larger is the probability that one segment is systematically judged longer than the other (see Green & Swets, 1966). In other words, the probability that the vertical segment is judged longer than the horizontal one $p(\hat{v} > \hat{h})$ increases as the difference between 'v' and 'h' increases. Therefore, to compute this probability, we have to determine the distribution of the difference between vertical and horizontal estimates. The probability of the difference is normally distributed with a mean equal to the means difference and a variance equal to the sum of the variance of single estimates

$$p(x = \hat{v} - \hat{h}) = \varphi\left(x; av - \frac{h}{b}, \sigma\sqrt{a^2 + \frac{1}{b^2}}\right) \tag{9}$$

We can now compute the probability that the vertical segment is judged longer than the horizontal one by integrating over the domain where this difference is positive

$$p(\hat{v} > \hat{h}) = \int_0^{+\infty} \varphi\left(x; av - \frac{h}{b}, \sigma\sqrt{a^2 + \frac{1}{b^2}}\right) dx \tag{10}$$

With the change of variable $y = \frac{-x}{ah} + \frac{v}{h}$, this equation can be rewritten to reveal the more usual cumulative Normal function used to fit psychometric functions

$$p(\hat{v} > \hat{h}) = \int_{-\infty}^{v/h} \varphi\left(y; \frac{1}{ab}, c\sqrt{1 + \frac{1}{a^2b^2}}\right) dy, \tag{11}$$

where $c = \frac{\sigma}{h}$ is a constant (assuming that h is kept constant; see Section 3 below). This latter equation gives us the point of subjective equality for the ratio of the vertical to horizontal segments so that they are undistinguishable in length ($\frac{1}{ab}$). We find again the value that we had already computed in Eq. (6). Eq. (11) also gives us the slope of the psychometric function to discriminate these two segments. For a cumulative Normal psychometric function, this slope is inversely proportional to the standard deviation of the

underlying Normal distribution, and in the case of the vertical-‘T’ figure this standard deviation equals $(c\sqrt{1 + \frac{1}{a^2b^2}})$.

Repeating this reasoning for the other three figures, we obtain the standard deviations of the psychometric function for the four figure classes. These values are collected in Table 1.

2.3. Late-noise model

The late-noise model is similar to the early-noise model except that the uncertainty on lengths is assumed to play a role near the decision stage rather than directly on the image measurements. In this case, the noise does not undergo the scaling operations that make the vertical line appear longer and the bisected line shorter. Therefore, we can expect some differences in the precision with which vertical and horizontal lengths are compared, although no differences on the biases.

We first start by applying the anisotropy component to the estimation of the vertical length

$$\hat{v} = a v. \tag{12}$$

We then apply the bisection component on the bisected segment. For instance, in the vertical-T configuration, we have

$$\hat{h} = h/b. \tag{13}$$

We now introduce some variability on the length estimations. We again assume that this variability is normally distributed with zero-mean and a variance equal to σ^2 . For instance, the probability that the particular length ‘ \hat{h} ’ is perceived is

$$p(\hat{h}) = \varphi(\hat{h}; \bar{h}, \sigma) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \exp\left(-\frac{(\hat{h} - \bar{h})^2}{2\sigma^2}\right), \tag{14}$$

where \bar{h} is the mean estimated length. We then determine the distribution of the difference between vertical and horizontal estimates. The probability of the difference is normally distributed with a mean equal to the means difference and a variance equal to twice the variance of single estimates

$$p(x = \hat{v} - \hat{h}) = \varphi(x, \bar{v} - \bar{h}, \sqrt{2}\sigma). \tag{15}$$

We can now compute the probability that the vertical segment is judged longer than the horizontal one

$$p(\hat{v} > \hat{h}) = \int_0^{+\infty} \varphi(x, \bar{v} - \bar{h}, \sqrt{2}\sigma) dx. \tag{16}$$

For instance, for the vertical-‘T’ figure, we have

$$p(\hat{v} > \hat{h}) = \int_0^{+\infty} \varphi\left(x, a v - \frac{h}{b}, \sqrt{2}\sigma\right) dx. \tag{17}$$

With the same change of variable as before ($y = \frac{x}{ah} + \frac{y}{h}$), this equation can be rewritten as

$$p(\hat{v} > \hat{h}) = \int_{-\infty}^{v/h} \varphi\left(y, \frac{1}{ab} \cdot \frac{c}{a}\right) dy, \tag{18}$$

where $c = \frac{\sqrt{2}\sigma}{h}$ is a constant (assuming that h is kept constant; see Section 3). This latter equation gives us the point of subjective equality which is again $(\frac{1}{ab})$. Eq. (18) also gives us the slope of the psychometric function to discriminate these two segments from the inverse of the standard deviation of the underlying Normal distribution. In the case of the vertical-‘T’ figure this standard deviation equals $(\frac{c}{a})$. Therefore, the early and late-noise models predict the same PSEs but different slopes of the psychometric functions.

The different points of subjective equality (PSE) and slopes for all stimulus categories are given in Table 1. To appreciate the relative contribution of the anisotropy and bisection factors of the late-

noise model, various combinations of parameters ‘ a ’ and ‘ b ’ are shown in Fig. 1.

2.4. Predictions

Several fundamental properties of the vertical-horizontal illusion can be extracted from our early and late-noise models. Referring back to Table 1:

- (i) The ‘L’ and ‘+’-sign figures have the same PSE. This common PSE is the inverse of the factor ‘ a ’. For the ‘+’-sign figure, the bisecting effect of the vertical by the horizontal segment is compensated by the bisection of the horizontal by the vertical segment, so the only contribution to the illusion is the orientation anisotropy, just like the ‘L’-figure.
- (ii) The vertical-‘T’ and horizontal-‘T’ figures have PSEs that are equally far (in log-units) from the PSE of the ‘L’-figure. Relative to the ‘L’, the PSE of the vertical-‘T’ is shifted to the left by a factor ‘ b ’ (in log-units), and the PSE of the horizontal-‘T’ is shifted to the right by the same factor.
- (iii) According to the late-noise model, the ‘L’ and ‘+’-sign figures have different sensitivities: the psychometric function for the ‘+’-sign figure has a shallower slope by a factor ‘ b ’. The increased difficulty to discriminate the lengths of the ‘+’-sign segments comes from the fact that these segments are overall perceived shorter because they are bisected. The early-noise model predicts that these two figures should have the same sensitivity.
- (iv) The vertical-‘T’ and horizontal-‘T’ figures have different sensitivities. According to the late-noise model, the psychometric function of the horizontal-‘T’ figure has a shallower slope by a factor ‘ b ’.

We now test these predictions in a psychophysical experiment using all four classes of figures.

3. Methods

3.1. Participants and apparatus

There were 24 participants, 15 women and 9 men (mean age = 41.8 years, standard deviation = 22). Stimuli were shown on a 13" monitor and viewed binocularly from a viewing distance of 57 cm.

3.2. Stimuli

Stimuli consisted of two segments, one horizontal and one vertical, touching at one point (see again Fig. 1). One segment was coloured in blue and the other in red. They were displayed on a uniform white background (luminance of 40 cd/m²). The length of the horizontal line could take one of two values (4.5° or 6° of visual angle). The presentation duration was 1 s.

3.3. Procedure

Participants were instructed to judge the relative length of the orthogonal red and blue segments. In half of the blocks of trials, they were instructed to press a key when the red segment was longer, and hold their response if the blue segment appeared longer (a go/no-go task). In the other half of the blocks, participants were given the opposite instructions. The method of constant stimuli was used to manipulate the aspect ratio of the figure. The aspect ratio was manipulated by maintaining the horizontal segment constant (either 4.5° or 6° of visual angle) and varying the vertical

length. Eleven aspect ratios were chosen equally spaced on a log-scale between 0.81 and 1.23 (an aspect ratio of 1 represents a vertical length physically identical to the horizontal length). Each of the 11 aspect ratios was presented a total of 32 times for each class of figures and each participant. When a class included several figures at different orientations, the 32 repetitions were divided evenly between the different orientations (so for instance, each of the four 'L' shapes was presented 8 times for each aspect ratio). In total, each participant ran 1408 trials broken down into 16 blocks separated by small breaks.

4. Results

The proportion of times the red segment is perceived longer than the blue one is converted into the proportion of times the vertical segment is perceived longer than the horizontal one for each of the nine figures. We first test whether there are any significant differences between the different stimuli of a class (e.g. the four 'L'-figures). For this purpose, we fit psychometric functions (cumulative Gaussians) to each figure, thereby obtaining a model containing 18 degrees of freedom (one mean and one standard deviation for each of the nine figures). This model is compared to the restricted model where only one psychometric function is used per class (i.e. the model from Section 2.1 referred to independent psychometric functions). Because these two models are nested (the degrees of freedom for the second model are a subset of the ones for the first one), we can use the likelihood-ratio test based on the log-likelihood of the best fits achievable by each model. This test could not reject the hypothesis that the restricted model was as good as the full model ($\chi^2(10) = 8.49, p = 0.097$). Therefore, in the remaining of this paper, the data were pooled across all figures within a class (i.e. all four 'L'-figures together, both vertical-'T' together and both horizontal-'T' together). Fig. 2 shows the proportion of times the vertical segment is perceived longer against the aspect ratio of the figure for each of the four classes of figures.

We fitted our three models to the human performance first on the pooled data across observers and then separately for each observer. In both cases, the models agreed well with the data, but there were differences in the goodness of fits. Because the models do not have the same number of parameters, and because one model is not simply nested within another one, we cannot follow the likelihood-ratio test used previously. Instead, we adopt the Akaike Information Criterion (AIC) that takes into account the fact that a model with more degrees of freedom has more chances to fit better the data (Akaike, 1974). Given a data set, the best model has the lowest AIC value. The model based on independent psychometric functions was worse than the early-noise model (AIC(indep) = 18.91, AIC(early) = 12.65, $\Delta AIC = 6.25$). In addition, the

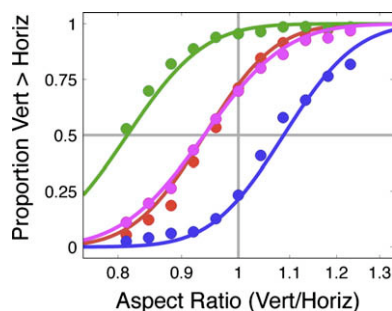


Fig. 2. Results. The proportion of times the vertical segment was perceived longer than the horizontal one is shown against the aspect ratio of the figure for the four classes of stimuli. Colours in the psychometric function represent the classes of stimuli shown in Fig. 1. The solid curve is the best fit of the late-noise model. Data were pooled across all observers ($N = 24$).

early-noise model was worse than the late-noise model (AIC(early) = 12.65, AIC(late) = 12.25, $\Delta AIC = 0.41$).

When the late-noise model was adjusted to the pooled data across the 24 observers, the parameters that led to the best fit were: $a = 1.06, b = 1.16, c = 0.10$. In other words, the anisotropy component had a magnitude of 6% whereas the bisection component reached 16%. Therefore, the vertical–horizontal illusion is a misnomer: the bias in the vertical-'T' figure is mostly the result of the bisection of the horizontal line by the vertical line. We then adjusted the late-noise model to each participant and extracted the parameters 'a' and 'b' from the best fit of the model. In addition, 95% confidence intervals on these estimates were computed by bootstrap. The distribution of these parameters is shown in Fig. 3. Importantly, the two parameters are not correlated (Pearson's $R = -0.134$) indicating that these two parameters are indeed independent.

The comparison between the goodness of fits of our models has favoured the late-noise model. We now test whether each of the above four predictions (Section 2.4) of our late-noise model is supported by the data. To this purpose, we take advantage of the first model based on independent psychometric functions. Cumulative Gaussians were fitted to each stimulus class for each participant. Each cumulative Gaussian is characterized by two parameters, its mean (PSE) and its standard deviation (inverse sensitivity). We now compare means and standard deviations across stimulus classes.

The first prediction was that the 'L' and '+'-sign figures should have identical points of subjective equality (PSE). Fig. 4 shows the values of the PSEs for the 'L' and '+'-sign figures (inverse values of these PSEs are shown because they are both expected to equal parameter 'a'). Both PSEs are significantly larger than one under a t -test across participants ('L': $t(23) = 15.5, p < 0.001$; '+': $t(23) = 12.1, p < 0.001$). In addition, a paired t -test indicated that these PSEs were not significantly different ($t(23) = 1.74, p = 0.091$). The first prediction is therefore satisfied.

The second prediction was that vertical-'T' and horizontal-'T' figures should have PSEs that are equally spaced (in log-units) from the PSE of the 'L'-figure. Fig. 4 shows the ratio of PSEs between the 'L' and the vertical-'T' and between the horizontal-'T' and the 'L'. While both of these differences are close to the 'b' parameter as expected, they were significantly different from each other ($t(23) = 3.69, p = 0.001$). The origin of this significant difference appears to be a slightly weaker illusion for the horizontal-'T' than predicted by our model. Nevertheless, the bisection present in the horizontal-'T' makes this figure appear very different from the 'L'-figure: the ratio of their PSEs is significantly larger than one ($t(23) = 13.3, p < 0.001$). The second prediction is therefore

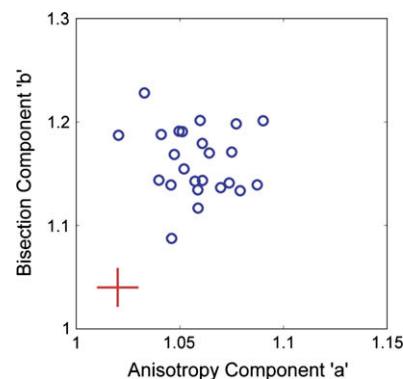


Fig. 3. Relationship between the anisotropy and the bisection parameters of the late-noise model. Each point represents one observer ($N = 24$). The cross in the lower-left corner represents the median of the 95% confidence intervals on the parameters. No correlation is apparent between the two parameters.

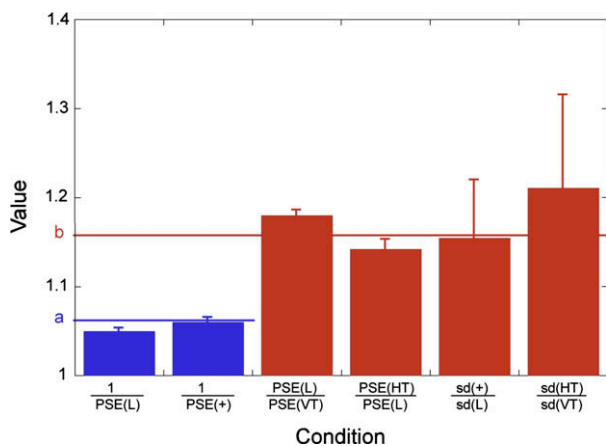


Fig. 4. Tests of the four main predictions of the late-noise model. Cumulative Gaussians were fitted to the data of each participant, and mean ('PSE') and standard deviation ('sd', inversely related to the slope of the psychometric function) were extracted for each of the four stimulus classes. Values for the 'a' and 'b' parameters are those extracted from the late-noise model fit to the data pooled across the 24 observers. The first prediction (represented by the left two bars in the plot) was that the 'L' and '+-sign figures have identical PSE equal to the inverse of parameter 'a'. The second prediction (third and fourth bars in the plot) was that the vertical-'T' and horizontal-'T' have PSEs equally spaced (in log-units) from the PSE of the 'L'-figure, and this spacing should be equal to parameter 'b'. The third prediction (fifth bar in the plot) was that the '+-sign figure has lower sensitivity than the 'L'-figure, and the ratio of sensitivity should be equal to parameter 'b'. The fourth prediction (sixth bar in the plot) was that the horizontal-'T' has lower sensitivity than the vertical-'T'-figure, and the ratio of sensitivity should be equal to parameter 'b'. Error bars are standard errors across observers.

qualitatively satisfied (the PSE for the horizontal-'T' is on the right side of the 'L'-figure) but not quantitatively.

The third prediction of the late-noise model was that the '+-sign figure should have a lower sensitivity than the 'L'-figure. The slope of the psychometric function is inversely related to the standard deviation of the cumulative Gaussian used in the fit. Fig. 4 shows the amount by which the slope of the 'L'-figure psychometric function exceeds that of the '+-sign figure. As expected, this amount is close to the 'b' parameter and is significantly larger than one ($t(22) = 2.38$, $p = 0.013$; one participant was discarded from this analysis because his performance for the '+-sign figure was 10 times worse than the other participants). The third prediction is therefore satisfied. Importantly, this feature reinforces the evidence that the late-noise model is more appropriate than the early-noise model, because the early-noise model predicted identical sensitivity for the '+-sign and 'L'-figures.

The fourth prediction was that the horizontal-'T' figures should have a lower sensitivity than the vertical-'T'. Fig. 4 shows the amount by which the slope of the psychometric function for the vertical-'T' exceeds that of the horizontal-'T'. As expected, this amount is close to the 'b' parameter and is significantly larger than one ($t(23) = 2.02$, $p = 0.020$). The fourth prediction is therefore satisfied.

Overall, three of our four predictions of the late-noise model are satisfied: the 'L' and '+-sign figures have identical PSEs, the '+-sign figure was more difficult to judge than the 'L'-figure, and likewise, the horizontal-'T' figure was more difficult than the vertical-'T'. The prediction that was not satisfied was that the horizontal-'T' and vertical-'T' should have had their PSE equally far (in log-units) from the 'L'-figure PSE; these PSEs were slightly but significantly at a different distance from the 'L'-figure.

5. Discussion

We have derived a simple model of the vertical–horizontal illusion based on two bias parameters and the uncertainty to discrim-

inate two lengths. The first bias parameter stands for the anisotropy component of the illusion and represents the overestimation of a vertical segment relative to the horizontal one. The magnitude of this anisotropy bias was on average 6%. The second bias parameter stands for the bisection component of the illusion and represents the under-estimation of a segment when it is bisected. The magnitude of this bisection bias was on average 16%.

We have also investigated the sensitivity to discriminate vertical and horizontal lengths and found marked differences across four basic stimulus classes. This sensitivity measure, characterized by the slope of the psychometric function, was particularly useful on two levels. First, it allowed us to discard an early-noise model in favour of a late-noise model. Second, it allowed us to assert that the bisection parameter was a shortening of the bisected line rather than a lengthening of the bisecting line. These two consequences are briefly summarized next.

The slope of the psychometric functions allowed us to discard an early-noise model. A model where the uncertainty on line length estimation is coming from the image measurements is certainly more conventional than a model where noise is introduced at the decision stage (Pelli, 1991). However, one strong prediction of our early-noise model was that the '+-sign and 'L'-figures should have the same sensitivity, intuitively because the noise is imposed on lengths that are physically identical for these two figures. Our psychophysical results showed a clear difference in sensitivity between the '+-sign and the 'L'-figures, and the late-noise model provided a better fit than the early-noise model.

The bisection parameter was a shortening of the perceived length of the bisected line rather than the opposite. According to our model, the bisection parameter is responsible for the worse sensitivity for the '+-sign figure as compared to the 'L'-figure. If the bisection parameter had the opposite effect (i.e. increasing the perceived length of the bisecting line), then the '+-sign figure would lead to a steeper psychometric function. Our third prediction specifically addressed this issue and because it was satisfied, we can assert that a line bisected by another of roughly equal length appears shorter than it would if it were not cut.

Our purpose was to present a minimal model that could account for the main effects present in the vertical–horizontal illusion, both in terms of bias and sensitivity. We managed to achieve our goal with a simple model that includes only three parameters. Obviously, one can extend our model to account more precisely for our data, in particular with respect to our second prediction that was only partially satisfied. Future extensions of the present model can also include the effects of intersecting a segment not necessarily in its middle (Charras & Lupiáñez, 2010) and intersecting two segments not necessarily at right angles (Wolfe et al., 2005). In the meantime, we expect that the model presented here will be useful to investigate independently the horizontal–vertical anisotropy and the bisected-line length estimation.

Acknowledgments

The authors thank Michael Landy and Peter Thompson for their comments on an earlier version of this manuscript.

References

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716–723.
- Avery, G., & Day, R. (1969). Basis of the horizontal vertical illusion. *Journal of Experimental Psychology*, 81, 376–380.
- Charras, P., & Lupiáñez, J. (2010). Length perception of horizontal and vertical bisected lines. *Psychological Research*, 74, 196–206.

- Finger, F. W., & Spelt, D. K. (1947). The illustration of the horizontal–vertical illusion. *Journal of Experimental Psychology*, 37, 243–250.
- Green, D. M., & Swets, J. A. (1966). *Signal detection theory and psychophysics*. New York: Wiley.
- Künnapas, T. M. (1955). An analysis of the vertical–horizontal illusion. *Journal of Experimental Psychology*, 49, 134–140.
- Pelli, D. G. (1991). Noise in the visual system may be early. In M. S. Landy & J. A. Movshon (Eds.), *Computational models of visual processing* (pp. 147–152). Cambridge, MA: MIT Press.
- Wolfe, U., Maloney, L. T., & Tam, M. (2005). Distortions of perceived length in the frontoparallel plane: Tests of perspective theories. *Perception and Psychophysics*, 67, 967–979.



The vertical–horizontal illusion in hemi-spatial neglect

M. de Montalembert^{a,b,*}, P. Mamassian^a

^a Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes, Paris, France

^b Service de Soins de Suite et Réadaptation, Hôpital de la Pitié Salpêtrière, Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 23 December 2009

Received in revised form 24 April 2010

Accepted 2 July 2010

Available online 17 July 2010

Keywords:

Vertical–horizontal illusion

Hemi-neglect

Bisection

ABSTRACT

The vertical–horizontal illusion is a robust phenomenon of length mis-estimation between two orthogonal lines. This illusion involves an anisotropy component that makes the vertical line appear longer than the horizontal one and a bisection component that makes the bisected line shorter than the bisecting one. Six patients presenting a moderate left hemi-neglect (N-patients) were compared to four right brain damaged patients without neglect (RH-patients) and with control participants in the perception of various spatial configurations of the vertical–horizontal illusion. Relative to controls, we found that both components of the illusion increased in patients: the anisotropy component rose from 5 to 11% and 10% (for N- and RH-patients, respectively) and the bisection component from 17 to 22% and 20% (for N- and RH-patients, respectively). In addition, we found that an horizontal-‘T’ figure oriented to the left produced much less bias than the same figure oriented to the right. These results are discussed in light of explanations based on attentional disengagement from an image junction and strength of the representation of objects extending over the neglected side.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In the contemporary literature on spatial neglect, a debate prevails between representational and attentional accounts of left neglect after right brain damage (for a review, see [Kerkhoff, 2001](#)). A central aspect of the representation account is a perceptual distortion of objects in the left part of visual space (e.g., [Ferber & Karnath, 2001](#); [Milner & Harvey, 1995](#)). Perceptual distortions also occur in observers with no neurological damages for specific stimuli such as the vertical–horizontal illusion. The purpose of the present study is to compare the strength of this illusion between right brain damage and control participants, in order to better understand which aspects of the perceptual distortion are responsible for the neglect effects.

Visual illusions often provide important clues for perceptual mechanisms ([Gregory, 1991](#)) and the vertical–horizontal illusion is a strong and popular example of perceptual distortion ([Künnapas, 1955, 1957](#); [Valentine, 1912/1913](#)). When observers have to judge the length of a vertical and a horizontal line of the same physical length (see [Fig. 1A](#) and [B](#)), they typically over-estimate the length

of the vertical line. Two main hypotheses have been made in the literature to explain the processes leading to the vertical bias, one related to the depth interpretation of two-dimensional drawings ([Gregory, 1991, 1997](#); [Williams & Enns, 1996](#); [Woodworth, 1938](#)), and the other to some intrinsic properties of the visual system (e.g., [Künnapas, 1955](#)).

According to the first hypothesis, the illusion figure is seen in perspective in such a way that the vertical segment is interpreted as a vertical line in a slanted plane receding into the distance. For instance, [Woodworth \(1938\)](#) argued that observers should perceive the stimuli extending in depth, out of the picture plane. This depth hypothesis relies on the misapplication of size-constancy scaling by assuming that the vertical dimension is subject to a foreshortening of objects lying on the (invisible) ground plane. The size-constancy scaling would lead to a vertical line length overestimation. In agreement with this hypothesis, vertical overestimation increases in natural scenes, presumably because more pictorial cues are available (e.g., [Von Collani, 1985](#); [Williams & Enns, 1996](#)).

The alternative hypothesis to explain the vertical bias relies on some intrinsic properties of the visual system, more specifically the visual field anisotropy. In general, the closer a line extends toward a surrounding frame, the longer it appears ([Künnapas, 1955](#)). Because the overall visual field (i.e., left and right eyes combined) is a horizontally oriented ellipse, vertical lines will generally be closer to the boundary of the visual field than will the horizontal lines, and hence vertical lines should appear longer. Experiments to test this hypothesis were carried out by [Prinzmetal and Gittleman \(1993\)](#).

* Corresponding author at: Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes, 45 Rue des Saints Pères, 75006 Paris, France.

Tel.: +33 01 42 86 42 65; fax: +33 01 42 86 33 22.

E-mail address: marie.de-montalembert@parisdescartes.fr (M. de Montalembert).



Fig. 1. Two visual illusions of length. Wolfe et al. (2005) called stimulus. (A) The vertical–horizontal illusion and stimulus. (B) The bisection illusion. In each, the vertical line appears to be longer than the horizontal line.

They showed that the illusion was reduced with monocular presentation, presumably because the monocular visual field is more circular than the binocular one.

While both hypotheses are still investigated, it is clear that they cannot fully account for the length illusions by themselves. In particular, the vertical–horizontal illusion is strongly affected by the spatial configuration of the figure and by its orientation in the image plane (Künnapas, 1955). In a recent study, Wolfe, Maloney, and Tam (2005) studied a wider range of stimuli than just the traditional illusion configurations. Each of their stimuli consisted of two-line segments joined at a point (Fig. 1). They named Fig. 1A, the “vertical–horizontal illusion” and Fig. 1B, the “bisection illusion”. The magnitude of the two illusions varied with the viewing conditions, but the former illusion is usually stronger than the latter. They developed a model that combined a preference for a 3D interpretation of intersecting lines as orthogonal with a bias toward interpreting the stimulus configuration as slanted away from the line of sight (both of them are well-known prior constraints for the visual interpretation of scenes; Mamassian & Landy, 1998). Contrary to the prediction based on the orthogonal preference hypothesis, they found that deviations from a right angle in the vertical–horizontal configuration (Fig. 1A) led to an increase in illusion only if the angle was made obtuse. If the angle was made acute, a decrease in the illusion, and sometimes a reversal, resulted. This result is inconsistent with a model containing only assumptions about a preference for orthogonality.

In spite of its long history, a complete explanation of this phenomenon is still elusive (for a recent review, see Wolfe et al., 2005). One of the reasons for the elusiveness is that there are at least two separate factors at play (Künnapas, 1955). The first factor is an anisotropy between vertical and horizontal segments, i.e., a bias to overestimate the vertical length. The necessary second factor is a length bisection bias. According to this latter bias, a line that is bisected in two parts will appear shorter than if it were not interrupted (Finger & Spelt, 1947). We proposed a simple model of the vertical–horizontal illusion for various configurations of figures containing a vertical and a horizontal segments (see Mamassian & de Montalembert, 2010). This model is based on two bias parameters combined with the uncertainty to discriminate two lengths. The first bias parameter (parameter ‘a’) stands for the anisotropy component of the illusion and represents the overestimation of a vertical segment relative to the horizontal one. The magnitude of this anisotropy bias was on average 6% in adult human observers. The second bias parameter (parameter ‘b’) stands for the bisection component of the illusion and represents the underestimation of a segment when it is bisected. The magnitude of this bisection bias was on average 16%. This model involves a third parameter (‘c’) that is proportional to the uncertainty to estimate the length of a segment. This parameter is equal to 0.10.

In the present study, we were interested in how a population of right brain damaged-patients presenting left hemi-spatial neglect interpreted this illusion. The characteristic disturbance of unilateral spatial neglect is a deficient response to stimuli presented to

the side contra-lateral to the affected brain hemisphere (Heilman, Watson, & Valenstein, 2003). Spatial neglect is observed following damage to various cortical regions including the parietal, temporal and frontal lobes (Karnath, Berger, Küver, & Rorden, 2004) or subsequent to subcortical lesions such as damage to the thalamus, putamen or globus pallidus (Karnath et al., 2004). Spatial neglect selectively affects different reference frames and regions of space such as personal, peripersonal and extrapersonal space (Buxbaum, 2006). Furthermore, patients sometimes neglect the left side of visual objects (object-based neglect) irrespective of their location in space (Driver & Mattingley, 1998).

Indeed, recent studies indicate that patients with visuo-spatial neglect tend to underestimate horizontal magnitudes in contralesional space. It has been recently hypothesised that this behaviour might be due to anisometry of space perception. Neglect patients tend to bisect horizontal lines ipsilaterally and underestimate the contralesional half of a line (e.g., Bisiach, Ricci, Lualdi, & Colombo, 1998) as well as horizontal objects located in the contralesional space (e.g., Milner & Harvey, 1995).

The following experiment aims at testing spatial perception deficit in left hemi-neglect patients with the use of the vertical–horizontal illusion. In particular, we were interested in comparing performances of right brain damage patients for stimuli oriented to the left versus to the right, and we hypothesized that left neglect patients should be impaired to analyze stimuli oriented to the left. We also propose to use this illusion to explore 3D perception of right brain damage patients, who might be specifically impaired in processing 3D scenes.

2. Methods

2.1. Participants

A total of six patients with left neglect (N) (mean age = 70.6 years, $SD = 13.6$, range = 43–78 years) and four patients with right brain damaged without neglect (RH) (mean age = 69.3 years, $SD = 5.6$, range = 62–75 years) participated in the experiment. Seven patients had a first single unilateral stroke (ischemic $N = 7$) in the right cerebral hemisphere and three other patients had a right hematoma (located in the internal capsule, and/or the thalamus, or the basal ganglia). All patients were right-handed and had no history of psychiatric disorders or dementia. The neuropsychological evaluation of each patient revealed no language disorders and no signs of apraxia or agnosia; none of the patients showed major verbal memory difficulties. All of them had a preserved comprehension of complex sentences. We created a program using Matlab to test hemianopia in patients. They were asked to detect whether a vertical or a horizontal line was present on a computer screen. Targets were presented in the left, right or both hemi-fields. None of them presented hemianopia or any other visual field deficit. This was confirmed with the BEN test (Azouvi et al., 2002; Rousseaux et al., 2001). We evaluated the severity of the spatial neglect for each patient using a set of clinical tests that is frequently used to assess neglect (Azouvi et al., 2002) including two visuo-motor exploratory tasks (line bisection and letter cancellation), a reading task, and a drawing copy task. In all tasks, the center of the display was located on the mid-sagittal plane of the patients' trunk; they were free to move their head and eyes. The patients' demographic and neurological features are summarized in Table 1.

Twelve participants (mean age = 62.42 years, $SD = 10.5$, range = 47–78 years) with no history or evidence of neurological damage served as controls. Ten of them were right-handed and two were left-handed. There were no difference in terms of age between the group of control participants and the group of patients ($F(1,20) < 1$, NS).

All patients and control participants had normal or corrected-to-normal visual acuity.

All participants gave informed consent prior to the study, but were naive concerning the specific aims of the experiment.

2.2. General neuropsychological evaluation

The neuropsychological neglect examination found no signs of spontaneous head and gaze deviation toward the right or the left side of space. All patients presented visuo-spatial and visuo-graphic impairments and their performance on executive function tests were generally mildly impaired (i.e., problems organizing and initiating actions).

For the Line Bisection Test, positive deviations were rightward for all right-brain-damage patients. The percentage of deviation corresponds to $((\text{left distance} - \text{half of stimulus line length}) / (\text{half of stimulus line length})) \times 100$. A deviation greater

Table 1

Demographic and neurological data on the six neglect patients and four right brain damaged patients. For line bisection, positive deviations are rightward, percentages correspond to: $((\text{left distance} - \text{half of stimulus line length}) / (\text{half of stimulus line length})) \times 100$. (*) A deviation greater than 11.1% is considered pathological (Schenkenberg et al., 1980). For cancellation tests, left/right correct responses are reported. The landscape drawing, consisting of a central house with two trees on each side, was scored by assigning two points to the house and one point to each tree that was completely copied (Gainotti et al., 1972). For the reading task a "+" means a correct reading of the text (i.e., no dyslexia of neglect).

Patient	Gender/age	Days from lesion onset	Etiology	Locus of lesion (R: right, L: left)	Line bisection (% deviation)	Letter cancellation (max 30 left/30 right)	Landscape drawing (max 6)	Reading task
N1	F/75	41	Ischemic	R. temporal, parietal lobes	-0.3	25/29	5	+
N2	F/77	90	Ischemic	R. temporal, parietallobes	+7.2	21/30	3	+
N3	M/78	95	Hematoma	R. thalamic	+2.6	26/30	3	+
N4	F/74	26	Ischemic	R. temporal, parietal lobes	+4.8	22/30	6	+
N5	F/43	32	Hematoma	R. capsulo-lenticular	+2.1	23/28	5	+
N6	M/77	41	Ischemic	R. parietal lobe	+13.1*	20/30	2	+
RH1	M/62	112	Ischemic	R. parietal lobe	-2.5	30/30	5	+
RH2	M/75	62	Ischemic	R. parietal lobe	+8.3	30/30	4	+
RH3	M/72	49	Ischemic	R. temporal, parietal lobes	+6.5	29/30	6	+
RH4	F/68	89	Hematoma	R. thalamic	+3.8	28/29	5	+
Controls (N = 12)	62.4 ± 10.5				1.2 ± 6.3	30/30	6	+
RH-patients (N = 4)	69.3 ± 5.6	78.0 ± 28.1			4.0 ± 4.7	29.3 ± 1.0/29.8 ± 0.5	5.0 ± 0.8	+
Neglect (N = 6)	70.6 ± 13.6	54.2 ± 30.3			3.9 ± 5.2	22.4 ± 2.3/29.6 ± 0.9	3.8 ± 1.6	+

than 11.1% is considered pathological (Schenkenberg, Bradford, & Ajax, 1980). In our study, bisection deviations ranged from 0.3 to 13%. In the letter cancellation task, the six right brain damage patients, diagnosed with neglect, showed little left neglect, characterized by more omissions on the left side of the sheet of paper; five patients (P1, P2, P4, P5 and P6) started to cancel the page on its right side. During the neuropsychological evaluation, patients had to copy a landscape consisting of a central house with two trees on each side. This task was scored by assigning two points to the house and one point to each tree that was completely copied (Gainotti, Messerli, & Tissot, 1972). Three patients (2, 3 and 6) performed poorly on this task (i.e., they omitted important details on the left side of their copy). It is important to note that, neglect patients' performance on this clinical neuropsychological evaluation supported a little or a mild form of neglect in visuo-spatial tasks. Control participants also completed the entire neuropsychological evaluation. In the Line Bisection Test, five of them showed a leftward bias (mean 3.2%), which is a well-known phenomenon named "pseudo-neglect" (Rueckert, Deravanesian, Baboorian, Lacalamita, & Repplinger, 2002).

2.3. Apparatus

All experiments were conducted on a 13-in. MacBook computer. The monitor was calibrated for luminance (brightness setting at 50% and contrast setting at 100%). It was set at a resolution of 1024 × 768 pixels and ran at a refresh rate of 60 Hz. The experimental stimuli were created with Matlab V.730 (Mathworks, Sherborn, MA, USA) and displayed with the PsychToolbox (V1.05; Brainard, 1997; Pelli, 1997).

2.4. Stimuli

All stimuli consisted of two-line segments joined at a point. The two lines formed one of three figures: an 'L', a 'T', or a '+'-sign, at different orientations: 0°, 90°, 180°, or 270° (Fig. 2). One line was colored in blue and the other one in red. They were displayed on a uniform white background (luminance set to 40 cd/m²). The length of the horizontal line was fixed, whereas the length of the vertical line varied from trial to trial. The size of the standard line (i.e., the horizontal line) could be 156 pixels (6° of visual angle) or 117 pixels (4.5° of visual angle). When the stimulus length was 156 pixels, the line width equaled 6 pixels (and when it was 117 pixels long, it equaled 8 pixels). The method of constant stimuli was used to manipulate the aspect ratio of the figure. In this method, instead of being presented in "ascending" or "descending" order, the levels of a certain property of the stimulus were not related from one trial to the next, but presented randomly. This prevented the participant from being able to predict the level of the next stimulus, and therefore reduced errors of habituation and expectation. Eleven aspect ratios (i.e., vertical length/horizontal length) were chosen equally spaced on a log-scale between 0.81 and 1.23 (an aspect ratio of one means that the vertical is equal in length to the horizontal).

2.5. Procedure

The experiment took place in the experimenter's office, which was illuminated by dim light coming from a window in front of the participants. It lasted for about 1 h; all patients were able to complete the experimental tasks (i.e., they were able to maintain their attention the whole time, Robertson, Tegnér, Tham, Lo, & Nimmo-Smith, 1995). The display was viewed from approximately 57 cm, although subjects were free to move their head. A trial began with the presentation of a small fixation cross in the center of the display area for 500 ms, followed by a blank screen for 500 ms. The stimulus was then presented for 1000 ms, binocularly (Prinzmetal & Gettleman, 1993), followed by a blank screen until the observer responded by

pressing a key. The next trial would then follow immediately.

Participants were asked one of two questions in separate blocks in random order: (1) is the blue line longer than the red one? (2) is the red line longer than the blue one? The advantage of this task was that participants were not focusing directly on the vertical-horizonal dimensions. In all cases, participants had to press the space bar to answer YES and not press it to answer NO (go/no-go task). A training set was presented before the session and no feedback was provided.

For each observer we measured first their red-blue judgment, and then we converted it into the percentage of times they responded that the vertical line was longer than the horizontal one.

In total, a session was composed of 704 stimuli presented in random order. We divided all configurations into four groups (see Fig. 2): the 'L' configuration (L1, L2, L3 and L4, top row; L2, L3 and L4 are obtained from L1 by turning it in steps of 90°), the vertical-'T' (T1 and T3, middle row), the horizontal-'T' (T2 and T4), and the '+'-sign configuration (P). To equate the number of judgments on each figure, for one presentation of the 'L' configuration, the 'T' configuration was presented two times and the '+'-sign four times. Participants ran two sessions, so they had to judge 1408 stimuli during the experiment. The 1408 trials were broken into 16 blocks of 88 trials each (20 judgments of each stimulus configuration), with resting breaks between blocks). Throughout the data collection, the experimenter sat on the opposite side of the computer monitor, at a location where she could monitor gaze direction. Before initiating each block, the experimenter ensured that the participant's gaze was directed to the center of the screen.

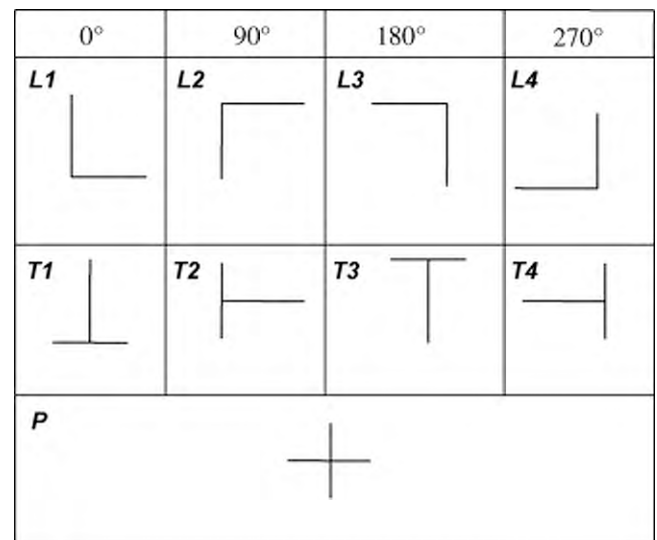


Fig. 2. Stimuli were grouped in four classes: the L-configuration at different orientations (L1, L2, L3 and L4; L2, L3 and L4 are obtained from L1 by turning it in steps of 90°), the horizontal-T configuration (T1 and T3), the vertical-T configuration (T2 and T4), and the "+"-configuration (P).

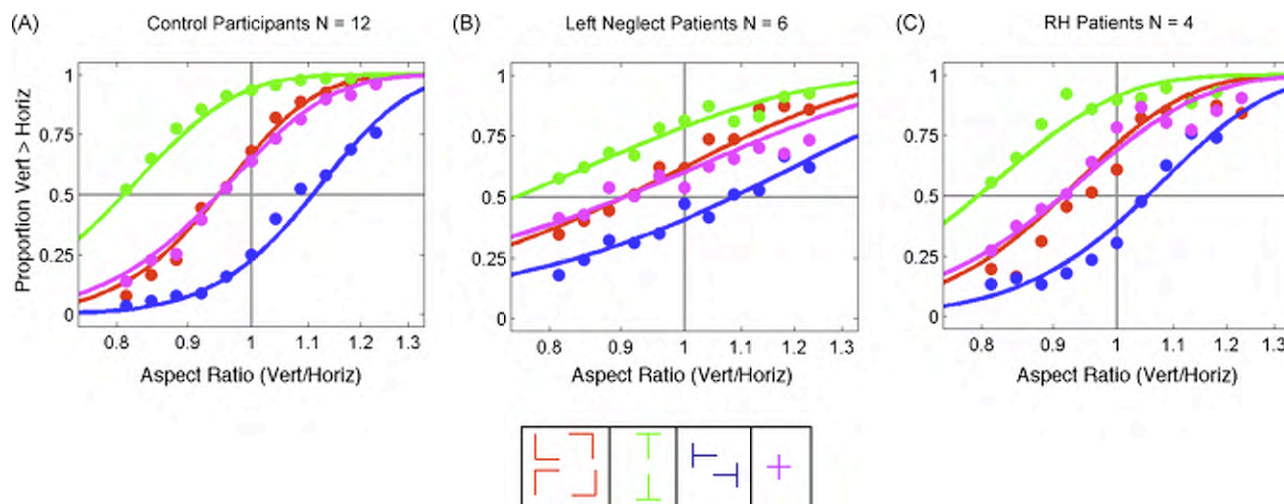


Fig. 3. Results for the four stimuli classes. The proportion of times the vertical segment was perceived longer than the horizontal is shown against the aspect ratio of the figure for the four classes of stimuli. Colours in the psychometric function represent the classes of stimuli shown in Fig. 2. Data were pooled across all control participants (A: $N=12$) left neglect patients (B: $N=6$) and right brain damaged patients without neglect (C: $N=4$).

For each observer and each configuration, we computed the point of subjective equality (PSE). The PSE corresponds to the length at which a comparison stimulus (for instance here the vertical line) is perceptually equal to the standard stimulus length (here the horizontal line). This value represents the required length of a vertical line for participants to respond that “the vertical line is longer” than the horizontal one on 50% of the presentations.

3. Results

Fig. 3 shows the proportion of times participants decided that the vertical segment was longer than the horizontal one, as a function of the aspect ratio, for each of the four configurations. The solid lines show the best fit of the late-noise model adjusted to the empirical data (Mamassian & de Montalembert, 2010). Data for our three groups of participants are well accounted for by our model. The model includes an anisotropy parameter ‘ a ’ that accounts for the length biases in the ‘L’-shaped and ‘+’-sign figures and predicts that both figures should have the same point of subjective equality (PSE). This prediction is satisfied for the control participants and patients (N- and RH-patients). The model also includes a bisection parameter ‘ b ’ that accounts for the difference between the horizontal-‘T’ and vertical-‘T’ figures and predicts that the vertical-‘T’ should lead to the strongest vertical–horizontal illusion. This prediction is also satisfied for our three groups of participants.

The magnitude of the illusion for the different classes of figures is determined by the position of the point of subjective equality to judge the length of the horizontal and vertical segments. For instance, if the horizontal segment of length 6° of visual angle is matched to a vertical segment whose length is 5.71° of visual angle, the magnitude of the illusion equals 5% (or equivalently a value of parameter ‘ a ’ equals to 1.05).

There is no difference between stimuli of different lengths so for the latter analyses we pooled all stimuli together ($\chi^2(1) < 1$, NS). For all participants (controls, N-patients and RH-patients), the magnitude of the illusion is maximal for the vertical-‘T’ configuration, namely around 20% of illusion. In other words, the vertical segment should be presented 20% shorter than its physical length in order to be perceived equal to the horizontal segment. For the horizontal-‘T’ configuration we find around -9% of illusion (i.e., the vertical line needs to be presented 9% longer than its physical length to be perceived equal to the horizontal one). Finally the magnitude of the illusion is equally important for the ‘L’-configuration and for the ‘+’-sign configuration and amounts to about 5% of illusion.

The magnitudes of the illusion were submitted to a repeated measure Analysis of Variance (ANOVA) with a between-subjects factor (*group*: patients versus control participants). On average, for control participants the anisotropy component (‘ a ’) corresponds to 5% of overestimation, whereas it corresponds to 11% of overestimation for neglect patients ($F(1,16) = 39.88$, $p < 0.0001$) and 10% of overestimation for RH patients (RH-patients versus control participants: $F(1,16) = 37.4$, $p < 0.0001$). The bisection component (‘ b ’) corresponds to 17% of overestimation for control participants and to 22% of overestimation for neglect patients ($F(1,16) = 35.37$, $p < 0.0001$) and 20% of overestimation for RH patients (RH-patients versus control participants: $F(1,16) = 29.14$, $p < 0.001$). Patients show an increment, significantly larger from those found for control participants, for both parameters studied.

An alternative way to interpret the data is to transform the parameter ‘ a ’ into a depth effect. If the length of the vertical line is overestimated because it is assumed to belong to a slanted plane, the perceived length equals approximately the physical length divided by the cosine of the slant angle. Following this reasoning, the magnitude of the illusion corresponds to a figure presented in a plane slanted by 18° for control participants, by 26° for neglect patients and by 25° for RH-patients.

The full model that describes the vertical–horizontal illusion contains three parameters; thanks to this model, sensitivity (represented by the uncertainty parameter, i.e., parameter ‘ c ’) can be clearly separated from bias (represented by the anisotropy and bisection components). Neglect and RH-patients present shallower psychometric functions than controls (see Fig. 3), but this result has no influence on the analysis of the biases underlying the illusion. This uncertainty parameter, which is proportional to the uncertainty to estimate the length of a segment, equals to 0.10 for control participants, 0.26 for neglect patients and 0.20 for RH-patients.

The next analysis targeted more specifically a potential impairment of neglect patients to process those stimuli that were oriented to the left. We therefore focus here on the ‘L’ figures and on the horizontal-‘T’ stimuli. Fig. 4 shows the proportion of times control participants (on the left), N-patients (on the middle) and RH-patients (on the right) decided that the vertical segment was longer than the horizontal one, as a function of the aspect ratio of the stimulus. We split the data in four categories: (1) the ‘L’ oriented to the right (the horizontal segment is to the right of the vertical one; see Fig. 2, L1 and L2), (2) the horizontal-‘T’ oriented to the right (Fig. 2, T2), (3) the ‘L’ oriented to the left (Fig. 2, L3

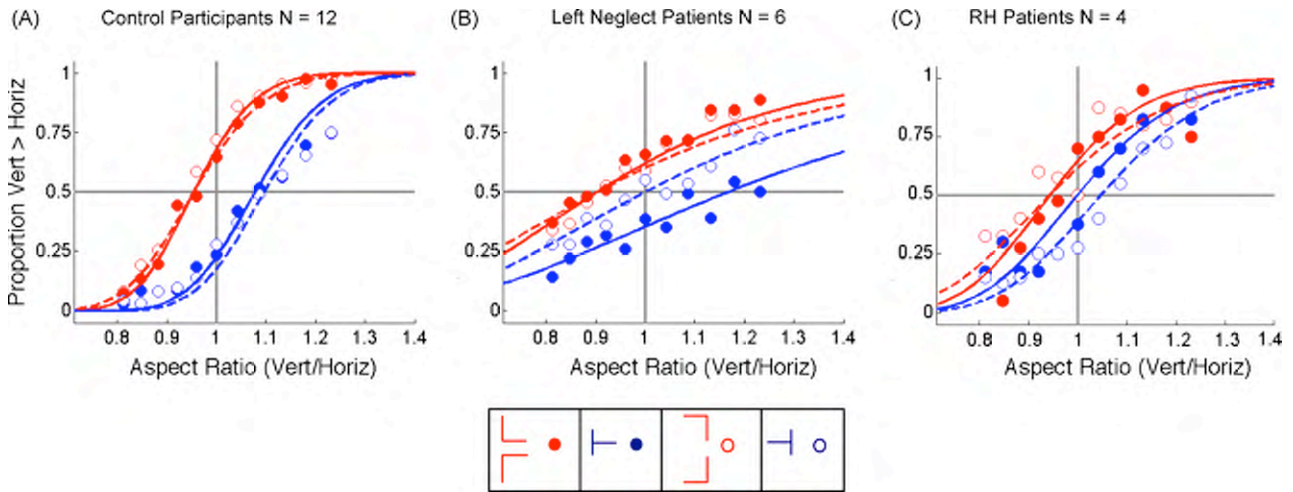


Fig. 4. Results for left and right oriented stimuli. The proportion of times the vertical segment was perceived longer than the horizontal one is shown against the aspect ratio of the figure for stimuli oriented to the left (open symbols) versus to the right (filled symbols), for the L-configuration (in red) and for the horizontal-T configuration (in blue). (A) Data for the control participants ($N=12$), (B) data for the left neglect patients ($N=6$) and (C) data for right brain damaged patients without neglect ($N=4$).

and L4), and (4) the horizontal-‘T’ oriented to the left (Fig. 2, T4). We found no difference between stimuli oriented to the left and to the right for the ‘L’-configurations, neither for control participants ($F(1,22)=3.03, p=0.10, NS$) nor for both groups of patients (neglect patients $F(1,10)=1.53, p=0.24, NS$; RH-patients $F(1,6)<1, NS$). In contrast, there was a difference for the ‘T’- configuration between stimuli oriented to the left versus to the right only for neglect patients ($F(1,10)=5.40, p<0.05$) whereas we did not find any such difference for control participants ($F(1,22)<1, NS$) and RH-patients ($F(1,6)<1, NS$).

The difference found for the left and right oriented horizontal-‘T’ configurations was examined more precisely with the help of our model (Fig. 5). For this purpose, we split parameter ‘b’ into three sub-components for each of the ‘T’ configurations of interest. First, ‘b1’ corresponds to the bisecting parameter for the vertical-‘T’ configurations (both upright and inverted). Then, ‘b2’ corresponds to the bisecting parameter for the horizontal-‘T’ configuration oriented to the right and ‘b3’ to the horizontal-‘T’ oriented to the left. For control participants and RH-patients, there were no differences between these three sub-components (for control participants: $t_{b1-b2}(20)=1.53, p=0.22, NS$; $t_{b1-b3}(20)=1.67, p=0.21, NS$; and $t_{b2-b3}(20)=2.24, p=1.17$; for RH-patients: $t_{b1-b2}(20)=1.24, p=0.18, NS$; $t_{b1-b3}(20)=1.92, p=1.03, NS$; and $t_{b2-b3}(20)=3.12, p=0.09$). For neglect patients, there were still no differences between parameters ‘b1’ and ‘b2’ ($t_{b1-b2}(20)=1.12, p=0.32$) and between

parameters ‘b1’ and ‘b3’ ($t_{b1-b3}(20)=2.24, p=1.17$). However, as we expected, there was a difference between parameters ‘b2’ and ‘b3’ ($t_{b2-b3}(20)=5.71, p<0.05$). In other words, the bisecting parameters for the horizontal-‘T’ configuration oriented to the right and for the horizontal-‘T’ configuration oriented to the left were significantly different only for neglect patients.

4. Discussion

The vertical–horizontal illusion is still poorly understood but it is now accepted that two parameters can explain why human beings have a tendency to overestimate vertical lines compared to horizontal ones of the same physical length (Künnapas, 1955). The first factor is a genuine anisotropy between vertical and horizontal segments, i.e., a bias to overestimate the vertical length. The second factor is a length bisection bias. According to this latter bias, a line that is bisected in two parts will appear shorter than if it were not interrupted. These two factors, orientation anisotropy and length bisection, provide a very good account of the magnitude of the illusion in various configurations of the illusion when the stimulus looks like a ‘T’, an ‘L’, or a ‘+’-sign, and for different stimulus orientations.

The anisotropy parameter was relatively small for both left neglect patients, right brain damaged patients without neglect and control participants (11, 10, and 5% of length mis-estimation) when it is compared to the bisecting parameter (22, 20, and 17%, respectively). Given that it is the anisotropy component that might be related to a 3D percept, this illusion might not be the best tool to investigate 3D perception in clinical cases. However, even if it turns out not to be a good tool to study 3D, it seems that the vertical–horizontal illusion could become a valuable test to investigate patients with little signs of left neglect.

Despite a large amount of research, there is still no clear consensus among clinicians regarding the methods of identifying neglect. Clinical tests of neglect have frequently been poor in terms of validation and standardisation. Bowen, McKenna, and Tallis (1999) found that the frequency of occurrence of neglect in patients with right brain damage ranged from 13 to 82%. The assessment method used was one of the main factors explaining the discrepancies between the different studies. In a recent work, Azouvi et al. (2002) investigated the sensitivity of different tests of neglect after a right hemisphere stroke. Their assessment battery includes several paper and pencil tests and they looked for related disorders such as anosognosia, extinction and personal neglect. They found that

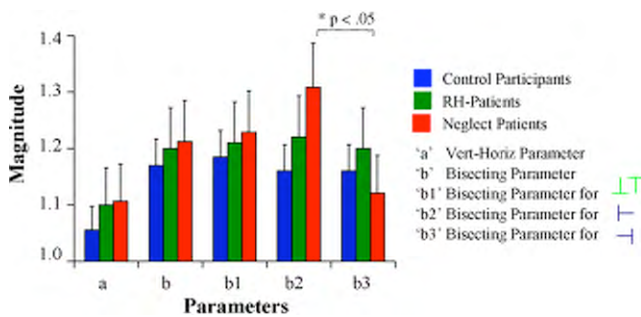


Fig. 5. Magnitude of the components of the illusion. We analyse the magnitude of parameter ‘b’ (i.e., the bisecting parameter) for each T-configuration (the vertical-T, the horizontal-T oriented to the left and the horizontal-T oriented to the right) for control participants (in blue), neglect patients (in red) and right brain damaged patients with no neglect (in green). A significant difference was only found between the bisecting parameter ‘b2’ (horizontal-T oriented to the right) and parameter ‘b3’ (horizontal-T oriented to the left) for neglect patients ($t_{b2-b3}(20)=5.71, p<0.05$).

about 85% of subacute right hemisphere stroke patients presented at least some degree of unilateral neglect, which was considered as clinically significant (moderate to severe) in 36.2% of cases. The presence of neglect was task dependent. Tasks including a strong visual component were the most sensitive, and the automatic rightward orientation bias seemed to be the best indicator of unilateral neglect. However, several tests were more likely to uncover evidence of neglect than a single test. Their neuropsychological battery is one of the most used in clinical evaluation of neglect currently in France and other countries. But this battery has two disadvantages; first, it is very long and time is short when testing neglect during a simple neuropsychological evaluation. Furthermore, this battery is not sensitive enough for patients who present little signs of neglect. Our results are interesting in the sense that we find a difference for one configuration of the stimulus (the horizontal-'T' configuration, oriented to the left *versus* to the right) for neglect patients who showed little signs of neglect, and no difference for right brain damaged patients without neglect. Therefore, the horizontal-'T' configurations of the vertical–horizontal illusion might be a useful tool to diagnose the clinical population of neglect patients showing little signs of neglect.

The specific impairment of neglect patients for some stimuli and not others is better understood in the light of our model that distinguishes anisotropy and bisection components to the vertical–horizontal illusion (Mamassian & de Montalembert, 2010). More specifically, we found a doubling of the magnitude of the anisotropy component in neglect patients relative to controls. In contrast, the bisection parameter was overall moderately larger in patients than in controls, but there was a large difference for neglect patients on this bisection parameter for the horizontal-'T' configurations oriented to the left *versus* to the right. We offer two interpretations to explain this difference.

The first interpretation involves an attentional draw towards line junctions in an image. The way lines intersect each other in an image is critical for image understanding and to infer 3D properties from the 2D images (Barrow & Tenenbaum, 1981; Rubin, 2001). For instance, 'T'-junctions are often associated with the occlusion of an object by another one, where the boundary of the occluded object is the stem of the 'T'. Because of their primary importance to interpret a 3D scene, junctions presented in the image would attract the observer's attention. When the junction is on the right side of the figure, as it is the case in the left-oriented horizontal-'T' stimulus, neglect patients might have a difficulty to disengage their attention from the junction to properly evaluate the distance to the end-point of the horizontal segment. Such a deficit of neglect patients to disengage their attention from right to left has been reported in the literature (Bartolomeo & Chorkon, 1999; Posner, Walker, Friedrich, & Rafal, 1984). It could also be a kind of ipsilesional hyperattention, because contralesional stimuli are not strictly unnoticed. Nevertheless, we supposed that the reason why 'L' figures oriented to the left do not trigger the same deficit might be that in these figures, the intersection is a degenerated junction and thus attracts attention less strongly.

The second interpretation involves the saliency of the horizontal segment and its strength in affecting the length judgment of the vertical line it bisects. When we analyzed the performance of neglect patients in the light of our model, we found that neglect patients presented a significant difference in the value of the bisection parameter for the horizontal-'T' configurations between the left and right oriented figures. The magnitude of the bisection parameter represents an under-estimation of the length of the bisected line. A difference in magnitude of this parameter may be interpreted as a difference in saliency between the bisecting and the bisected line: a highly salient bisecting line may increase the magnitude of the length bias, and reversely a highly salient bisected line may decrease its magnitude. Following this reasoning, a smaller

magnitude of the bisection parameter for the horizontal-'T' oriented to the left would indicate that neglect patients perceive the horizontal line with the appropriate length but that their representation of this line is too weak to have a very strong bisection effect on the vertical line. In contrast, when the horizontal-'T' is oriented to the right, the vertical line is less salient than the horizontal one, and the magnitude of the bisection effect increases. The reason why 'L' figures oriented to the left do not trigger the same deficit is very different from the previous interpretation. According to the second interpretation, 'L' figures do not present a different perception than controls simply because these figures are not subject to the bisection component of the illusion.

In summary, neglect patients differ from right brain damaged patients and control observers in the vertical–horizontal illusion only on very specific aspects of the illusion. In particular, neglect patients are not only different from controls when it comes to compare the length of lines at different orientations but they are behaving differently depending on the spatial configuration of the two lines. In addition, the effects reported here are robust and as such might be useful to detect even mild forms of neglect.

References

- Azouvi, P., Samuel, C., Louis-Dreyfus, A., Bernati, T., Bartolomeo, P., Beis, J., et al. (2002). Sensitivity of clinical and behavioural tests of spatial neglect after right hemisphere stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 73, 160–166.
- Bartolomeo, P., & Chorkon, S. (1999). Left unilateral neglect or right hyperattention? *Neurology*, 53, 2023–2027.
- Bisiach, E., Ricci, R., Lualdi, M., & Colombo, M. R. (1998). Perceptual and response bias in unilateral neglect: Two modified versions of the Milner Landmark Task. *Brain and Cognition*, 37, 369–386.
- Barrow, H. G., & Tenenbaum, J. H. (1981). Interpreting line drawings as three-dimensional surfaces. *Artificial Intelligence*, 17, 75–116.
- Bowen, A., McKenna, K., & Tallis, R. C. (1999). Reasons for the variability in the reported rate of occurrence of unilateral neglect after stroke. *Stroke*, 30, 1196–1202.
- Brainard, D. H. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, 10, 433–436.
- Buxbaum, L. J. (2006). On the right (and left) track: Twenty years of progress in studying hemispatial neglect. *Cognitive Neuropsychology*, 23, 184–201.
- Driver, J., & Mattingley, J. B. (1998). Attention and the crossmodal construction of space. *Trends in Cognitive Sciences*, 2, 254–262.
- Ferber, S., & Karnath, H.-O. (2001). Size perception in hemianopia and neglect. *Brain*, 124, 527–536.
- Finger, F. W., & Spelt, D. K. (1947). The illustration of the horizontal–vertical illusion. *Journal of Experimental Psychology*, 37, 243–250.
- Gainotti, G., Messerli, P., & Tissoni, R. (1972). Qualitative analysis of unilateral spatial neglect in relation to laterality of cerebral lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 35, 545–550.
- Gregory, R. L. (1991). Putting illusions in their place. *Perception*, 20, 1–4.
- Gregory, R. L. (1997). *Eye and brain: The psychology of seeing*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Heilman, K. M., Watson, R. T., & Valenstein, E. (2003). Neglect and related disorders. In K. M. Heilman & E. Valenstein (Eds.), *Clinical neuropsychology* (4th ed., pp. 296–346). New York: Oxford University Press.
- Karnath, H., Berger, M., Küver, W., & Rorden, C. (2004). The anatomy of spatial neglect based on voxelwise statistical analysis: A study of 140 patients. *Cerebral Cortex*, 14, 1164–1172.
- Kerkhoff, G. (2001). Spatial hemineglect in humans. *Progress in Neurobiology*, 63, 1–27.
- Künnapas, T. M. (1955). An analysis of the vertical–horizontal illusion. *Journal of Experimental Psychology*, 49, 134–140.
- Künnapas, T. M. (1957). The vertical–horizontal illusion and the visual field. *Journal of Experimental Psychology*, 53, 405–407.
- Mamassian, P., & Landy, M. S. (1998). Observer biases in the 3D interpretation of line drawings. *Vision Research*, 38, 2817–2832.
- Mamassian, P., & de Montalembert, M. (2010). A simple model of the vertical–horizontal illusion. *Vision Research*, 50, 956–962.
- Milner, A. D., & Harvey, M. (1995). Distortion of size perception in visuospatial neglect. *Current Biology*, 5, 85–89.
- Pelli, D. G. (1997). The Video Toolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 10, 437–442.
- Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., & Rafal, R. D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *Journal of Neuroscience*, 4, 1863–1874.
- Prinzmetal, W., & Gettleman, L. (1993). Vertical–horizontal illusion: One eye is better than two. *Perception & Psychophysics*, 53, 81–88.
- Robertson, I. H., Tegnér, R., Tham, K., Lo, A., & Nimmo-Smith, I. (1995). Sustained attention training for unilateral neglect: Theoretical and rehabilitation implications. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17, 416–430.

- Rousseaux, M., Beis, J. M., Pradat-Diehl, P., et al. (2001). Présentation d'une batterie de dépistage de la négligence spatiale. *Revue Neurologique*, 157, 1385–1400.
- Rubin, N. (2001). The role of junctions in surface completion and contour matching. *Perception*, 30, 339–366.
- Rueckert, L., Deravanesian, A., Baboorian, D., Lalamita, A., & Repplinger, M. (2002). Pseudoneglect and the cross-over effect. *Neuropsychologia*, 40, 162–173.
- Schenkenberg, T., Bradford, D. C., & Ajax, E. T. (1980). Line bisection and unilateral visual neglect in patients with neurologic impairment. *Neurology*, 30, 509–517.
- Valentine, C. W. (1912/1913). The effect of astigmatism on the horizontal-vertical illusion, and a suggested theory on the illusion. *British Journal of Psychology*, 5, 8–35.
- Von Collani, G. (1985). Retinal projection or size constancy as determinants of the horizontal vertical illusion. *Perceptual and Motor Skills*, 61, 547–557.
- Williams, P. A., & Enns, J. T. (1996). Pictorial depth and framing have independent effects on the horizontal-vertical illusion. *Perception*, 25, 921–926.
- Wolfe, U., Maloney, L. T., & Tam, M. (2005). Distortions of perceived length in the frontoparallel plane: Tests of perspective theories. *Perception & Psychophysics*, 67, 967–979.
- Woodworth, R. S. (1938). *Experimental psychology*. New York: Holt.

CHAPITRE 7

PERCEPTION 3D A PARTIR DE LA PERSPECTIVE LINEAIRE

« Une ligne rencontre une ligne. Une ligne évite une ligne. Aventures de lignes. Une ligne pour le plaisir d'être ligne, d'aller, ligne. Points. Poudre de points. Une ligne rêve. »

Henri Michaux (lettre sur l'œuvre de P.Klee, 1975).



L'école d'Athènes, Raphael, 1511.

I. Introduction

Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 3, le système visuel se base sur différents indices pour obtenir une perception tridimensionnelle stable du monde qui nous entoure. L'étude de l'illusion verticale-horizontale (Chapitre 6) nous a permis de rendre compte de deux facteurs engendrant une distorsion visuelle dans cette illusion, à savoir un paramètre d'anisotropie et un paramètre de bissection. Il est apparu que le poids du paramètre d'anisotropie, qui peut s'expliquer en terme de mauvaise interprétation 3D de l'image, était faible comparativement au paramètre de bissection (en moyenne 6% *versus* 17%), aussi bien chez les participants contrôles de notre expérience, que chez les patients cérébro-lésés. Dans cette nouvelle étude, nous avons voulu construire un stimulus plus réaliste et tenant compte des contraintes écologiques du monde qui nous entoure, afin de tester la perception de la profondeur, basée sur le jugement de taille relative verticale-horizontale. En incluant l'illusion verticale-horizontale dans ce stimulus plus concret et en accord avec les régularités

du monde physique environnant, nous voulions voir d'une part, si l'impression de profondeur induite par l'indice de perspective linéaire serait amplifiée chez des participants contrôles, et d'autre part, nous voulions analyser les effets d'une lésion pariétale au cours de ce jugement de taille.

De façon générale, la perspective – quelle que soit la forme qu'elle prenne – est issue du fait que lorsqu'un objet rigide s'éloigne en distance, sa taille diminue. Les différentes techniques de représentation en perspective ont donc toutes en commun l'intention de représenter la vue d'objets tridimensionnels sur une surface plane, en tenant compte de leur éloignement et de leur position dans l'espace par rapport à l'observateur (Figure 33). Différentes études réalisées par Tsutsui *et al.* (2001 ; 2002) ont mis en évidence que certains neurones du cortex pariétal inférieur chez le macaque sont sensibles à l'indice de perspective linéaire, dans des tâches de discrimination d'orientation de surfaces en profondeur.

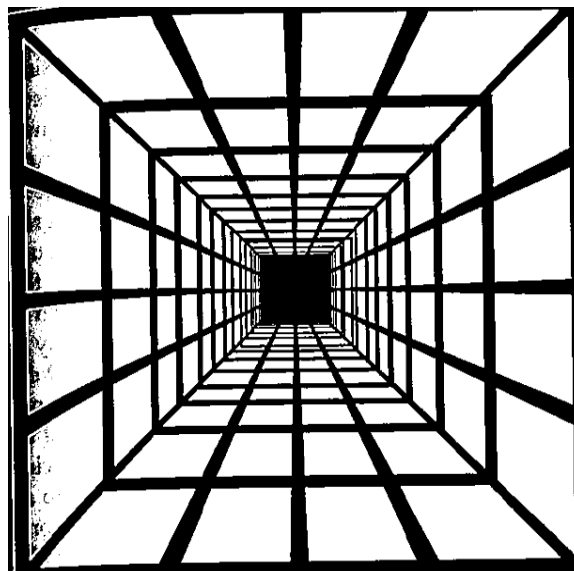


Figure 33 : *Perspective générale. Sur cette figure, tous les types de perspective sont représentés : la perspective linéaire, la hauteur et la taille relatives dans le champ de l'image, le gradient de texture (taille et densité) et les rapports de tailles longueur / largeur. Extraite de Howard, 2002.*

Dans l'expérience présentée ci-après, nous avons proposé à des participants contrôles d'effectuer un jugement de taille relative pour un stimulus présenté dans un plan incliné, et dont les caractéristiques 2D (*i.e.* la longueur d'un segment vertical par rapport à un segment horizontal) pouvaient être en accord ou non avec les caractéristiques 3D du même objet, données par les indices de profondeur. Plus que l'illusion verticale-horizontale présentée dans la deuxième étude de cette thèse, ce stimulus est en accord avec les données du monde

qui nous entoure, ce qui devrait nous permettre par la suite de manipuler différentes variables (ombre, mouvement) de perception 3D.

On suppose que les participants contrôles, du fait de l'intégrité de leur système de traitement des indices de profondeur, effectueront un jugement de taille basé sur l'indice de perspective linéaire perçue dans l'image, et qu'ils seront donc « biaisés » par cet indice, lorsque celui-ci procure une information différente de celle donnée par l'image 2D. *A contrario*, les participants cérébro-lésés droits, ne pouvant percevoir les différents indices de profondeur, ne devraient pas présenter de biais.

II. Méthode

A. Participants

Douze observateurs (10 femmes et 2 hommes ; âge moyen : 38,5 ans \pm 9,3 ans) ont participé à l'étude. Ils étaient tous droitiers. Aucun d'entre eux n'avait d'antécédent neurologique ou psychiatrique et tous avaient une vue normale ou corrigée. Deux patients cérébro-lésés (2 hommes ; âge moyen : 52,3 ans \pm 10,7 ans) après un accident vasculaire cérébral droit (ischémique ; temporo-pariétal) ont aussi réalisé l'expérience. Ils ne présentaient pas de troubles du champ visuel (en particulier, pas de négligence) et tous deux étaient droitiers. Par ailleurs, l'évaluation neuropsychologique ne révélait aucun trouble cognitif majeur.

B. Stimulus et Procédure

L'expérience se déroulait sur un ordinateur portable (MacBook, 13 pouces). L'écran était calibré pour la luminance (luminance : 50% ; contraste : 100%). La résolution de l'écran était de 1024x728 pixels et le taux de rafraîchissement de 60Hz. Les stimuli expérimentaux ont été créés à partir du logiciel Matlab V.730 (Mathworks, Sherborn, MA, USA) et présentés grâce à la PsychToolbox (V1.05 : Brainard, 1997 ; Pelli, 1997).

Le stimulus consiste en une matrice de six lignes sur six colonnes, que l'on a plissée afin que les observateurs en la regardant aient l'impression d'une surface ondulée ; sur cette surface on a dessiné une croix (une barre verticale et une barre horizontale de trois cases sur trois) qui peut avoir différentes tailles en fonction de la hauteur des lignes et de la largeur

des colonnes. En faisant varier le rapport lignes sur colonnes, on peut manipuler la taille de la croix et ainsi induire différents rapports de taille horizontale / verticale. La méthode des stimuli constants a été utilisée pour faire varier la taille relative de la barre verticale par rapport à la barre horizontale de la croix. Sept rapports de taille 2D (*i.e.* verticale / horizontale) ont été choisis (de 0.66 à 1.23), centrés autour de 1.0, avec un espacement équivalent sur une échelle logarithmique (un rapport de 1.0 indiquant que la taille de la barre verticale est égale à celle de la taille horizontale, en coordonnées 2D). Ces sept rapports de taille étaient donc manipulés dans le plan frontal. La taille du stimulus (et par conséquent de la croix à juger) est reliée à la géométrie induite par la perspective (et donc par l'illusion verticale horizontale). Pour la gamme de rapport 2D verticale / horizontale, le rapport en 3D était toujours supérieur à 1.0. Le nombre de cases restait fixe, seule la taille des cases était modifiée afin de faire varier le ratio longueur verticale / horizontale. Ainsi, pour certaines conditions, l'image 2D pouvait donner des informations de taille différentes de celles données en coordonnées 3D. Enfin, la croix pouvait prendre 12 positions différentes au sein de la surface (Figure 34).

La matrice était inclinée à 75° dans le plan frontal. La source lumineuse était simulée comme décalée de 20° en haut (à gauche), conformément aux études qui montrent un biais pour une source lumineuse préférentiellement décalée sur la gauche (*cf.* Chapitre 5 ; Mamassian & Goutcher, 2001). Ainsi, la réflectance (*i.e.* la proportion de lumière incidente réfléchi par la surface) de chacune des cases pouvait prendre la valeur de 1.0 (surface claire), ou de 0.8 (surface plus foncée). De plus, la surface apparaissait comme « ondulée », ou plissée (angle de corrugation : 20°). Le stimulus était présenté au centre d'un cercle blanc et le reste de l'écran était noir. La taille du stimulus était de 6.0 degrés d'angle visuel. La cible (la croix) sur laquelle devait s'effectuer le jugement avait une réflectance de 0.4.

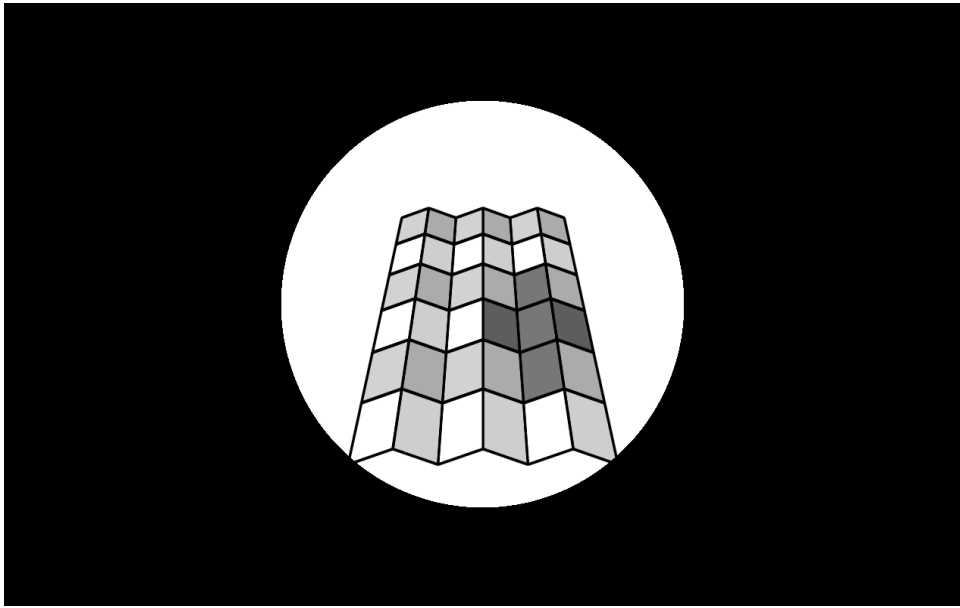


Figure 34 : Stimulus utilisé dans l'expérience. Les participants devaient effectuer un jugement de taille (2D) et dire si la barre verticale de la croix leur paraissait plus grande que la barre horizontale (ou inversement).

Les participants devaient effectuer un jugement (2D) et dire quelle barre (horizontale ou verticale), ils percevaient comme plus grande. Pour se faire, ils devaient répondre de façon randomisée à deux questions : (1) est-ce que la barre verticale est plus grande ? Ou (2) est-ce que la barre horizontale est plus grande ? Ils devaient donner leur réponse en cliquant sur la barre d'espace du clavier si la réponse était « oui », ou ne pas répondre dans le cas contraire (tâche go/no-go). Une session d'entraînement leur était proposée au préalable et aucun *feedback* durant l'expérience ne leur était donné. L'expérience durait environ une heure.

Au total, une session était composée de 168 essais (7 rapports de taille x 12 positions x 2 consignes) et chaque participant réalisait 3 sessions, soit un total de 504 jugements de taille. Après chaque session, le sujet pouvait faire une pause. Un essai était constitué de la façon suivante : une croix de fixation apparaissait au centre de l'écran pendant 300 msec, puis disparaissait pour laisser place au stimulus qui restait à l'écran pendant 1000 msec. Ensuite la surface disparaissait et seul le disque blanc et son contour noir restaient visibles. C'est à ce moment que le participant devait appuyer (ou non) sur la barre d'espace pour indiquer sa réponse (temps maximal de réponse : 3000 msec). Dès qu'il l'avait donnée, l'essai suivant démarrait.

III. Résultats préliminaires et conclusions

La Figure 35 représente la proportion de fois où le participant décide que la barre verticale est plus grande que la barre horizontale, en fonction du rapport de longueur (les 12 positions du stimulus confondues). La partie gauche expose les performances des 12 participants contrôles et la partie droite, les performances des deux patients cérébro-lésés droits.

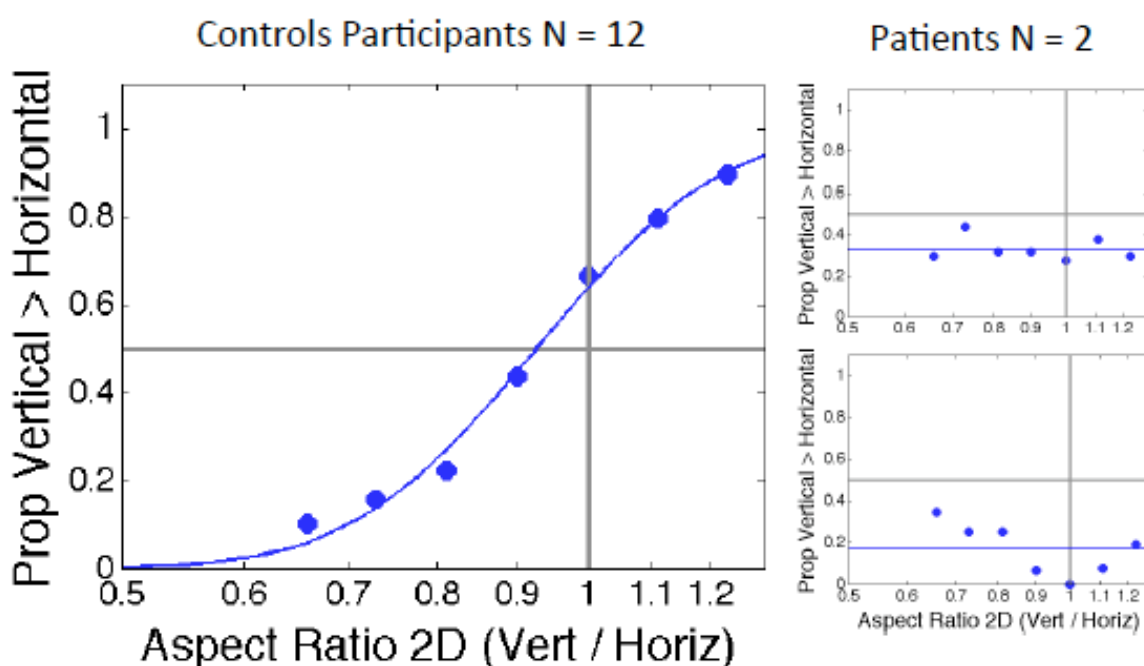


Figure 35 : Résultats : proportion de fois où les participants déclarent que la barre verticale est plus grande que la barre horizontale, en fonction du rapport de longueur (toutes positions de la croix confondues), à gauche pour les 12 participants contrôles, à droite pour les 2 patients cérébro-lésés droits.

Pour chaque participant et chaque condition, on calcule le point d'égalité subjective (PSE). Cette valeur correspond à la taille requise pour que la barre verticale soit perçue comme plus grande que la barre horizontale, pour 50% des estimations. Si aucune influence des indices de profondeur n'avait lieu, on devrait observer un PSE égal à 1.0. En compilant les données des 12 participants contrôles, on obtient en moyenne, une valeur égale à 0.93. Si l'on se réfère au modèle proposé dans la deuxième étude de cette thèse sur l'illusion verticale-horizontale (Mamassian & de Montalembert, 2010), dans le cas d'une croix, le rapport verticale sur horizontale au point d'égalité subjective est égal à 1 divisé par le facteur d'anisotropie.

$$\left(\frac{v}{h}\right)_{PSE} = \frac{1}{a}$$

Dans ce cas présent, le facteur d'anisotropie – et donc le biais de perception en profondeur induit par l'indice de perspective linéaire – est donc égal à (1 divisé par 0.93) 7.5%. Comparativement au biais observé pour l'illusion verticale-horizontale dans sa forme « simple » (deuxième étude de cette thèse), qui était d'environ 6% pour les participants contrôles, on n'observe pas de différence avec ce stimulus plus réaliste et tenant compte des caractéristiques physiques du monde environnant. Les participants contrôles sont donc biaisés par ces indices 3D, quand bien même aucune indication dans la consigne ne leur demandait de les prendre en compte, mais malgré l'utilisation d'un stimulus plus concret, nous n'avons pas réussi à accroître la perception de profondeur pour ce jugement de taille.

Aucun calcul n'a pu être réalisé chez les patients, ceux-ci présentant des performances très aléatoires. Un examen minutieux de leurs performances ainsi qu'un entretien post-expérience révèle qu'aucun n'a réellement compris la consigne qui lui était demandée. Les patients semblent avoir des difficultés d'une part à analyser l'ensemble du stimulus et à ségréger la cible (*i.e.* la croix) du reste du stimulus (*i.e.* la surface ondulée en profondeur) et, d'autre part, à réaliser le jugement de longueur dans le temps imparti (3 secondes)¹⁰. L'objectif secondaire de cette expérience qui était de manipuler différents indices de perception de la profondeur (ombre, mouvement) afin d'observer comment des patients cérébro-lésés intègreraient ces différents indices n'a donc pu être réalisé ; il reste néanmoins que ce stimulus, plus réaliste et en accord avec les indices perceptifs qui nous entourent, apparaît comme un outil intéressant pour étudier de façon plus précise la manière dont les différents indices de profondeur interagissent.

¹⁰ Pour rappel, le jugement effectué par les participants est un jugement basé sur l'interprétation 2D du stimulus et non une estimation de taille relevant de l'interprétation 3D des indices présents.

CHAPITRE 8

PERCEPTION TEMPORELLE, NEUROPSYCHOLOGIE ET PSYCHIATRIE

« Au fond de ses yeux adorables je vois toujours l'heure distinctement, toujours la même, une heure vaste, solennelle, grande comme l'espace, sans divisions de minutes ni de secondes, une heure immobile qui n'est pas marquée sur les horloges, et cependant légère comme un soupir, rapide comme un coup d'oeil. »

Charles Baudelaire, « L'horloge », Le Spleen de Paris, 1944.



Montre molle, Salvador Dali

I. Perception temporelle et clinique

A. *Le temps du patient et le temps du psychologue*

Le Chapitre 4 de cette thèse nous a permis, à partir de différents travaux : expérimentaux, physiologiques et en neuroimagerie, de rendre compte des connaissances actuelles sur les mécanismes, et les structures cérébrales, impliqués dans la perception du temps.

Le (neuro)psychologue est constamment confronté à la manière dont les patients qu'il prend en charge perçoivent le temps. Il suffit de les interroger pour s'apercevoir que leur manière d'estimer *a priori* le temps est différente de la nôtre et il semble que cette différence soit à la fois la conséquence du trouble neurologique en lui-même (*i.e.* d'une lésion cérébrale

ou d'un déficit dans un neurotransmetteur en particulier) et de la manière dont, « cognitivement », le patient analyse la durée. En effet, lorsqu'un trouble neurologique survient ou qu'une maladie chronique est diagnostiquée, un changement dans la perception des événements temporels s'opère, le passage des jours se dilate ou au contraire se rétrécit et la capacité à se projeter dans un futur, proche ou lointain, devient impossible. Pour qui travaille auprès de ces patients, il est flagrant qu'en fonction de l'évolution de la pathologie, la perception du temps change. En général, les patients ont des perceptions variables de la manière dont le temps passe, en fonction des circonstances, de leur pathologie, et de l'évolution de celle-ci. La durée d'un examen médical douloureux sera surestimée tandis que l'appréhension que suscite cet examen donnera au patient l'impression que le temps qui le sépare de celui-ci est trop rapide. Pour les patients souffrant de maladie chronique, comme la sclérose en plaque, le psychologue est rapidement amené à modifier sa façon de penser l'écoulement du temps, et de passer d'un temps linéaire à un temps cyclique : d'une poussée à une autre, d'une injection à une autre et la question de la durée ne se pose plus en terme de « quand je sortirais de l'hôpital, je pourrais... », mais « combien de temps avant que ...? ».

B. Différents intervalles temporels

Lorsqu'on réalise une revue de la littérature sur la perception du temps, et ce d'autant plus avec des populations cérébro-lésées, il faut garder en tête l'intervalle de temps que l'on souhaite étudier. En effet, l'être humain est confronté à de multiples intervalles, depuis des durées très longues (rythmes circadiens, par exemple) à des durées très brèves (transmissions synaptiques, par exemple) (*e.g.* Buonomano, 2007). L'être humain a, en général, l'impression que le temps physique est un continuum qu'il peut ségréger en autant d'unités, de durées variables, qu'il le souhaite. Le champ de la perception temporelle s'est largement intéressé aux intervalles de temps compris entre une centaine de millisecondes et quelques secondes ; les intervalles de temps supérieurs à la minute étant surtout étudiés dans le champ de la psychologie animale. « La seconde » fait l'objet d'une abondante littérature en psychologie humaine, sans doute car elle est reliée à des processus fondamentaux comme la parole, la coordination motrice fine, et la perception musicale. De nombreux travaux se sont penchés sur la distinction entre des intervalles de temps supérieurs ou inférieurs à une seconde (*e.g.* Penny & Vaitilingam, 2008). Cette distinction repose sur le fait que pour certains auteurs, les processus impliqués dans des durées brèves sont purement « sensoriels », ou qu'ils bénéficient de traitements automatiques, tandis que les processus impliqués dans des durées plus longues nécessitent le recours à des traitements cognitifs de plus « haut niveau » (*e.g.* Hellström & Rammsayer, 2004). Cette distinction fait

écho à celle développée par Fraisse (1984) entre, d'une part, la « perception temporelle » et, d'autre part, « l'estimation temporelle ». Cependant, bien que cette dichotomie autour de la seconde reste arbitraire, il semble correct de penser qu'il existe un moment dans le *continuum* temporel pour lequel le sujet pourra bénéficier d'une stratégie de segmentation du temps. Le but d'une telle stratégie de segmentation est de diviser un intervalle temporel en portions temporelles plus courtes et de même durée. La littérature sur la perception temporelle tend ainsi à distinguer les études où le sujet est explicitement amené à utiliser une telle stratégie, *versus* celles où on lui demande de l'inhiber (*e.g.* Grondin & Killen, 2009). Ainsi, certains auteurs observent que pour des durées entre 1 et 2 secondes, la fraction de Weber n'est pas constante¹¹ (*cf.* Chapitre 4).

La rencontre du psychologue avec ces patients, cérébro-lésés ou avec une pathologie chronique – neurologique ou psychiatrique, l'oblige donc à s'interroger sur les causes, mais aussi sur les conséquences, fonctionnelles, de ces troubles dans l'estimation de durées. Quelle conséquence peut-il y avoir à présenter un trouble dans l'estimation d'une durée de quelques millisecondes ou de l'ordre de la seconde? C'est alors notre capacité à interagir avec autrui, à communiquer, à nous adapter en temps réel à notre environnement (traverser une route, par exemple) qui sera problématique. Qu'en est-il lorsque le trouble concerne des durées plus grandes, de l'ordre de la minute ou de l'heure? C'est notre mémoire épisodique de l'événement qui sera perturbée (depuis combien de temps cela a-t-il eu lieu? quelle en a été sa durée?). Il y a donc un aspect fonctionnel qui correspond à chacune de ces échelles temporelles et il faut se demander si les troubles observés chez les patients cérébro-lésés, ou dans le cas de pathologies chroniques ou psychiatriques, dépendent d'un déficit sur une de ces échelles temporelles en particulier, ou bien sont la conséquence d'un trouble générique global. Répondre à ces questions pourra permettre, dans un premier temps, de mieux comprendre les substrats neuronaux sous-jacents aux mécanismes de perception temporelle et, dans un second temps, de mieux appréhender certains déficits, cognitifs et neurobiologiques, observés dans ces pathologies.

II. Le temps en neuropsychologie

Du fait de l'implication des réseaux neurobiologiques dans la perception du temps (notamment dopaminergiques), les premières études en neuropsychologie sur l'estimation

¹¹ Pour rappel, la fraction de Weber représente la relation fonctionnelle entre la variabilité (ou différence de seuils) et la magnitude d'un stimulus (ou d'un intervalle, dans le cas de la perception temporelle) (Killen & Weiss, 1987); dans sa forme la plus stricte, cette relation est linéaire et la variabilité du ratio est constante.

temporelle ont examiné les effets de ces dysfonctionnements dopaminergiques, chez des patients atteints de la maladie de Parkinson, sur leurs capacités d'estimation du temps. Ainsi, Pastor, Artieda, Jahanshahi et Obeso (1992) ont comparé les performances de patients à celles de participants contrôles dans une série de tâches de reproduction de durées comprises entre 3 et 27 secondes. Les résultats révèlent que les patients sous-estiment les durées dans la tâche d'estimation verbale et surestiment les durées dans les tâches de reproduction par rapport aux participants contrôles. Selon les auteurs, les résultats traduisent un ralentissement de l'horloge interne dû à une déplétion dopaminergique des patients.

D'autres recherches suggèrent qu'il existe une relation entre les performances temporelles de ces patients et les modifications d'attention et de mémoire associées à cette maladie. Riesen et Schnider (2001) ont montré que les patients sous traitement dopaminergique font un plus grand nombre d'erreurs que les participants contrôles dans une tâche de discrimination de durées brèves de 1 à 2 secondes, alors que leurs performances ne diffèrent pas de celles de participants contrôles dans une tâche d'estimation verbale de durées comprises entre 12 et 48 secondes. Les auteurs interprètent ces résultats en référence aux différents systèmes de mémoire impliqués dans les gammes de durées courtes et longues. La mémoire à long terme, généralement préservée chez les patients atteints de la maladie de Parkinson, leur permettrait d'estimer sans difficulté les durées longues alors que l'altération de la mémoire de travail et des processus attentionnels chez ces patients expliquerait les déficits de discrimination pour les durées brèves.

Par ailleurs, il existe aussi des déficits du jugement temporel chez des patients atteints d'amnésie et d'épilepsie temporale. Dans ce dernier cas, les résultats mettent en évidence un déficit systématique du traitement temporel rapide (inférieur à 100 msec) en présence d'une lésion temporale gauche, qui ne se manifeste pas en présence d'une lésion identique à droite (Ehrlé, Samson, & Baulac, 2001), chez des participants n'ayant pas de déficits importants au niveau du langage (aphasie, dyslexie). Ces données seraient compatibles avec l'existence d'une asymétrie cérébrale dans le traitement temporel.

L'étude du rôle différentiel des hémisphères cérébraux dans le traitement du temps a également été abordée à partir de patients présentant des lésions unilatérales focales (pré ou post centrales) d'origine vasculaire. Ainsi, Kagerer, Witmann, Szélag et Steinbuchel (2002) ont comparé l'effet des lésions cérébrales droites ou gauches sur la reproduction de durées de 1 à 5.5 secondes. D'une manière générale, les résultats démontrent que la reproduction des durées inférieures de 2 à 3 secondes est plus précise que celle des durées plus longues, remettant en question l'existence d'une relation linéaire entre les durées subjectives et objectives qui caractérisent la théorie du temps scalaire. De plus, les patients présentant une

lésion cérébrale dans l'hémisphère droit, en particulier des aires pré-centrales, sont déficitaires dans la reproduction des durées supérieures à 2 ou 3 secondes par comparaison aux participants contrôles et aux patients présentant des lésions cérébrales post-centrales gauches. Bien qu'un trouble de l'attention puisse expliquer en partie ce déficit d'estimation temporelle, cette hypothèse semble peu probable selon les analyses réalisées par les auteurs. Ces résultats suggèrent donc que l'intégrité des structures hémisphériques droites, notamment du lobe frontal, est nécessaire à la reproduction d'intervalles supérieurs de 2 à 3 secondes. Nous allons à présent voir de façon plus précise comment des patients, après lésion vasculaire ayant entraîné des signes de négligence spatiale, jugent différents événements temporels, de durées inférieures à la seconde.

III. Perception temporelle dans la négligence spatiale unilatérale

La composante spatiale de la négligence unilatérale est manifeste, aussi bien dans le comportement spontané des patients en situation écologique, que lors des épreuves dirigées de type papier-crayon. La recherche dans ce domaine s'est donc tout naturellement principalement focalisée sur cette « spatialité » (e.g. Halligan, Fink, Marshall & Vallar, 2003 ; voir aussi Chapitre 2 de cette thèse). Moins évidents, mais tout aussi importants, les aspects de temporalité ont fait l'objet ces cinq dernières années d'un intérêt toujours plus vif. En comparaison avec la cognition spatiale, peu de choses sont encore connues sur la neuropsychologie du temps et plusieurs questions se posent quant aux rapports entre négligence et perception temporelle : (1) les difficultés de perception / représentation temporelle dans la négligence sont-elles le reflet d'un unique mécanisme qui serait perturbé ou bien sont-elles à mettre en relation avec la perturbation de différents systèmes temporels ? (2) Est-ce que les troubles de perception temporelle sont liés aux désordres spatiaux ? (3) Qu'en est-il de la contribution des désordres temporels à la négligence *per se* ? Bien que la littérature sur la négligence spatiale unilatérale se soit fortement focalisée sur les mécanismes spatiaux, nous tenterons dans ce chapitre de résumer les principales données issues de la littérature récente dans le domaine temporel.

A. Perception temporelle de durées brèves (< 200msec)

Bien que nous ayons l'impression d'un monde visuel stable et cohérent, nos yeux bougent constamment, produisant de plus ou moins larges saccades (Resink, 2000). Dans le

cortex visuel primaire, l'image rétinienne est reconstruite à chaque nouvelle saccade, « ré-écrivain » d'une certaine manière toutes les données antérieurement collectées par une précédente saccade. Sans *re-mapping* pour maintenir et re-localiser l'activité neuronale correspondant à ces données, il n'y aurait pas de perception visuelle d'un monde unifié : il apparaîtrait comme une suite de séquences visuelles non-intégrées entre elles, à différentes localisations spatiales (Pisella & Mattingley, 2004). La notion de temporalité apparaît donc à deux moments lors de cette suite de saccades oculaires : (1) le temps passé à fixer une cible (durée de fixation) et (2) le temps nécessaire à programmer la saccade suivante. Ces deux temps doivent interagir entre eux, or ils ne se situent pas sur la même échelle temporelle, le premier s'exprimant en secondes alors que le second est de l'ordre de la milliseconde. Quelle information est potentiellement déficitaire lorsqu'une lésion affecte de façon plus générale la perception temporelle ?

Il existe, par exemple, des déficits dans le *re-mapping* de scènes chez les patients négligents (négligence gauche) ainsi que le suggèrent certaines études (Duhamel *et al.*, 1992 ; Heide *et al.*, 1995 ; Pouget *et al.*, 2010). Dans le paradigme expérimental qu'ils utilisent, deux cibles (A et B) sont flashées de façon séquentielle et doivent être fixées *via* deux saccades consécutives, depuis un point de fixation vers A, puis de A à B. Lorsque l'intervalle de temps entre l'apparition des deux cibles est inférieur à 200 msec, la génération précise d'une deuxième saccade requiert un *re-mapping*. Duhamel *et al.* (1992) et plus récemment Pouget *et al.* (2010) ont montré que ce processus de *re-mapping* était déficitaire chez des patients négligents (*i.e.* cas unique de patient pour les deux études), après lésion fronto-pariétale droite dans l'étude de Duhamel *et al.*, et après lésion du corps calleux pour l'étude de Pouget *et al.* Leurs patients réussissaient la tâche lorsque les cibles étaient flashées dans un premier temps dans le champ visuel droit, puis dans le champ visuel gauche. Par contre, lorsque la première cible flashée est dans le champ visuel gauche, leurs patients avaient une première saccade correcte, mais ne parvenaient pas à réaliser la deuxième saccade (*i.e.* *re-mapping*) – ou celle-ci était considérablement ralentie, quand bien même cette saccade devait être réalisée du côté ipsi-lésionnel.

En examinant des patients avec diverses lésions unilatérales, Heide *et al.* (1995) montrent qu'à la fois des lésions gauches et droites du cortex pariétal postérieur induisent des erreurs lors de doubles saccades. Dans leur étude, chaque paire de cibles était localisée soit dans le même hémichamp, soit dans un hémichamp différent. Ils observent qu'à la fois les patients avec lésion gauche et ceux avec lésion droite ont un pourcentage plus élevé d'erreurs lorsqu'ils doivent réaliser des doubles saccades qui demandent de croiser la ligne médiane. De plus, les patients avec lésion droite (qui tous présentaient une négligence spatiale) avaient significativement plus d'erreurs dans la condition où la double saccade avait lieu dans l'hémichamp gauche. Pisella et Mattingley (2004) proposent un modèle pour

expliquer ce phénomène. D'après eux, lorsqu'une lésion touche le cortex pariétal postérieur gauche, toute saccade dirigée vers le champ visuel gauche ou droit, résulte d'un défaut de *re-mapping* qui affecte la représentation du champ visuel situé du côté opposé à la direction de la saccade. Par contre, lorsque la lésion survient au niveau du cortex pariétal postérieur droit (*i.e.* patients avec une négligence), l'orientation de saccades vers la gauche ou vers la droite induit des conséquences différentes : après une saccade dirigée vers la droite plus aucune attention n'est portée au champ visuel gauche, tandis qu'une orientation de la saccade vers la gauche entraîne une inattention pour les objets situés dans les deux héli-champs, sans asymétrie attentionnelle.

B. Perception temporelle et effets attentionnels

1. Attentional blink

Des individus sans lésion neurologique peuvent expérimenter une perte sélective d'attention temporelle et être de ce fait incapables d'identifier une cible visuelle (Duncan, Humphreys & Ward, 1997 ; Shapiro, Arnelle & Raymond, 1997). Ce phénomène est connu sous le nom d' « *attentional blink* », et il est généralement attribué à une incapacité, pour un sujet, à retenir une représentation « utile » d'une deuxième cible, après avoir fait attention à une première cible¹². L' « *attentional blink* » est une réponse comportementale qui montre que la sélection d'une information visuelle pertinente à partir d'une présentation rapide d'images est, par nature, épisodique. La sélection d'une cible visuelle pertinente (C1) présentée rapidement dans une succession d'images, entraîne une capacité réduite à sélectionner une deuxième cible (C2), si cette dernière survient moins de 400 msec après la première (*i.e.* elle apparaît masquée).

Une procédure standard pour quantifier cette perte d'attention temporelle est appelée « RSVP » (pour *Rapid Serial Visual Presentation*) où une série de lettres est présentée de façon successive et rapide aux sujets. Toutes les lettres de la séquence sont noires exceptée une qui est blanche. Cette cible blanche est le premier stimulus auquel le participant doit faire attention. Cette cible peut parfois être suivie d'un « X » noir (deuxième cible). Un délai de 400 msec est nécessaire entre les deux stimuli afin que les participants sains puissent les rapporter tous les deux. En utilisant cette procédure standard, Husain et Nachev (1997) montrent que les patients négligents ont un « *attentional blink* » beaucoup plus sévère, qui

¹² Le phénomène d' « *attentional blink* » a fait l'objet de très nombreuses études ; pour une revue de questions récentes sur le sujet voir, par exemple, Kouider et Dehaene, 2007.

de dure environ trois fois plus longtemps que celui des participants sains. Dans leur étude, Husain et Nachev (1997) présentent les cibles à une seule localisation centrale. Hillstrom *et al.* (2004) font eux varier la position de la seconde cible : même si la première cible était toujours en position centrale, la deuxième cible pouvait apparaître dans l'hémi-champ périphérique gauche ou droit. De façon intéressante, ils observent que leur patient avec négligence gauche présente un « *attentional blink* » prolongé dans l'identification du second stimulus, quand celui-ci apparaît dans le champ controlésionnel, un « *attentional blink* » de durée « normale » quand il apparaît de façon centrale et pas d' « *attentional blink* » (par rapport aux participants contrôles) quand le stimulus apparaît du côté ipsi-lésionnel. Ces résultats suggèrent que la dynamique temporelle de ce processus attentionnel pourrait être accrue pour des stimuli ipsilésionnels et significativement détériorée lorsque les stimuli apparaissent du côté controlésionnel. Cet effet serait compatible avec les études antérieures qui font état d'une sorte d'hyper-attention pour des stimuli présentés à droite *versus* à gauche (e.g. De Renzi, Gentilini, Faglioni & Barbieri, 1989 ; Gainotti, D'Erme & Bartolomeo, 1991 ; Smania *et al.*, 1998) et empêcherait de ce fait toute anticipation d'un stimuli ipsilésionnel.

L'existence d'un gradient spatio-temporel dans l'allocation attentionnelle pourrait donc expliquer, en partie, les distorsions observées chez les patients négligents qui doivent évaluer les durées temporelles. Par exemple, Basso, Nichelli, Frassinetti et Di Pellegrino (1996) ont étudié la perception temporelle pour différentes localisations spatiales chez un patient qui présentait une négligence spatiale gauche sévère. Ce patient avait tendance à sur-estimer la durée des stimuli présentés sur sa gauche, tandis qu'il sous-estimait la durée de ceux présentés à droite. Cette distorsion était retrouvée à la fois pour une tâche de comparaison de durées – pour des intervalles de 300 à 700 msec, mais aussi dans une tâche de production de durée (1000 msec).

2. Prior entry

De nombreuses études rapportent que lorsque, de façon endogène, un sujet focalise son attention sur l'arrivée d'un stimulus –auditif ou visuel, un phénomène appelé « *prior entry* » entre en jeu et induit une détection plus rapide de ce stimulus (de façon spécifique à la modalité d'entrée du stimulus ; voir pour une revue récente Spence & Parise, 2010).

Dans cette ligne de recherche, grâce à l'utilisation d'un paradigme de jugement d'ordre temporel (*TOJ*), Rorden, Mattingley, Karnath et Driver (1997) observent que les patients négligents semblent incapables de détecter la simultanéité de deux événements. Dans leur étude, ils présentent aux patients deux événements visuels, qui apparaissent de

chaque côté d'un point de fixation central, à différents moments temporels, de façon synchrone ou asynchrone. Leur tâche est de dire lequel des deux événements est apparu en premier, celui de gauche ou celui de droite, tout en maintenant leur attention fixée sur le point central. De façon relativement constante, les participants sans lésion neurologique ont un jugement sûr pour des durées où l'asynchronie entre les événements est supérieure à 40 msec. Les patients négligents, eux, ont tendance à toujours rapporter le stimulus ipsilésionnel comme apparaissant le premier, quand bien même le stimulus controlésionnel est présenté 200 msec, voir davantage, avant le stimulus ipsilésionnel (Karnath, Zimmer et Lewald, 2002).

Ces études sur la perception de la simultanéité temporelle chez les patients négligents font échos à celles sur le phénomène d'extinction visuelle chez ces mêmes patients, études qui, à ce jour, ne permettent pas encore d'expliquer de façon formelle les mécanismes sous-jacents à ce symptôme (e.g. Becker & Karnath, 2007). Des travaux récents ont donc examiné la composante temporelle de l'extinction chez les patients cérébro-lésés droits, avec ou sans négligence, ainsi que nous allons le voir plus précisément dans la suite de ce chapitre (e.g. Cate & Behrmann, 2000 ; Rorden *et al.*, 2009).

C. Extinction (temporelle) visuelle

L'extinction visuelle est un symptôme fréquemment retrouvé après une lésion du cortex pariétal postérieur (Becker & Karnath, 2007) et peut être pensée comme une forme extrême de « *prior entry* » (i.e. un déficit plus prononcé). En effet, un patient avec extinction visuelle détectera correctement un stimulus unique présenté dans son héli-champ gauche ou son héli-champ droit, mais ne rapportera que le stimulus ipsilésionnel lorsque deux stimuli sont présentés de façon bilatérale. Un paradigme classique pour tester l'extinction visuelle dans la clinique est la « double stimulation simultanée » où deux cibles sont présentées simultanément (e.g. le clinicien remue, l'un après l'autre, puis simultanément ses index de part et d'autre de la tête du patient, Azouvi *et al.*, 2002). Une hypothèse implicite de cette évaluation de l'extinction est que celle-ci sera d'autant plus sévère que les stimuli sont présentés de façon complètement synchrone.

La première étude qui a directement étudié cette hypothèse d'une extinction maximale lorsque la double stimulation est simultanée est celle de di Pellegrino, Basso et Frassinetti (1997). Dans leur recherche, réalisée sur un unique patient, des paires de stimuli visuels sont présentées, avec un délai variable entre les deux stimuli. Ils observent que l'extinction est maximale quand les stimuli sont parfaitement simultanés. De façon identique

aux travaux de di Pellegrino *et al.* (1997) et Rorden *et al.* (1997), Baylis, Simon, Baylis et Rorden (2002) montrent l'importance de la simultanéité dans le phénomène d'extinction visuelle. Ils observent également que le stimulus controlésionnel doit être exposé avec un délai supérieur à 200 msec pour que les patients puissent le juger comme étant apparu en premier. Quelle que soit la condition expérimentale, ils remarquent une extinction maximale quand les stimuli sont présentés objectivement de façon simultanée.

A contrario de ces études, Cate et Behrmann (2002) constatent une extinction maximale lorsque le stimulus ipsilésionnel précède le stimulus controlésionnel. Dans leur étude, les deux stimulations pouvaient se trouver soit dans le même héli-champ, soit dans chaque héli-champ, et ce pour des durées plus ou moins synchrones. Bien que l'on remarque une grande variabilité dans leurs résultats en fonction des patients, certaines conclusions peuvent en être tirées. Ainsi, deux de leurs patients ont une extinction maximale lorsque le stimulus ipsilésionnel est montré entre 300 et 500 msec avant le stimulus controlésionnel. Leurs résultats sont moins cohérents en fonction de l'emplacement de présentation des stimuli (même héli-champ ou non) ; ainsi pour un de leur patient, le phénomène d'extinction n'a pu être observé que lors de la présentation dans le même héli-champ, tandis que pour d'autres patients le phénomène était observé dans les deux conditions.

Résumé

D'une façon générale, les études sur la perception temporelle chez des patients cérébro-lésés et présentant des signes de négligence montrent une différence selon que les cibles à détecter et / ou estimer temporellement sont présentées du côté ipsi ou controlésionnel. Ainsi, les tâches de bissection, de comparaison, d'estimation ou de reproduction de durées, de même que celles impliquant une (a)synchronie entre les stimuli, indiquent un traitement plus efficace et plus rapide lorsque ces cibles sont présentées du côté ipsilésionnel. De la même façon, le symptôme d'extinction que l'on retrouve fréquemment chez ces patients, apparaît comme une forme extrême de « *prior entry* ». Enfin, le déficit temporel est retrouvé de façon majoritaire pour des durées inférieures ou de l'ordre de la seconde.

Ainsi que nous l'avons vu dans l'introduction de ce chapitre, les patients atteints par une lésion cérébrale ne sont pas les seuls chez qui l'on observe des difficultés d'ordre temporel. Ils sont aussi retrouvés dans diverses pathologies psychiatriques : désordres de l'humeur, maladie bipolaire, dont la schizophrénie. Cette dernière est plus particulièrement intéressante à étudier, car les structures cérébrales engagées dans la perception temporelle sont celles que l'on retrouve dans la physiopathologie de la maladie.

IV. Le temps en psychiatrie, la perception temporelle dans la schizophrénie

La deuxième partie de ce chapitre consacré aux désordres temporels porte sur une pathologie psychiatrique chronique, au sein de laquelle, psychiatres et chercheurs, ont relevé de nombreux troubles de perception temporelle. L'étude de la perception temporelle est pertinente dans cette population, aussi bien d'un point de vue neurobiologique que cognitif – afin de mieux comprendre les désordres cognitifs retrouvés chez les patients schizophrènes. En effet, les recherches effectuées en imagerie cérébrale et chez les patients cérébro-lésés montrent, ainsi que nous avons pu le voir dans le Chapitre 4, que les structures cérébrales engagées dans la perception du temps incluent les lobes préfrontaux et pariétaux (latéralisés à droite), le thalamus, et le cervelet (*e.g.* Mattel & Meck, 2004). Or ces structures sont plus particulièrement impliquées dans la pathogenèse de la schizophrénie, notamment dans toutes les activités nécessitant une coordination rapide entre ces structures (Andreasen *et al.*, 1999). En particulier, Andreasen *et al.* (1999) proposent l'idée que l'étude de la perception du temps chez les patients atteints de schizophrénie est une voie toute indiquée dans la compréhension des processus primaires de la maladie. De plus, les études en pharmacologie semblent indiquer que la performance dans des tâches d'estimation temporelle est sensible à la modulation dopaminergique, impliquée elle aussi dans la schizophrénie (*e.g.* Davis *et al.*, 1991).

A. Sémiologie clinique de la schizophrénie

La schizophrénie est probablement le désordre psychiatrique le plus concerné par la neuropsychiatrie et la neuropsychologie du comportement. Appartenant au groupe des psychoses, la schizophrénie est une maladie qui affecte 1% de la population mondiale et son étiologie est multi-fonctionnelle (Maki *et al.*, 2005). Elle se caractérise par l'hétérogénéité de ses manifestations cliniques, parmi lesquelles on peut citer la présence d'idées délirantes, d'hallucinations, un discours et un comportement désorganisés, ou catatonique, et des symptômes négatifs (émoussement affectif, anhédonie, retrait social) (critères du DSM IV, manuel diagnostique et statistiques des troubles mentaux, *American Psychiatric Association*, 1994). Pearlson (2000) définit la schizophrénie comme un groupe d'affections hétérogènes conduisant à une profonde désorganisation de la personnalité. L'âge de début de la maladie se situe généralement vers 19-20 ans, soit à la fin de l'adolescence ou au début de la vie adulte. Cependant, l'âge de début peut varier et il existe ainsi des schizophrénies à « début

précoce », dont l'âge de début est inférieur à 16 ans (pour une revue voir Missaoui *et al.*, 2008).

Le nombre de dimensions de la maladie varie selon les instruments utilisés pour les analyses factorielles, mais il existe un consensus pour en reconnaître au moins trois. Ainsi, les analyses factorielles de la SANS (*Scale for Assessment of Negative Symptoms*) et de la SAPS (*Scale for Assessment of Positive Symptoms*; e.g. Klimidis, Stuart, Minas, Copolov, & Singh, 1993) définissent la schizophrénie comme étant l'association de symptômes positifs (délires, hallucinations), négatifs (anhédonie, asocialité, émoussement affectif) et d'une désorganisation (relâchement associatif, affect inapproprié, comportement bizarre). Les études qui utilisent la *Positive and Negative Syndrome Scale* (PANSS; Guelfi, 1997) observent deux dimensions supplémentaires : des symptômes anxio-dépressifs et de l'agitation / hostilité.

On constate la présence d'un trouble cognitif, aussi léger soit-il, chez les patients schizophrènes, affectant pratiquement tous les niveaux de fonctionnement psychologique, y compris la perception, la pensée, la mémoire, les émotions, la motivation, le langage et la motricité. Bien que bon nombre des déficiences soient relativement légères, les handicaps qui en résultent s'observent dans les domaines relatifs aux fonctions mentales supérieures telles que l'identification de la source de sa propre activité mentale ou l'organisation et le suivi de ses propres opérations mentales ; de plus, celles-ci ont souvent une incidence majeure sur la capacité de fonctionner des patients (Stip, Caron, Renaud, Pampoulova, & Lecomte, 2005).

La physiopathologie de la maladie reste encore à ce jour méconnue, bien que l'on retienne la participation de facteurs génétiques, environnementaux et neurodéveloppementaux (Gourion *et al.*, 2004). L'approche neurodéveloppementale de la schizophrénie souligne les anomalies fonctionnelles observées dans le cortex cérébral qui se traduisent par une désorganisation importante des connections synaptiques et une perturbation précoce du développement cérébral. D'un point de vue neurocognitif, ces perturbations cérébrales entraînent différents troubles : de l'inhibition, de la mémoire de travail, de l'attention et des fonctions exécutives (planification, décision d'action, programmation), de la mémoire épisodique et sémantique et parfois des capacités visuo-spatiales et visuo-perceptives (pour une revue, voir Stip, 2005 et Figure 36)¹³.

¹³ On peut souligner ici le fait que, malgré sa récence, il n'est aucunement fait mention d'un trouble de la perception temporelle dans la revue de Stip (2005), ni comme trouble intrinsèque à la schizophrénie, ni comme découlant d'un autre trouble cognitif.

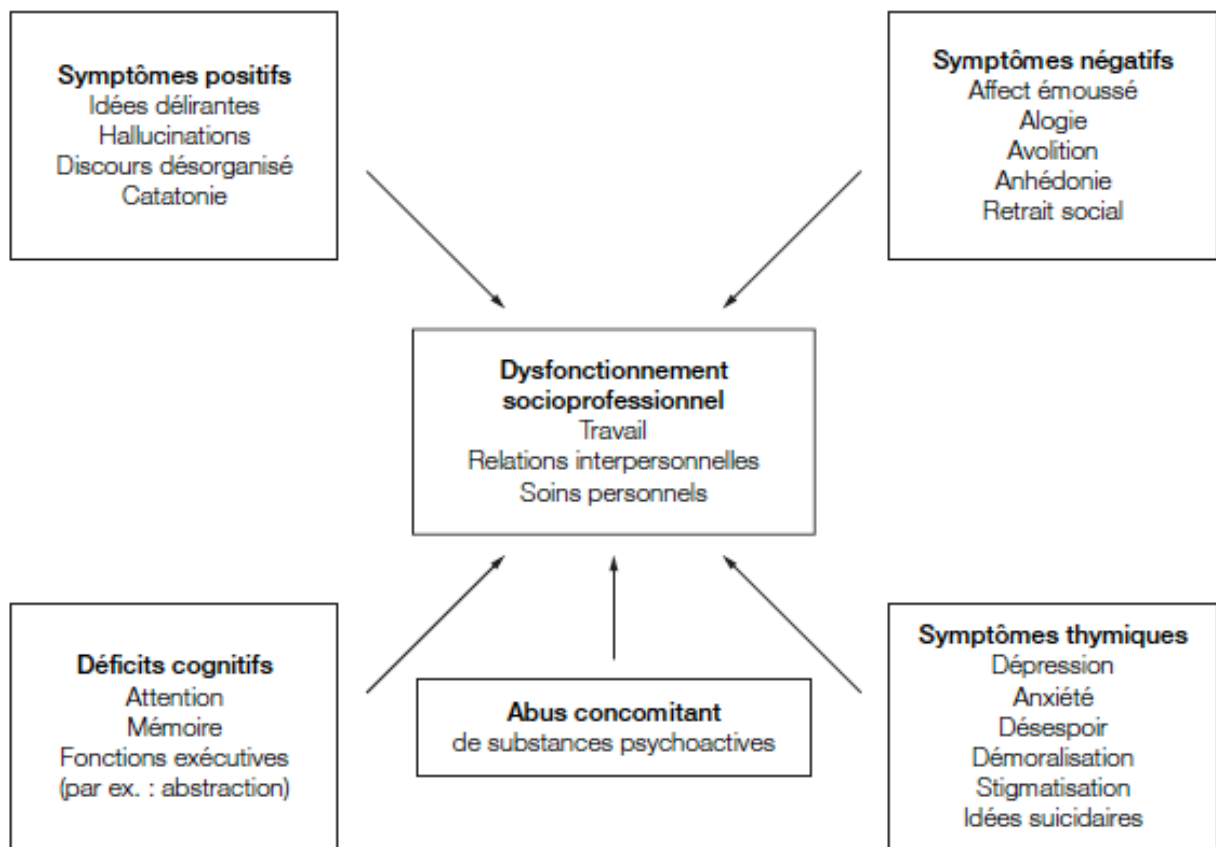


Figure 36 : Caractéristiques de la schizophrénie et dysfonctionnements socio-cognitifs associés ; Extraite de Stip, 2005.

B. Aspects temporels dans la schizophrénie

1. Historique clinique

Les modèles récents de la schizophrénie intègrent les troubles cognitifs connus dans la maladie dans les explications des difficultés quotidiennes rencontrées par les patients (Stip *et al.*, 2005). Peu étudiée dans la schizophrénie au départ, la perception du temps fait l'objet d'une attention croissante depuis ces dernières années, en raison notamment de son importance dans le fonctionnement normal de l'individu. En effet, chez l'individu dit « sain », tout comme chez les personnes atteintes de schizophrénie, la perception du temps s'intègre à la plupart des comportements, comme le langage, les interactions et le fonctionnement social ainsi que la motricité, activités qui sont toutes plus ou moins affectées dans la schizophrénie. De nombreux cliniciens (*e.g.* Minkowski, 1995) ont observé diverses

perturbations du temps chez les patients schizophrènes. Ainsi, Le Guen (1958) note déjà des perturbations de la perception du temps simplement en interrogeant des patients sur leur âge ou sur la durée de leur hospitalisation. Alors que certains patients donnent des réponses relativement précises, d'autres sont très en deçà ou au-delà de la réalité. Les schizophrènes semblent souvent avoir de la difficulté à donner leur âge, même s'ils connaissent bien leur date de naissance et la date actuelle. Une caractéristique semble ressortir : le temps apparaît altéré ou figé pour le schizophrène.

Minkowski (1995) parle initialement de « *rupture de contact avec la réalité* », notion ancienne dont parlait déjà Bleuler (1911) lorsqu'il écrivait que les schizophrènes « *vivent dans un monde qui n'est qu'à eux* ». Cette rupture est le reflet de l'impossibilité à traiter l'ensemble des informations du réel. Le schizophrène est privé des moyens nécessaires pour « *assimiler le dynamisme du dehors* ». Il y a chez le schizophrène une diminution du temps vécu, ressenti et subjectif. Pour Minkowski, « *au fur et à mesure que leur affection progresse, les schizophrènes et leur pensée temporelle se montrent de plus en plus saturés de spatialité interne* ». Comme si, la pensée schizophrénique restait fixée dans l'espace sans développement dans le temps, devenant « *pensée spatiale* ».

Le Guen (1958) parle chez le schizophrène d'une « *déstructuration profonde des conduites temporelles, une régression au sens analytique qui coupe au schizophrène toute possibilité de situer son être par rapport au temps, qui lui interdit d'appréhender l'écoulement du temps et de l'intégrer à une expérience d'ailleurs absente du monde réel* ». Il s'agit d'une sorte de construction stabilisante qui permet au schizophrène de garder une certaine cohérence. La temporalité vue ainsi est le centre de la symptomatologie, mais aussi de la structure de pensée, du schizophrène.

2. Perception temporelle et troubles cognitifs

De nombreuses études ont tenté d'objectiver les troubles de la perception temporelle chez le schizophrène à l'aide de procédures expérimentales. Dans une étude classique, Lhamon et Goldstone (1973) démontrent que les individus d'un groupe contrôle et d'un groupe composé de schizophrènes tendent tous à surestimer un intervalle d'une seconde, mais que les schizophrènes le surestiment davantage. Depuis, plusieurs autres études ont également permis de démontrer que les schizophrènes semblent surestimer les intervalles qui leur sont présentés (*e.g.* Broota, Kaur & Batra, 1988) ; cependant, d'autres études plus récentes ont aussi observé le phénomène inverse voire n'observent ni surestimation ni sous-estimation de la durée (*e.g.* Todd *et al.*, 2000). Encore plus récemment, d'autres travaux

effectués à l'aide de méthodes psychophysiques ou d'enregistrements de l'activité du système nerveux (EEG), ont aussi mis en évidence des perturbations liées à la perception du temps chez les schizophrènes (Davalos *et al.*, 2002 ; 2003). Par exemple, les schizophrènes sont beaucoup moins précis que les participants sains lors de tâches de généralisation temporelle ou de bissection temporelle impliquant des intervalles de moins d'une seconde (Elvavag *et al.*, 2003). Par ailleurs, les schizophrènes ne semblent pas avoir plus de difficulté que des participants contrôles à reproduire de longs intervalles (bien qu'il y ait beaucoup plus de variabilité inter-individuelle chez les schizophrènes) mais ils ont plus de difficultés à faire une estimation verbale, en secondes, d'un intervalle (Eisler, 2003). Ces résultats s'expliqueraient davantage par une différence d'ordre cognitif entre les deux groupes que par une différence propre au temps. Selon Eisler (2003), en effet, la tâche de reproduction serait davantage fondée sur des mécanismes biologiques alors que l'estimation verbale reposerait sur des facteurs cognitifs.

Les déficits cognitifs de la schizophrénie ont été remarqués dès la première description clinique de Kraepelin, alors qu'il rapportait le déclin de l'efficacité intellectuelle des patients. Actuellement, un grand nombre d'études indiquent que les déficits cognitifs de la schizophrénie sont durables et chroniques (Keefe *et al.*, 2004). À l'état prémorbide, la performance cognitive est inférieure chez certains patients atteints de schizophrénie, comparativement à des sujets sains, sur différents aspects de la cognition. Ainsi, au moment du premier épisode psychotique, le fonctionnement cognitif montre un déclin très net (Lussier et Stip, 2001). De plus, les études transversales et longitudinales menées auprès de patients souffrant de schizophrénie mettent en évidence que les déficits sont présents tout au long de la maladie, qu'il y ait une exacerbation ou une rémission des symptômes. De façon plus particulière, il a été objectivé chez les patients souffrant de schizophrénie, que les ressources attentionnelles sont en général limitées, ce qui affecte leur performance dans de nombreuses tâches impliquant une préservation de ces ressources (Lussier et Stip, 1999). Par exemple, comparés aux sujets contrôles, les patients sont moins en mesure de sélectionner un item cible parmi une quantité d'items distracteurs, et sont plus sensibles à ces stimuli perturbateurs. En outre, ils affichent des réponses anormales (études en potentiels évoqués) à l'égard d'un stimulus non pertinent durant des tâches électrophysiologiques et répondent ainsi moins rapidement et de façon moins appropriée à une variété de stimuli auditifs et visuels cibles (Stip et Lussier, 1996). L'interprétation de ces résultats est néanmoins rendue complexe par les déficits de mémoire de travail observés chez les schizophrènes. Les patients peuvent apparaître comme ayant une attention limitée, alors que le problème principal peut se situer au niveau d'un déficit de mémoire de travail. En d'autres termes, les patients se montreront incapables de réaliser une tâche désignée pour mesurer l'attention s'ils ne peuvent pas se souvenir des consignes requises par la tâche, en raison de leur atteinte de mémoire de travail. De plus, il semble que ces patients ont d'importantes difficultés lors des

expériences basées sur des paradigmes de recherche visuelle d'une cible, en particulier s'il faut tenir compte du contexte (Keefe *et al.*, 2004).

Au cours d'une étude plus récente, Lee, Bhaker, Mysore *et al.*, (2009) ont étudié les distorsions de perception temporelle et ses corrélats neuropsychologiques chez des patients schizophrènes. Trente huit patients et trente huit sujets contrôles, appariés en âge, ont participé à une tâche de bissection temporelle, pour des stimuli auditifs, dans deux conditions d'intervalles temporels (400/800 msec et 1000/2000 msec). Les participants devaient catégoriser un intervalle comme plus long ou plus court qu'une durée de référence. Tous les sujets passaient aussi une évaluation neuropsychologique, comprenant des tests mnésiques (mémoire à court terme et mémoire à long terme), d'attention soutenue et des fonctions exécutives. Dans la condition 400/800 msec, les patients ont tendance à juger de façon systématique et significative les durées comme plus courtes. De plus, dans les deux groupes de participants, les auteurs retrouvent une corrélation négative entre, d'une part, la condition 400/800 msec et les capacités d'attention soutenue, et d'autre part, entre la condition 1000/2000 msec et les performances en mémoire à long terme. On pourrait donc conclure de cette étude que les troubles de perception temporelle chez les patients schizophrènes pourraient être dus, au moins en partie, à des déficits neuropsychologiques en amont.

3. Perception de la simultanéité dans la schizophrénie

De façon parallèle aux travaux effectués chez les patients cérébro-lésés concernant la perception de la simultanéité, une étude récente de Giersch, Lalanne, Corves *et al.*, (2009) a étudié la manière dont les patients schizophrènes jugent deux événements comme étant simultanés ou séquentiels, à l'intérieur d'un intervalle de temps donné. L'étude de la simultanéité chez les patients schizophrènes a très peu été étudiée et, à notre connaissance, seuls deux travaux antérieurs à ceux de Giersch *et al.*, s'y sont penchés de plus près (Foucher *et al.*, 2007 ; Schwartz *et al.*, 1984). Seule l'étude de Foucher *et al.*, (2007) trouve une différence de performances pour les patients schizophrènes, qui se révèlent plus mauvais lors de la discrimination de la simultanéité de deux stimuli a/synchrones. Deux explications peuvent être à l'origine de cette différence de résultats entre les études : d'une part, dans l'étude de Schwartz *et al.*, (1984), les stimuli étaient présentés de telle manière que leur « *offset* » se produisait au même moment (afin, selon les auteurs, de prévenir tout effet de « mouvement apparent » entre les stimuli) ce qui n'était pas le cas dans l'étude la plus récente; d'autre part, le nombre de schizophrènes testés n'est pas le même, à savoir 10 patients dans l'étude de

Schwartz *et al.*, (1986) *versus* 30 dans celle de Foucher *et al.* (2007), ce qui augmente la sensibilité de cette dernière.

Giersch *et al.*, (2009) utilisent un paradigme dans lequel deux cibles, présentées en des localisations différentes, changent de luminance selon qu'elles sont simultanées ou asynchrones. Par ailleurs, les auteurs incluent dans leur paradigme une procédure de « *priming*¹⁴ ». Selon eux, ce jugement de simultanéité impliquerait des processus à différents niveaux : neuronal, « perceptif et conscient », et des composantes décisionnelles et de réponse – toutes ces composantes pouvant être perturbées chez les patients schizophrènes. Les cibles étaient présentées avec un délai pouvant varier de 0 msec (condition « simultanée ») à 460 msec (asynchronie maximale). Ils observent que quelle que soit la condition, il est nécessaire que le délai entre les deux stimuli soit plus long, comparativement aux participants contrôles, pour que les patients les détectent comme asynchrones. En d'autres termes, les schizophrènes jugent deux stimuli comme apparaissant simultanément, même si le délai d'apparition entre les deux est de 100 msec, voire parfois plus. Par ailleurs, lorsque les stimuli sont présentés simultanément, patients et contrôles ont un biais pour répondre que la présentation était asynchrone. Les auteurs concluent donc à un trouble de la perception de la simultanéité / séquentialité chez les patients schizophrènes.

De ces études sur la perception de la simultanéité, il est cependant difficile de conclure si cette difficulté à estimer la synchronie / asynchronie est due à un défaut d'un mécanisme général de perception (d'estimation) temporelle, ou bien reflète des difficultés « périphériques », ou cognitives.

V. Conclusions des études temporelles chez les patients cérébro-lésés et dans la schizophrénie

L'étude de la perception temporelle, de ses mécanismes et de ses ajustements, dans des populations de patients cérébro-lésés ou atteints de schizophrénie, a fait l'objet d'une littérature de plus en plus riche, depuis une vingtaine d'années. La grande variabilité des méthodologies expérimentales et des périodes temporelles utilisées dans ces travaux rend complexe une comparaison entre les différents résultats. Le tableau comparatif ci-dessous (Tableau 2) permet de donner une vue d'ensemble des principales données obtenues au

¹⁴ La procédure de « *priming* » consiste à présenter des stimuli – synchrones ou non, dans l'étude présentée ici – sous le seuil de détection du sujet, ceci afin d'évaluer les effets éventuels d'un « biais de réponse » ou d'un changement de critère dans la réponse du sujet.

cours de ces travaux, comportementaux mais aussi électrophysiologiques, et rend compte d'une relative non-congruence entre les études. On peut cependant observer que, d'une façon générale, les échelles temporelles – de l'ordre de la milliseconde à plusieurs secondes – sont perturbées chez ces deux populations.

PATIENTS	PHENOMENES TEMPORELS OBSERVES	ARTICLES
Patients Parkinsoniens	- Sous estimation dans une tâche d'estimation verbale & sur estimation des durées dans une tâche de reproduction	Pastor <i>et al.</i> , 1992
	- Plus grand nombre d'erreurs dans une tâche de discrimination de durées brèves (1 à 2 sec) & pas de différence quand durées 12-48sec	Riesen & Schnider, 2001
Patients épileptiques (épilepsie temporelle)	- Déficit dans le traitement temporel rapide (<100msec) quand lésion G et pas d'effet quand lésion D	Ehrlé <i>et al.</i> , 2001
Patients avec lésion vasculaire étendue G ou D	- Déficitaires dans une tâche de reproduction de durées entre 2-3sec et pas de trouble quand durées 3-5sec	Kagerer <i>et al.</i> , 2002
Patients négligents G (lésion fronto-pariétale D)	- <i>Re-mapping</i> déficitaire (durée <200msec)	Duhamel <i>et al.</i> , 1992 ; Heide, 1995 ; Pouget <i>et al.</i> , 2010
	- <i>Attentional blink</i> plus sévère (plus long) pour la cible controlésionnelle pour des tâches de comparaison et de production (durées 300 à 1000msec)	Husain <i>et al.</i> , 1997 ; Hillstrom <i>et al.</i> , 2004 ; Basso <i>et al.</i> , 1996
	- Trouble de la perception de la simultanéité	Rorden <i>et al.</i> , 1997 ; Karnath <i>et al.</i> , 2002
	- Extinction maximale quand stimuli simultanés <i>vs</i> quand stimulus ipsilésionnel précède controlésionnel (études contradictoires)	di Pellegrino <i>et al.</i> , 1997 ; Baylis <i>et al.</i> , 2002
Patients schizophrènes	- Perception temporelle « générale » perturbée (âge, durée d'hospitalisation)	Minkowski, 1995 ; Le Guen, 1958
	- Sur estimation intervalle d'1sec	Lhamon & Goldstone, 1973 ; Broota <i>et al.</i> , 1988 ; Eisler, 2003
	- Pas de troubles temporels (ni sur- ni sous-estimation)	Todd <i>et al.</i> , 2000
	- Patients moins précis dans des tâches de généralisation et de bissection (< 1sec)	Elvavag <i>et al.</i> , 2003 ; Davalos <i>et al.</i> , 2003
	- Sous estimation des durées dans tâche de bissection (400-800msec)	Lee <i>et al.</i> , 2009
	- Troubles de la perception de la simultanéité <i>vs</i> pas de troubles (études contradictoires)	Foucher <i>et al.</i> , 2007 ; Giersch <i>et al.</i> , 2009 ; Schwartz <i>et al.</i> , 1984

Tableau 2 : Tableau comparatif des principales données obtenues dans des tâches de perception temporelle, pour différentes pathologies neurologiques et psychiatriques.

VI. Articles

A. Mécanismes temporels et Négligence Spatiale Unilatérale

1. Préambule

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux processus temporels chez les patients cérébro-lésés droits (avec ou sans négligence), et plus particulièrement à la manière dont ils estiment la durée de deux stimuli, présentés séquentiellement ou partiellement recouverts dans le temps. De façon spécifique, nous voulions comparer les performances des patients négligents, dans la condition où les deux stimuli sont présentés avec un recouvrement temporel, lorsque le premier stimulus est présenté à droite puis suivi d'un stimulus à gauche d'un point de fixation central (stimuli présentés sur un cercle virtuel de 2.6 degrés d'angle visuel), *versus* la condition opposée. Nous faisons en effet l'hypothèse que les patients négligents devraient montrer un trouble spécifique dans cette condition, conformément à ce que l'on observe généralement dans la littérature (*i.e.* un trouble du désengagement du côté ipsilésionnel, *e.g.* Bartolomeo & Chokron, 1999). Cette étude devrait nous permettre de donner de nouveaux arguments à l'hypothèse attentionnelle de la NSU, à la fois dans le domaine spatial et temporel.

2. Article

de Montalembert, M. & Mamassian, P. (2010). Temporal processing in hemi-neglect.
Submitted to Cerebral Cortex.

3. Conclusions

Nous observons trois résultats principaux : (1) les trois groupes de participants montrent un biais pour sur-estimer la durée relative du second stimulus par rapport au premier (phénomène connu dans la littérature sous le nom de « *negative time-order error* », Hellström, 1985) ; (2) les trois groupes de participants (contrôles, patients négligents et patients cérébro-lésés droits, sans négligence) ont de moins bonnes performances lorsqu'ils doivent estimer la durée de deux stimuli présentés partiellement recouverts dans le temps (par rapport à des stimuli présentés séquentiellement) ; (3) Enfin, dans la condition du

recouvrement temporel, seuls les patients négligents gauche ont une diminution de leur performance en fonction de la direction de présentation des stimuli (*i.e.* de la droite vers la gauche). Ces résultats sont en accord avec les théories attentionnelles d'un trouble du désengagement de l'attention chez les patients négligents (Husain *et al.*, 1997 ; Posner *et al.*, 1984) et confirment aussi les résultats que nous observions dans la précédente étude de cette thèse sur l'illusion verticale-horizontale. Ils apportent de nouveaux arguments quant au fait que les patients négligents présentent un déficit important lorsqu'ils doivent désengager leur attention du côté ipsilésionnel, et ce pour des tâches spatiales et temporelles.

B. Perception du temps et troubles cognitifs dans la schizophrénie

1. Préambule

De nombreuses perturbations liées à la perception du temps sont donc observées chez les patients schizophrènes ; la littérature est, sur ce sujet, relativement récente et sujette à de multiples interprétations selon la durée temporelle étudiée, la tâche utilisée, et le type de symptomatologie présentée par les patients – signes positifs ou négatifs de schizophrénie. Avant d'étudier de façon plus précise le traitement des informations temporelles dans la schizophrénie il nous apparaissait important de retracer l'historique des liens existants entre « perception temporelle » d'une part, et « troubles cognitifs » d'autre part, dans la schizophrénie, afin de rendre compte au mieux, à l'heure actuelle, des débats qui prévalent encore dans ce domaine, aussi bien d'un point de vue psycho-analytique que neuroscientifique.

2. Article

Bonnot, O., de Montalembert, M., Tordjman, S., & Coulon, N. (2010). Are impairments of time perception in schizophrenia a neglected syndrome ? *Submitted to the Journal of Physiology, Paris.*

3. Conclusions

La psychopathologie clinique, associée à des éléments issus de la neurobiologie et des théories cognitives, suggère que les patients schizophrènes ont un déficit de perception temporelle. Il n'est cependant, à ce jour, pas encore clair si la schizophrénie en elle-même produit des troubles de perception temporelle, ou bien si les désordres cognitifs, de type attentionnels et mnésiques, liés à la symptomatologie schizophrénique sont à l'origine de ces perturbations de jugement temporel. Des études évaluant les désordres temporels dans une dynamique longitudinale et développementale permettraient sans doute de séparer ces diverses sources de variabilité.



Temporal Processing In Hemi-Neglect

Journal:	<i>Cerebral Cortex</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Original Articles
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	de Montalembert, Marie; Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes; Service de Soins de Suite et Réadaptation, Hôpital de la Pitié Salpêtrière Mamassian, Pascal; Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes
Keywords:	Hemi-neglect, Time perception, Attention

TEMPORAL PROCESSING IN HEMI-NEGLECTde Montalembert, M.^{1,2} and Mamassian, P.¹¹ Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158), Université Paris Descartes² Service de Soins de Suite et Réadaptation, Hôpital de la Pitié Salpêtrière, ParisCorresponding Author : Marie de MontalembertEmail address : mariedemontalembert@gmail.comPostal address:

Laboratoire Psychologie de la Perception (CNRS UMR 8158)

Université Paris Descartes

45 Rue des Saints Pères

75006 Paris, France

Telephone and Fax number:

+33(0)1.42.86.42.65

+33(0)1.42.86.33.22

ABSTRACT

Lesions of right posterior parietal or temporal cortex often lead to the disorder of unilateral neglect and visual extinction, namely the difficulty to detect two stimuli presented at the same time in separate hemifields. We examine the ability to compare the duration of two visual stimuli in the central visual field, presented either sequentially or overlapping in time, in three populations: five neglect patients with extinction (N-patients), two right brain damaged patients with neither neglect nor extinction (RH-patients) and twenty control participants. We found that judging the duration of a pair of objects is more difficult when they overlap in time for all participants. Furthermore, all participants presented a bias to over-estimate the duration of the second event (a negative time-order-error). Finally, we observed that only neglect patients have an important loss of sensitivity when the first object is presented in their right visual field and the second one appears on their left before the first one vanishes. The present study brings new evidence that neglect patients display a dramatic deficit to disengage their attention on their ipsilesional side to process a stimulus on their contralesional side.

KEYWORDS:

hemi-neglect; time perception; attention

INTRODUCTION

Time estimation is critical for a wide range of functions, from the millisecond delays for auditory perception to the seasonal changes for circadian rhythm adjustments. Many theories have been proposed to explain how the brain incorporates time into its computations, in particular when two events are separated in space and time. A common suggestion involves a central neuronal mechanism for all timing operations, some sort of internal clock, that is used as a reference for a wide range of sensory and motor tasks (e.g. Church and Gibbon, 1982; Meck, 2006). Others suggest that timing is distributed among different neural structures, for instance through the use of multiple local mechanisms across the visual field (Johnston, Arnold and Nishida, 2006).

The neural structures involved in time estimation are distributed across the whole brain (Nobre and Coull, 2010). In humans, recent neuroimaging and neuropsychological studies have suggested that the right temporo-parietal junction has a critical role in visual time estimation, suggesting that it forms a core structure of a “When pathway” (Battelli, Pascual-Leone and Cavanagh, 2007). In their study, three right parietal patients experienced a severe reduction in the speed at which they could distinguish onsets and offsets of visual stimuli, and this loss occurred in both visual fields. The authors suggest that the deficit is due to a disruption of a high-level mechanism responsible for assigning on- and off-transients to the appearance and disappearance of objects. Right parietal patients seem to have a specific deficit in discriminating onsets and offsets only when they occur simultaneously in rapid sequences. This result could be due to the extinction symptom where the flash of distractor objects make targets inaccessible to awareness.

Visual extinction is relatively common in patients shortly after sustaining unilateral brain damage (Becker and Karnath, 2007). It related to, but distinct from, the hemineglect syndrom (Heilman, Watson and Valenstein, 1993), namely the defective ability of patients to

1
2
3 explore the side of space contralateral to their lesion. A patient with visual extinction will
4 correctly detect a single stimulus presented in either hemifield, but will report only the
5 ipsilesional stimulus when two stimuli are presented bilaterally. Both disorders are commonly
6
7
8
9
10 observed after right parietal lobe lesions and extinction often persists as a residual symptom
11
12 after recovery from neglect (Robertson and Halligan, 1999). These similarities have been
13
14 taken to suggest that neglect and extinction share a common underlying mechanism, for
15
16 instance an attentional deficit (Kinsbourne, 1987). However, the exact relationship between
17
18 extinction and neglect is poorly understood and the two conditions are sometimes treated as
19
20 reflecting a continuum in the severity of a common impairment – contralesional inattention
21
22
23
24
25 (Corbetta and Shulman, 2002).
26

27
28 The most direct evidence that extinction results from a deficit in orienting attention,
29
30 rather than simply from sensory competition, was provided in an experiment showing that
31
32 attending to the ipsilesional visual field could cause extinction, even when no simultaneous
33
34 competing visual target occurred (Posner, Walker, Friedrich and Rafal, 1984). In a response
35
36 time (RT) task, patients saw a cue indicating the possible location of an event, followed after
37
38 a variable interval by a target. The cue accurately indicated the location of the subsequent
39
40 target in some cases (valid trials) but cued the opposite field in others (invalid trials). Posner
41
42 et al. showed that for patients with parietal lobe lesions, detection RTs in the contralesional
43
44 field were often comparable to those in the ipsilesional field if a valid cue was given, showing
45
46 that attention could be oriented to either field. However, these patients were very slow to
47
48 detect targets in the contralesional field if attention had been previously engaged by an invalid
49
50 cue in the ipsilesional field. The hemispheric asymmetry in the RT responses was similar to
51
52 the clinical extinction phenomenon in that the deficit in the contralesional field only occurred
53
54 when an event captured attention in the ipsilesional field. Posner et al. (1984) interpreted this
55
56 pattern of results as a difficulty in disengaging attention from its current focus in order to
57
58
59
60

1
2
3 move to the contralesional side. This interpretation could explain the extinction effect in terms
4 of an ipsilesional capture of attention – a single contralesional item can attract attention, but
5 the presence of an ipsilesional item captures attention and prevents contralesional processing.
6
7 This theory could potentially explain extinction as a failure of attentional disengagement, and
8 would predict greater extinction when the ipsilesional item is presented slightly prior to the
9 contralesional item (Posner et al., 1984).
10
11
12
13
14
15
16
17

18 Paradoxically to Posner et al.'s theory (1984), the classic clinical test for extinction is
19 the “double simultaneous stimulation” paradigm, where both targets are presented
20 simultaneously (e.g. the clinician wiggles one finger of each hand at the same time). An
21 implicit assumption of this diagnostic test is the notion that extinction is most severe when
22 both stimuli are presented precisely simultaneously. Over the last decade, numerous studies
23 have attempted to investigate the temporal and spatial components of this symptom (e.g.,
24 Baylis, Simon, Baylis and Rorden, 2002; di Pellegrino, Basso and Frassinetti, 1997; Rorden,
25 Jelson, Simon-Dack et al., 2009). Several theories predict that maximal extinction should
26 occur when stimuli are objectively simultaneous. Some of them suggest that the inability to
27 generate a contralesional percept occurs precisely because all information is present at the
28 same time (Baylis, Driver and Rafal, 1993; Baylis, Gore, Rodriguez and Shisler, 2001). These
29 models suggest that extinction is similar to “repetition blindness” seen in neurologically
30 healthy individuals. Such a view predicts that any asynchrony with a lead of either the
31 contralesional or the ipsilesional item should decrease the deficit.
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50

51
52 The first study to directly investigate whether extinction is maximal with simultaneous
53 stimulation was a single case study by di Pellegrino et al. (1997). They found that extinction
54 was maximal when stimuli were presented perfectly simultaneously. The same year, Rorden,
55 Mattingley, Karnath and Driver (1997) presented patients with visual stimuli in both
56 hemifields and asked them to make a temporal order judgment. Patients consistently reported
57
58
59
60

1
2
3 the ipsilesional item as appearing first unless the contralesional item had a substantial lead
4
5 (200 msec or more). This suggests that stimuli in the contralesional field are subjectively
6
7 delayed to the patient. A recent study by Baylis et al. (2002) provides evidence for the
8
9 importance of objective simultaneity. In one part of their study, patients made temporal order
10
11 judgments to determine whether they experienced subjective slowing on the contralesional
12
13 side. In agreement with Rorden et al. (1997), patients required the contralesional item to have
14
15 a significant lead in order to be judged as occurring first. All patients demonstrated maximal
16
17 extinction when stimuli were presented at objective simultaneity. In sharp contrast, Cate and
18
19 Behrmann (2002) found maximal extinction when the ipsilesional item precedes the
20
21 contralesional item. In their study, extinction patients were tested for within hemifield and
22
23 between hemifield visual extinction, at various temporal asynchronies. Nonetheless their
24
25 results should be interpreted with caution since the stimuli they used were biased both
26
27 temporally (more ipsilesional first trials) and spatially (more items presented in the
28
29 ipsilesional field).

30
31
32
33
34
35
36
37 In a more recent study, Rorden et al. (2009) examined the performance of nine patients
38
39 with extinction, and found that maximal extinction was not influenced by temporal biases, but
40
41 was modulated by the spatial location of the stimuli. On the one hand, when stimuli were
42
43 presented exclusively in the ipsilesional visual field, patients showed maximal extinction
44
45 when the ipsilesional item appeared slightly before the contralesional item (replicating the
46
47 finding of Cate and Behrmann, 2002); on the other hand, when the two stimuli are on either
48
49 side of the fixation, they observed that simultaneous presentation elicited maximal extinction
50
51 (replicating the findings of di Pellegrino et al. (1997) and Baylis et al. (2002)).
52
53
54
55
56

57 The debate on the mechanisms underlying extinction is still contemporary and a better
58
59 understanding of the temporal dynamics of extinction is important, not only to devise
60
sensitive clinical diagnosis, but also to discriminate different theoretical accounts of this

1
2
3 symptom. One particular methodological issue with most of these previous studies is that their
4
5 design does not force participants to continuously attend to both visual fields. For instance, in
6
7 Posner et al. (1984) studies, the cue always preceded the target. In the temporal order
8
9 judgment studies (Baylis et al., 2002; Rorden et al., 1997), one stimulus is always presented
10
11 before the other. Even when stimuli are presented simultaneously (Cate and Behrmann, 2002;
12
13 Rorden et al., 2009), the task of the participants to report the two visual objects can well be
14
15 executed in a sequential manner. These studies are therefore informative about extinction, but
16
17 in an indirect way.
18
19
20
21
22

23 In the present experiment, we are interested in the difficulty of processing two events
24
25 simultaneously as opposed to sequentially, both in healthy human adults and in hemi-neglect
26
27 patients. The task of the participants is to compare the duration of the two events, thereby
28
29 forcing them to attend continuously to each event. Simultaneous events were produced by
30
31 presenting the two events with different durations but overlapping in time. In addition, we
32
33 were particularly interested in the behavior of right brain damaged patients when the
34
35 presentation of the stimulus started in one visual field and continued in the other. From the
36
37 literature reviewed above, we predict a deficit for left neglect patients to disengage their
38
39 attention from their ipsilateral side to process a stimulus on their contralesional side (Posner *et*
40
41 *al.*, 1984). Therefore, the present study provides a novel approach to test the attentional
42
43 hypothesis in spatial neglect, using temporal information at a spatial location.
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

METHODS

Participants

A total of five patients with left neglect and visual extinction (N) (mean age = 51.8 years, SD = 11.8, range = 36-68 years) and two patients with right brain damaged with neither neglect nor extinction (RH) (mean age = 55 years, SD = 4.24, range = 52-58 years) participated in the experiment. All patients had a first single unilateral stroke in the right hemisphere (ischemic N = 5, hemorrhagic N = 2). All patients were right-handed and had no history of psychiatric disorders or dementia. The neuropsychological evaluation of each patient revealed no language disorders and no signs of apraxia or agnosia. We used a program using Matlab to test hemianopia in patients (de Montalembert, Auclair and Mamassian, 2010). They were asked to detect whether a vertical or a horizontal line was present on a computer screen. Targets were presented in the left, right or both hemifields. None of them presented hemianopia or any other visual field deficit. Neglect and visual extinction were assessed by using a standardized battery of paper-and-pencil tests (Azouvi et al., 2002; Rousseaux et al., 2001). This battery included two visuo-motor exploratory tasks (line bisection and letter cancellation), a reading task, and a drawing copy task. In all tasks, the center of the display was located on the mid-sagittal plane of the patients' trunk: they were free to move their head and eyes. The presence of extinction was tested clinically by wiggling fingers for two seconds in one or both visual fields. Six trials were given, in a fixed pseudo-random sequence including four unilateral trials (two on each side), and two simultaneous bilateral trials. Extinction was considered as present when a patient failed at least once to report a contralesional stimulus during bilateral simultaneous presentation, while accurately detecting unilateral stimuli. The patients' demographic and neurological features are summarized in Table 1.

1
2
3 Twenty participants (mean age = 45.95 years, SD = 14.64, range= 27-80 years) with
4 no history or evidence of neurological damage served as controls. Sixteen of them were
5 right-handed. There was no difference in terms of age between the group of control
6 participants and the group of patients ($t(25) = 1.13, p = 0.27$).
7
8
9

10
11
12 All patients and control participants had normal or corrected-to-normal visual acuity.
13 All participants gave informed consent prior to the study, but were naïve concerning the
14 specific aims of the experiment.
15
16
17
18
19
20

21 *Insert Table 1 about here*

22 23 24 25 26 27 *Apparatus*

28 All experiments were conducted on a 13-in. MacBook computer. The monitor was set
29 at a resolution of 1024 x 768 pixels and ran at a refresh rate of 60Hz. The experimental
30 stimuli were created with Matlab V.730 (Mathworks, Sherborn, MA, USA) and displayed
31 with the PsychToolbox (V1.05; Brainard, 1997; Pelli, 1997).
32
33
34
35
36
37
38
39

40 *Stimuli and Procedure*

41 All stimuli consisted of two discs, a blue and a red one, displayed on a uniform white
42 background (luminance set to 40 cd/m²). Each disc had a diameter of 1.0 degree of visual
43 angle. The first disc could appear anywhere on a virtual circle centered on the central fixation
44 (radius = 2.6 degrees of visual angle), but the second disc was always diametrically opposed.
45 For instance, the first disc could be randomly placed at 4 o'clock on the virtual circle, thus
46 imposing that the second disc appears at 10 o'clock. One of the discs, called the standard,
47 always lasted one second, while the other, called the test, was presented with a different
48 duration every trial. The method of constant stimuli was used to manipulate the duration ratio
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 between standard and test. Six duration ratios were chosen equally spaced on a log-scale,
4
5 between 0.3 to 3.0 (the ratio of 1.0 was avoided because it is ambiguous). Two temporal
6
7 conditions were contrasted: in the *sequential condition*, one stimulus was presented after the
8
9 other one, whereas in the *overlap condition*, the two stimuli overlapped in time. In the
10
11 sequential condition, the gap between the first and second discs was 500 msec. In the overlap
12
13 condition, the first disc disappeared halfway through the duration of the second disc
14
15 (Figure 1).
16
17
18
19

20
21 *Insert Figure 1 about here*
22
23
24
25

26
27 The experiment took place in the experimenter's office. It lasted for about half an
28
29 hour; all patients who participated in the study carried out the whole experiment. The display
30
31 was viewed from approximately 57 cm, although participants were free to move their head. A
32
33 trial began with the presentation of a small fixation cross in the center of the display area for
34
35 500 msec. The stimulus (the two discs) was then presented binocularly (the fixation cross was
36
37 always present), followed by a blank screen until the participant responded by pressing a key.
38
39 The next trial followed immediately. Participants were asked to compare the duration of the
40
41 two discs by answering the question: "is the red circle presented for longer than the blue
42
43 one?" They had to press the space bar to answer YES and not press it to answer NO (go/no-go
44
45 task). A training set was presented before the session and no feedback was provided. For each
46
47 participant, we collected the proportion of times the red disc was reported to have lasted
48
49 longer than the blue one, and then converted this into the proportion of times the first disc was
50
51 reported to have lasted longer than the second one.
52
53
54
55
56

57
58 A session was composed of 48 stimuli presented in a random order (two colors (blue
59
60 and red) x two order conditions (the standard before the test or the reverse) x two temporal

1
2
3 conditions (sequential or overlap) x six duration ratios). Participants ran seven sessions,
4
5 thereby judging 336 stimuli altogether. After each session, they could take a resting break as
6
7 long as they wished. Throughout the data collection, the experimenter sat on the opposite side
8
9 of the computer monitor, at a location where she could monitor the participant's gaze
10
11 direction. Before initiating each block, the experimenter ensured that the participant's gaze
12
13 was directed close to the center of the screen.
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

For Peer Review

RESULTS

Although we tried to make the procedure of the experiment as simple as possible, a majority of patients (eleven) did not understand the procedure and were excluded from the analysis. In contrast, all control participants understood the procedure.

For each observer and each temporal condition, we computed the proportion of times the first disc was perceived to be longer than the second as a function of the duration ratio between the two discs. These proportions were fitted by a psychometric function (cumulative Gaussian) after taking the logarithm of the duration ratios. The fits provided two parameters, the bias (corresponding to the duration ratio that lead to chance performance) and the slope (the rate with which proportions increased with duration ratios). Figure 2 represents the psychometric functions for control participants (Fig. 2A), left neglect patients (Fig. 2B) and right brain damaged patients (Fig. 2C).

Insert Figure 2 about here

The bias of each psychometric function corresponds to the point of subjective equality (PSE). The PSE represents the duration ratio for which a test disc (e.g. the first disc) is perceptually equal in duration to the standard disc duration (e.g. the second disc). In the literature, a bias to perceive the first or second object longer in time is referred as a “time-order-error” (TOE; e.g. Hellström, 1985). The TOE is “positive” when it corresponds to an overestimation of the first stimulus relative to the second, and negative otherwise. In our experiment, the TOE is negative if the bias is larger than 1; for instance, a bias of 1.3 means that the second stimulus is over-estimated in duration by 30 percent.

1
2
3 All participants systematically over-estimate the duration of the second event in all
4 temporal conditions, and therefore display a negative TOE. For control participants the over-
5 estimation bias reaches 1.14 ± 0.16 in the sequential condition and 1.32 ± 0.25 in the overlap
6 condition; these biases are both significantly different from 1.0 ($F(1, 18) = 3.55, p < 0.01$).
7
8 For left neglect patients, the bias reaches 1.05 ± 0.07 in the sequential condition, and $1.46 \pm$
9
10 0.52 in the overlap condition. When stimuli are presented sequentially, N-patients did not
11 present a TOE ($F(1, 3) < 1, ns$) in contrast to when stimuli overlap in which case they present
12 a negative time-order-error (p values for each patient < 0.01). Because there are only two RH-
13 patients, we did not carry out this analysis on this brain damaged group since calculating a
14 mean score and a variance would be not meaningful.
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

28 The slope of each psychometric function corresponds to the sensitivity of the
29 participant to discriminate the durations of each stimulus. This sensitivity is traditionally
30 characterized by the threshold measure that represents how different the two stimuli have to
31 be in order to discriminate them better than chance. Here, we report thresholds to reach 75
32 percent discrimination performance, and compute this entity as the difference in duration ratio
33 between the points at 75 percent and 50 percent (in order to eliminate the effect of the TOE
34 bias). The smaller the threshold, the better the sensitivity to discriminate the two durations.
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44

45 All three groups of participants displayed the same pattern of thresholds across the
46 temporal conditions: thresholds were systematically larger in the overlap condition than in the
47 sequential condition. In other words, all participants were worse at discriminating the duration
48 of two stimuli when these stimuli overlapped in time. Thresholds in the sequential condition
49 reached 1.32 for control participants, 2.0 for N-patients, and 2.56 for RH-patients, and in
50 contrast in the overlap condition, these thresholds rose to 1.53, 2.90 and 2.72 respectively.
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60 Figure 3 compares sequential thresholds with overlap thresholds for control participants
(black circles), N-patients (red filled circles) and RH-patients (red open circles).

Insert Figure 3 about here

1
2
3
4
5
6
7
8
9 We used the “Single Bayes” procedure (Crawford, Garthwaite, and Porter, 2010) to
10 draw inferences concerning the difference between each patient’s scores and the control
11 group’s. The Single Bayes procedure uses Bayesian Monte Carlo methods to test whether a
12 patient’s score is sufficiently below the scores of controls that the null hypothesis, that it is an
13 observation from the control population, can be rejected. The Bayesian method for
14 standardized differences has the advantage that (1) it can directly evaluate the probability that
15 a control participant will obtain a more extreme difference score, (2) it appropriately
16 incorporates errors in estimating the standard deviations of the tasks from which the patient’s
17 difference score is derived, and (3) it provides a credible interval for the abnormality of the
18 difference between an individual’s standardized scores. For all patients, we used this
19 procedure to investigate whether their sequential and overlap thresholds were significantly
20 different from the ones found for control participants. Patients’ scores were compared to
21 controls’ using the modified *t-score* for single case studies developed by Crawford and
22 Garthwaite (2007). Differences between each patient and the group of control participants
23 were considered significant when the one-tailed probability was equal to or below 0.05. With
24 this analysis, we show that all patients (N-patients and RH-patients) have significantly lower
25 performances than control participants for both temporal conditions (sequential and overlap),
26 when they are asked to compare the duration of two discs. For the seven patients (N- and RH-
27 patients), all Bayesian *p values* were at most equal to 0.01, for both temporal conditions
28 (sequential and overlap).
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55

56
57 In a final analysis, we checked whether the spatial configuration of the display induced
58 any effect. We were particularly interested in a potential deficit in patients when stimuli were
59 presented in their contralesional side. In our experiment, the two discs were always on
60

1
2
3 opposite sides from the central fixation, but across trials, the disc locations were completely
4 randomized on a virtual circle centered on the fixation (fixed eccentricity). Therefore, we
5 analyzed left-right asymmetries by pooling all trials where the first disc appeared in one
6 hemifield and the second disc in the other. A trial was labeled with a “left-right direction” if
7 the first disc appeared in the left hemifield and the second disc in the right hemifield.
8
9

10
11
12
13
14
15
16 Figure 4 shows the thresholds for the two temporal conditions as a function of the
17 direction, for control participants (left) and neglect patients (right). Again, we did not perform
18 this analysis on RH-patients because of the small size of our sample. In the temporal
19 condition for control participants, there is a difference between the sequential and the overlap
20 conditions ($F(1, 18) = 2.87, p < 0.05$). For the direction condition, there is no difference ($F(1,$
21 $18) < 1, ns$). For left neglect patients, there is a significant difference as a function of the
22 temporal condition: they perform worse in the overlap condition ($F(1, 3) = 3.48, p < 0.01$).
23 For the direction condition, N-patients are more impaired when the first disc appeared in the
24 right hemifield and the second disc in the left hemifield ($F(1,3) = 3.22, p < 0.01$). This effect
25 could be due to the temporal condition. To check this, we did a separate analysis for each
26 temporal condition. In the sequential condition, N-patients do not present an effect of the
27 direction ($F(1, 3) < 1, ns$). In the overlap condition, thresholds reached 3.95 ± 1.0 for the
28 “right-left direction” and 2.6 ± 0.96 for the “left-right direction”; N-patients present a
29 significant effect of the direction ($F(1, 3) = 4.71, p < 0.001$).
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49

50
51 *Insert Figure 4 about here*
52
53
54
55
56
57
58
59
60

DISCUSSION

The temporal dynamics of extinction is important not only for sensitive clinical diagnosis, but also for discriminating between different theoretical accounts of perception. In the present study, we evaluated how patients suffering from spatial neglect and visual extinction perceived the duration of two events presented sequentially or overlapping in time.

All participants systematically over-estimated the duration of the second event in all temporal conditions. This phenomenon is called time-order-error (TOE; Hellström, 1985; 2003) and an overestimation of the second event is more specifically called negative TOE. Both positive and negative TOEs are encountered in the literature and the origin of these biases is still not clear (Eisler, Eisler, & Hellström, 2008). Many contemporary researchers have questioned the perceptual nature of the TOE and attempted to explain it as the result of some kind of response bias, that is, the participant's tendency to favor one particular response, for example, "longer" (Allan, 1977). In our experiment, we randomized all presentation conditions of the stimuli (i.e. order, color and temporal conditions), so this explanation could not account for our results. At present, we do not have a good explanation for the negative TOE found in all of our participants.

The results indicate that all participants (control participants, N-patients and RH-patients) are more impaired when they have to compare the duration of a pair of visual objects overlapping in time. Temporal processing is traditionally dissociated from spatial vision. However, recent evidence (Johnston et al., 2006) has shown that adaptation to a visual stimulus flickering at high temporal frequency induces spatially specific reductions in the apparent duration of subsequent brief intervals. Although Johnston et al. (2006) demonstrated that adaptation-based reductions in apparent duration were space specific, the adapted and unadapted test regions were separated by at least a quadrant of the visual field. Results from

1
2
3 control participants in our study indicate that temporal estimation of two stimuli overlapping
4
5 in time and presented close to each other, in the central visual field, is impaired. This result is
6
7 in contradiction with the idea of multiple independent clocks, and instead favors some kind of
8
9 supramodal centralized clock model.
10
11

12
13 All of our patients (N-patients and RH-patients) have significantly lower performances
14
15 than control participants when they are asked to compare the duration of two discs (see again
16
17 Figure 3), and this for both temporal conditions (sequential and overlap).
18
19

20
21 A striking result of our study is that patients with left spatial neglect and visual
22
23 extinction present an important decrease of their performance when stimuli overlap in time
24
25 and are presented first on the right and then on the left. Let us decompose the steps of this
26
27 particular condition: (1) the first disc appears on the right and participants have to register the
28
29 onset of this stimulus; (2) shortly after, a second disc appears on the left and participants have
30
31 to disengage their attention from the first disc, shift their attention to the left in order to
32
33 correctly register the onset of this second stimulus; (3) shortly after still, the first disc
34
35 disappears and participants have to shift back their attention to the right in order to correctly
36
37 register the offset of the first stimulus; finally, (4) the second disc disappears on the left. The
38
39 first and last steps of the sequence are non-problematic since they involve only one stimulus
40
41 in the display. The third step is potentially critical, but there is a vast literature suggesting that
42
43 a visual target presented in the right hemifield is correctly detected, or even leads to “a
44
45 magnetic gaze attraction” (Gainotti, D’Erme and Bartolomeo, 1991). The only remaining step
46
47 is the second one where participants have to disengage their attention from a stimulus
48
49 presented on the right and engage their attention on a stimulus presented on the left. We
50
51 believe that our N-patients were critically impaired in this temporal shift of attention from
52
53 their ipsilesional to their contralesional side.
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 Our result is also consistent with several past studies. Husain et al. (1997) have shown
4 that once attention is committed to the analysis of a visual object, there is an impairment in
5 the ability to direct it to another, even if both stimuli are presented at the same location. They
6 suggest that neglect has two components. First, there is a spatial bias to direct attention
7 towards stimuli processed by the undamaged cerebral hemisphere, and second, there is a
8 deficit in temporal processing, regardless of where attention is directed. Our result is also
9 consistent with Posner et al.'s (1984) specific account of the attentional disruption in parietal
10 extinction. For these authors, parietal extinction reflects a difficulty in disengaging attention
11 from ipsilesional events in order to detect contralesional events. Lastly, our result is consistent
12 with a deficit observed on the vertical-horizontal illusion in neglect patients (de Montalembert
13 and Mamassian, 2010). We found that an horizontal-'T' figure oriented to the left produced
14 much less bias than the same figure oriented to the right, as if neglect patients had difficulty to
15 disengage from the junction of the horizontal and vertical segments when this junction was
16 presented ipsilaterally. In summary, the present study brings new evidence that neglect
17 patients present a dramatic deficit to disengage their attention on their ipsilesional side for
18 both spatial and temporal tasks.
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

REFERENCES

- 1
2
3
4
5
6
7 Allan, L. G. (1977). The time-order error in judgments of duration. *Canadian Journal of Psychology*, *31*, 24-31.
- 9
10 Azouvi, P., Samuel, C., Louis-Dreyfus, A., Bernati, T., Bartolomeo, P., et al. (2002). Sensitivity of clinical and behavioural tests of spatial neglect after right hemisphere stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *73*, 160-166.
- 14
15 Battelli, L., Pascual-Leone, A., & Cavanagh, P. (2007). The 'when' pathway of the right parietal lobe. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 204-210.
- 17
18 Baylis, G. C., Driver, J., & Rafal, R. (1993). Visual extinction and stimulus repetition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *5*, 453-466.
- 20
21 Baylis, G. C., Gore, C. L., Rodriguez, P. D., & Shisler, R. J. (2001). Visual extinction : The importance of binding dorsal and ventral visual pathways. *Visual Cognition*, *8*, 359-379.
- 24
25 Baylis, G. C., Simon, S. L., Baylis, L. L., & Rorden, C. (2002). Visual extinction with double simultaneous stimulation : What is simultaneous ? *Neuropsychologia*, *40*, 1027-1034.
- 28
29 Becker, E., & Karnath, H. O. (2007). Incidence of visual extinction after left versus right hemisphere stroke. *Stroke*, *38*, 3172-3174.
- 31
32 Brainard, D. H. (1997). The psychophysics toolbok. *Spatial Vision*, *10*, 433-436.
- 33
34 Cate, A., & Behrmann, M. (2002). Spatial and temporal influences of extinction. *Neuropsychologia*, *40*, 2206-2225.
- 36
37 Church, R. M., & Gibbon, J. (1982). Temporal generalization. *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes*, *8*, 165-186.
- 39
40 Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*, 201-215.
- 42
43 Crawford, J. R., & Garthwaite, P. H. (2007). Comparison of a single case to a control or normative sample in neuropsychology : Development of a Bayesian approach. *Cognitive Neuropsychology*, *24*, 343-372.
- 47
48 Crawford, J. R., Garthwaite, P. H., & Porter, S. (2010). Point and interval estimates of effect sizes for the case-controls design in neuropsychology : Rationale, methods, implementations, and proposed reporting standards. *Cognitive Neuropsychology*, DOI :10.1008/02643294.2010.513967.
- 52
53 de Montalembert, M., Auclair, L., & Mamassian, P. (2010). «Where is the sun » for hemi-neglect patients ? *Brain and Cognition*, *72*, 264-270.
- 56
57 de Montalembert, M. & Mamassian, P. (2010). The vertical-horizontal illusion in hemi-spatial neglect. *Neuropsychologia*, *48*, 3245-3251.
- 59
60 di Pellegrino, G., Basso, G., & Frassinetti, F. (1997). Spatial extinction on double asynchronous stimulation. *Neuropsychologia*, *35*, 1215-1223.

- 1
2
3 Eisler, H., Eisler, A. D., & Hellström, Å. (2008). Psychophysical issues in the study of time
4 perception. In *Psychology of Time* (Eds.) Grondin, S. Emerald Group.
5
6 Gainotti, G., D'Erme, P., & Bartolomeo, P. (1991). Early orientation of attention toward the
7 half space ipsilateral to the lesion in patients with unilateral brain damage. *Journal of*
8 *Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, *54*, 1082-1089.
9
10 Gainotti, G., Messerli, P., & Tissot, R. (1972). Qualitative analysis of unilateral spatial
11 neglect in relation to laterality of cerebral lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery*
12 *and Psychiatry*, *35*, 545-550.
13
14 Heilman, K. M., Watson, R. T., & Valenstein, E. (1993). Neglect and related disorders. In K.
15 M. Heilman and E. Valenstein (Eds.), *Clinical neuropsychology* (pp. 279-336). New
16 York: Oxford University Press.
17
18 Hellström, Å. (1985). The time-order error and its relatives: Mirrors of cognitive processes in
19 comparing. *Psychological Bulletin*, *97*, 35-61.
20
21 Hellström, Å. (2003). Comparison is not just subtraction: Effects on time- and space-order on
22 subjective stimulus difference. *Perception & Psychophysics*, *65*, 1161-177.
23
24 Husain, M., Shapiro, K., Martin, J., & Kennard, C. (1997). Abnormal temporal dynamics of
25 visual attention in spatial neglect patients. *Nature*, *385*, 154-156.
26
27 Johnston, A., Arnold, D. H., & Nishida, S. (2006). Spatially Localized Distortions of Event
28 Time. *Current Biology*, *16*, 472-479.
29
30 Kinsbourne, M. (1987). Mechanisms of unilateral neglect. In M. Jeannerod (Ed.),
31 *Neurophysiological and neuropsychological aspects of unilateral neglect* (pp. 69-86).
32 Amsterdam: Elsevier.
33
34 Meck, W. H. (2006). Neuroanatomical localization of an internal clock: A functional link
35 between mesolimbic, nigrostriatal and mesocortical dopaminergic systems. *Brain*
36 *Research*, *1109*, 93-107.
37
38 Nobre, A. C., & Coull, J. T. (2010). *Attention and Time*. Oxford: Oxford University Press.
39
40 Pelli, D. G. (1997). The Video Toolbox software of visual psychophysics: Transforming
41 numbers into movies. *Spatial Vision*, *10*, 437-442.
42
43 Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., & Rafal, R. (1984). Effects of parietal injury on
44 covert orienting of visual attention. *Journal of Neuroscience*, *4*, 1863-1874.
45
46 Robertson, I. H., & Halligan, P. W. (1999). *Spatial neglect: A clinical handbook for diagnosis*
47 *and treatment*. Hove, UK: Psychology Press Ltd.
48
49 Rorden, C., Jelsone, L., Simon-Dack, S., Baylis, L. L., & Baylis, G. C. (2009). Visual
50 extinction: The effect of temporal and spatial bias. *Neuropsychologia*, *47*, 321-329.
51
52 Rorden, C., Mattingley, J. B., Karnath, H.-O., & Driver, J. (1997). Visual extinction and prior
53 entry: Impaired perception of temporal order with intact motion perception after
54 unilateral parietal damage. *Neuropsychologia*, *35*, 421-433.
55
56 Rousseaux, M., Beis, J. M., Pradat-Diehl, P., et al. (2001). Présentation d'une batterie de
57 dépistage de la négligence spatiale. *Revue Neurologique*, *157*, 1385-1400.
58
59
60

Schenkenberg, T., Bradford, D. C., & Ajax, E. T. (1980). Line bisection and unilateral visual neglect in patients with neurologic impairment. *Neurology*, 30, 509-517.

For Peer Review

1
2
3 **ACKNOWLEDGMENTS**
4

5
6 This work was supported by a Grant from the Région Ile de France (NeRF, Neuropôle de
7
8 Recherche Francilien).
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

For Peer Review

TABLE AND FIGURE CAPTIONS

TABLE 1. Demographic and neurological data on the five neglect patients and two right brain damaged patients. All patients presented a right brain lesion. The letter “T” stands for Temporal, “P” for Parietal, and “Ant F.” for Anterior Frontal. For line bisection, positive deviations are rightward. Percentages correspond to: $((\text{left distance} - \text{half of stimulus line length}) / (\text{half of stimulus line length})) \times 100$. A star (*) corresponds to a deviation greater than 11.1% and is considered pathological (Schenkenberg, Bradford, and Ajax, 1980). For cancellation tests, left/right correct responses are reported. The landscape drawing, consisting of a central house with two trees on each side, was scored by assigning two points to the house and one point to each tree that was completely copied (Gainotti et al., 1972). The extinction was tested with the BEN task (Azouvi et al., 2002; Rousseaux et al., 2001); a “+” means the presence of the extinction symptom.

FIGURE 1. Experimental temporal conditions. Figure 1A represents the two conditions, on the left when stimuli are presented sequentially, and on the right when they overlap. In each condition the two discs (blue and red) were shown diametrically opposed (here left and right, although any other position was possible). Figure 1B represents some examples for both temporal conditions, on the left when stimuli are presented in a sequential manner, on the right when they overlap in time. One disc was always presented for one second (the standard) and the other (the test) was presented for a variable duration such that the duration ratio varied between 0.3 and 3.0. In the sequential condition, the second disc follows the first one after half a second. In the examples (2) and (3), the standard is presented before the test.

FIGURE 2. Results for the two temporal conditions. The proportion of times the first disc was perceived to last longer than the second disc is shown against the duration ratio (first disc duration divided by second). Colors of the psychometric functions represent the two temporal

1
2
3 conditions (in blue the sequential condition, in green the overlap condition). Data were pooled
4
5 across all control participants (A: N=20), left neglect patients (B: N=5), and right brain
6
7 damaged patients without neglect (C: N=2).
8
9

10
11 **FIGURE 3.** Comparison between sequential and overlap sensitivities. Thresholds for the
12
13 overlap condition are plotted against those for the sequential condition. Each circle represents
14
15 one participant, control participants as black circles (N=20), left neglect patients as red filled
16
17 circles (N=5), and RH-patients as red open circles (N=2). The overlap condition was more
18
19 difficult (higher thresholds) for the majority of participants.
20
21

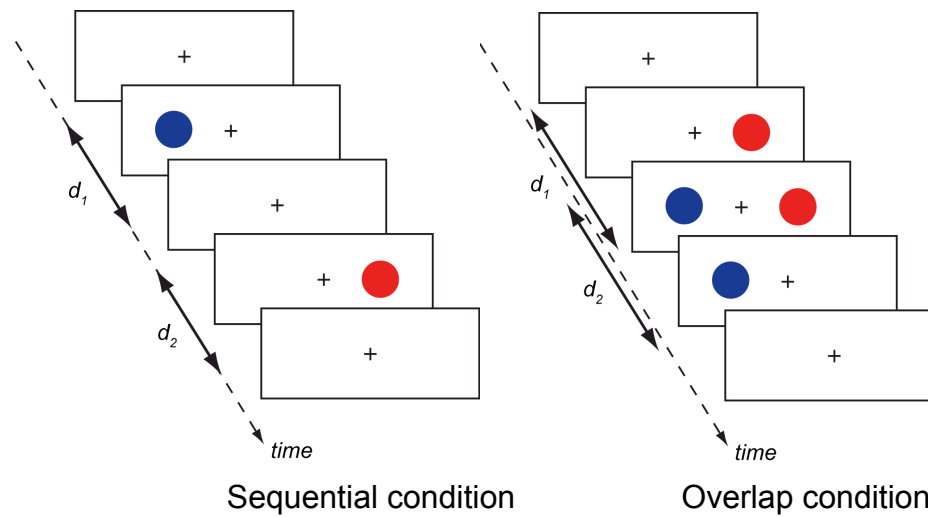
22
23
24 **FIGURE 4.** Effect of presenting the stimuli left-to-right or right-to-left. Data were pooled
25
26 across all stimulus locations where the first disc was presented in the left hemifield and the
27
28 second one on the right (L -> R direction), and where the first disc was presented on the right
29
30 and the second on the left (R -> L). Mean thresholds across participants are shown against the
31
32 direction of the stimulus presentation and separately for the two temporal conditions. The left
33
34 plot shows mean performance for control participants (N=20) and the right plot represents all
35
36 neglect patients (N=5). There is a large drop of performance (high threshold) for neglect
37
38 patients in the overlap condition when the first stimulus was presented on the right. Error bars
39
40 are standard errors across participants.
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

TABLE 1

Patient	Gender /Age	Days from lesion onset	Etiology	Locus of lesion	Line bisection (% deviation)	Letter cancellation (max 30Left/30Right)	Landscape drawing (max 6)	Visual Extinction
N1	F/48	22	Ischemic	Right. T, P, subcortical	+15.2*	21/28	3	+
N2	F/50	41	Hemorrhagic	Right. P	+2.3	27/30	5	+
N3	M/36	28	Ischemic	Right. T, P	+8.9	16/27	3	+
N4	M/57	90	Hemorrhagic	Right. Thalamic	-1.2	22/30	6	+
N5	M/68	43	Ischemic	Right. P	+2.1	23/30	5	+
RH1	F/52	78	Ischemic	Right. T, P	-2.5	28/28	6	-
RH2	F/58	33	Ischemic	Right. Ant F	+0.9	29/30	5	-
Controls (N = 20)	46 ±14.64				2.1 ± 7.4	30/30	6	
Neglect (N = 5)	51.8 ±11.8	44.8 ± 26.8			5.5 ± 6.6	21.8 ± 4.0 / 29.0 ± 1.4	4.4 ± 1.3	
RH-Patients (N = 2)	55 ± 4.24	55.5 ± 31.8			-0.8 ± 2.4	29.5 ± 0.7 / 30.0 ± 0.0	5.5 ± 0.7	

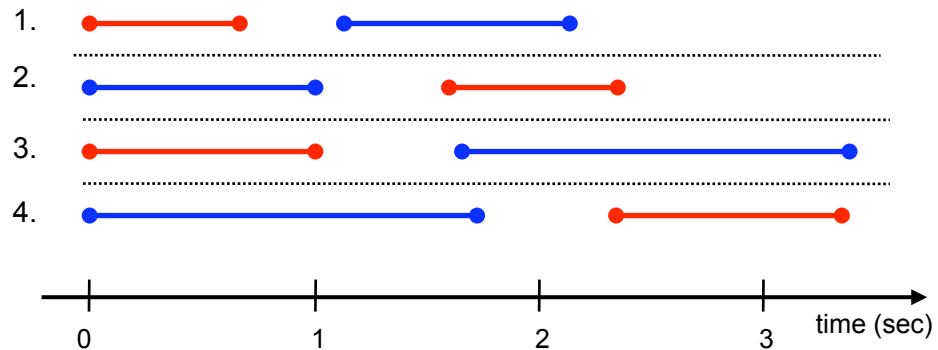
Figure 1.

A.



B.

Examples of Sequential Stimuli



Examples of Overlap Stimuli

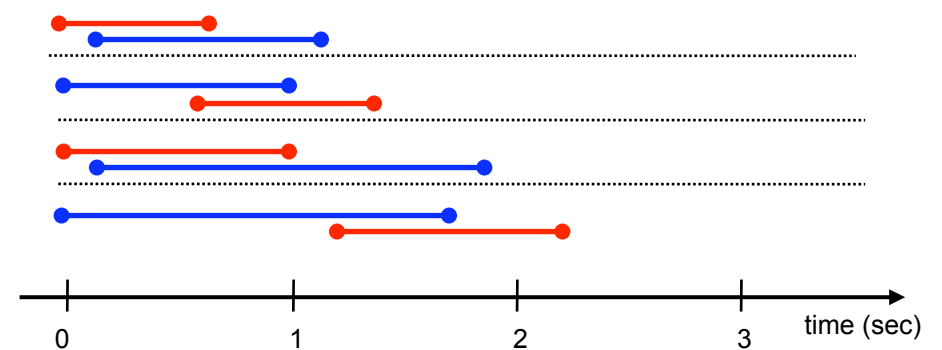
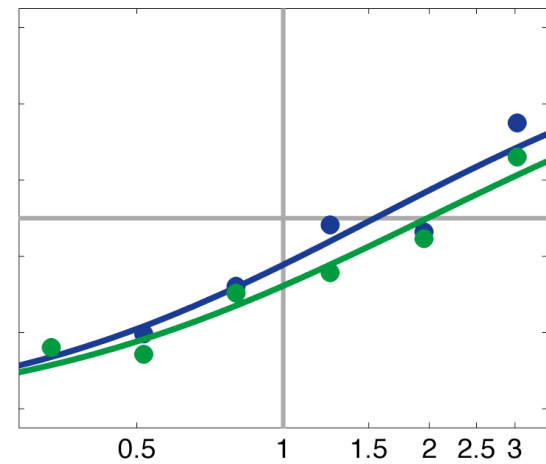
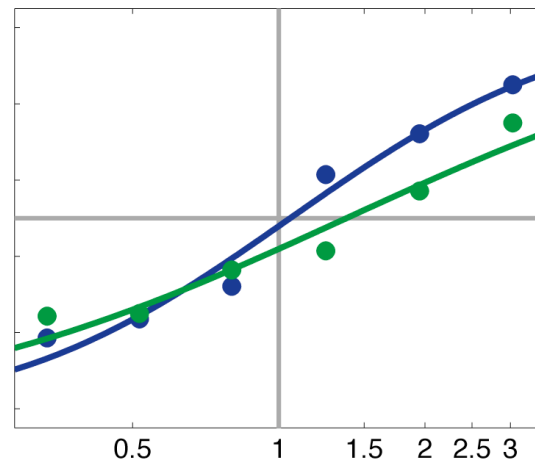
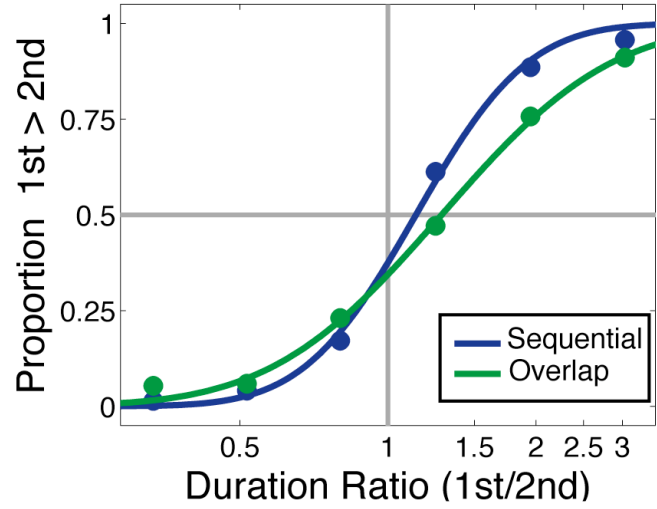


Figure 2.

A. Control Participants (N=20)

B. Left Neglect Patients (N=5)

C. RH Patients (N=2)



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

Figure 3.

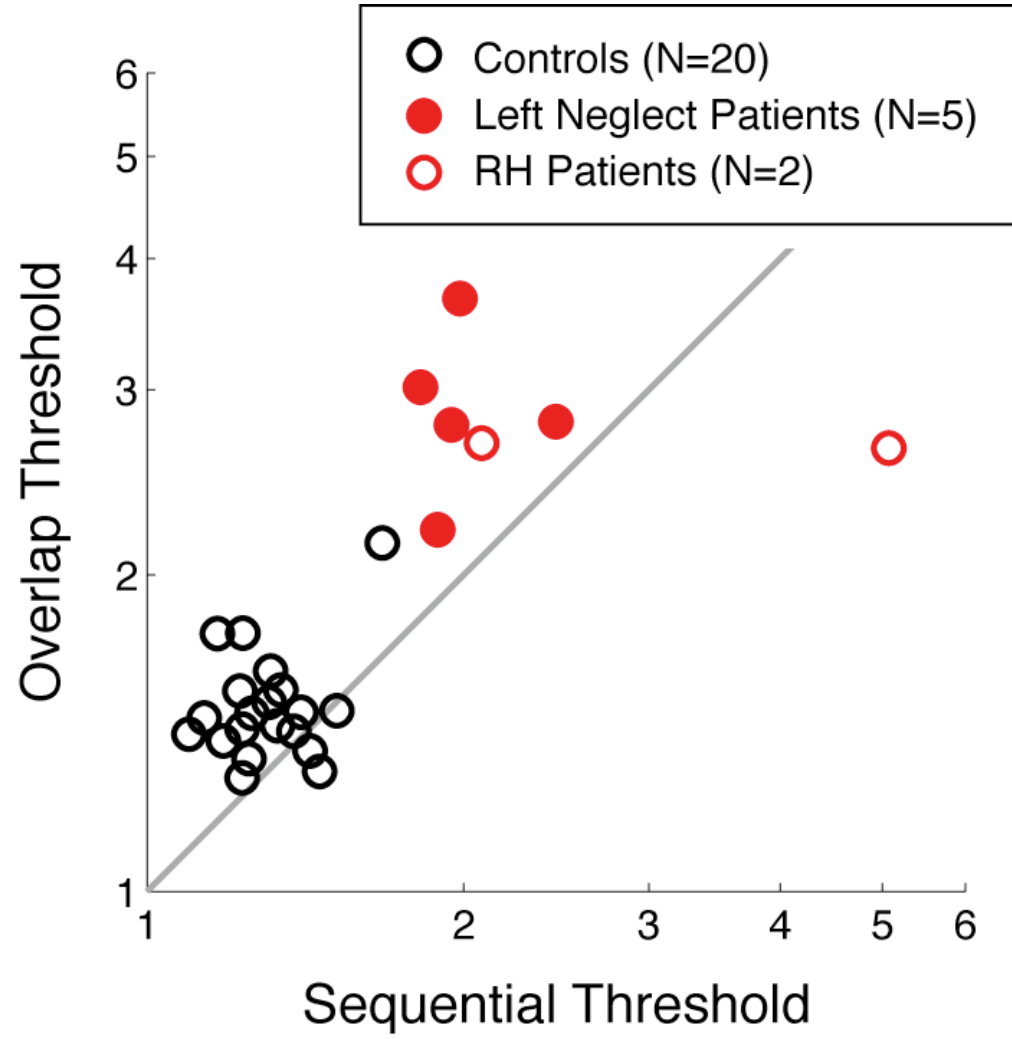
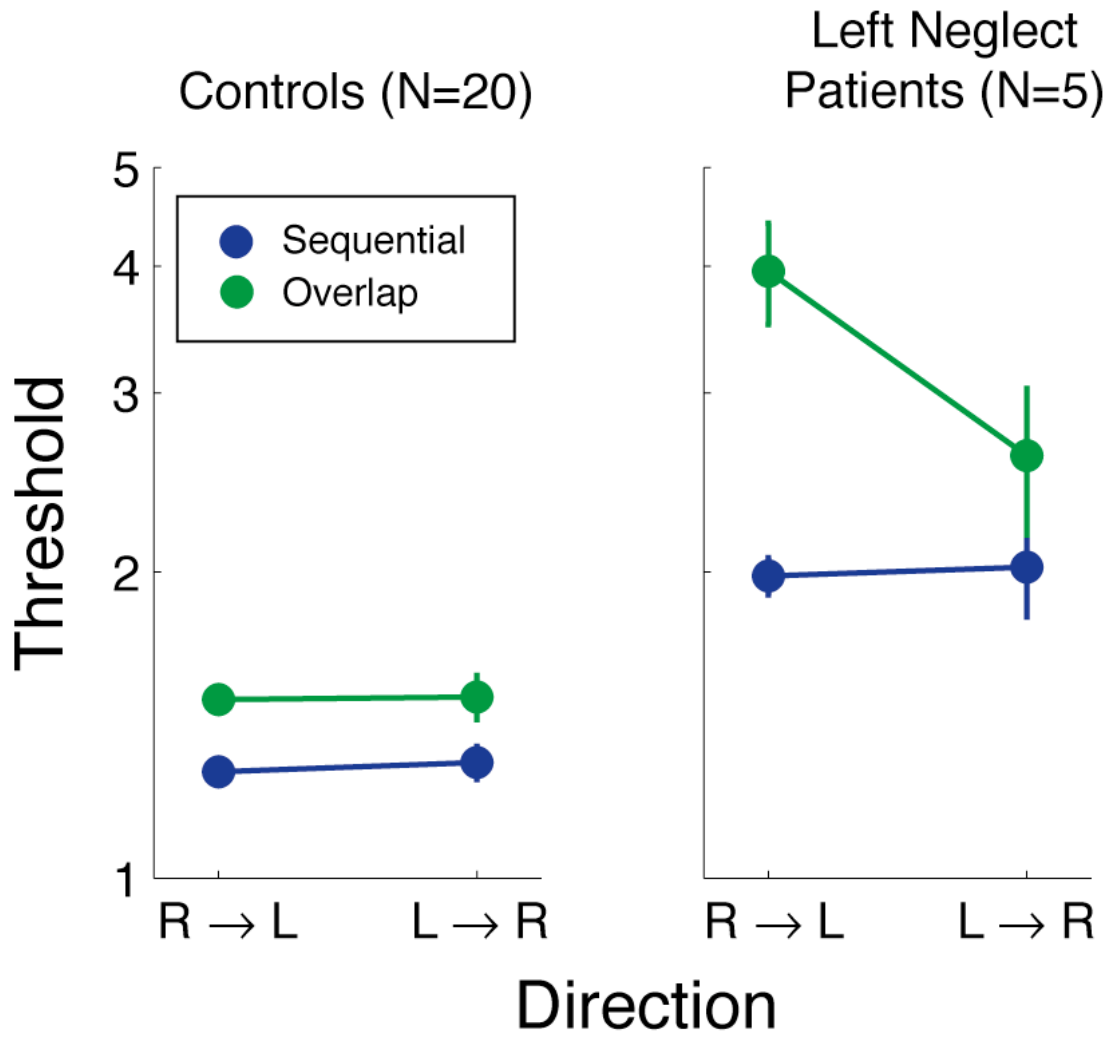


Figure 4.



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

Are impairments of time perception in schizophrenia a neglected phenomenon?

Submitted to the Journal of Physiology - Paris

Olivier Bonnot¹, Marie de Montalembert², Sylvie Tordjman³, Nathalie Coulon³

- 1) Child and Adolescent Department & Reference Center for Rare Disease with Psychiatric Expression, Groupe Hospitalier Pitié Salpêtrière, Assistance Publique Hôpitaux de Paris
- 2) Laboratoire Psychologie de la Perception, CNRS UMR 8158, Université Paris Descartes & Groupe Hospitalier Pitié Salpêtrière, AP-HP, Paris
- 3) Laboratoire Psychologie de la Perception, CNRS UMR 8158, Université Paris Descartes

Corresponding author :

Olivier Bonnot, M.D., Ph.D.

Child and Adolescent Department & Reference Center for Rare Disease with Psychiatric Expression, Groupe Hospitalier Pitié Salpêtrière, Assistance Publique Hôpitaux de Paris.

47-83 Boulevard de l'hôpital, 75013 Paris, France

tel : 0033 1 42 16 23 90; E-Mail : olivier.bonnot@psl.aphp.fr

Abstract

Psychiatrists based on clinical, phenomenological, and neurobiological arguments often observe deficit in time estimation in patients with schizophrenia. In healthy subjects cognitive models of time estimation have garnered a wide consensus for about thirty years. The current theory, supported by a connectionist model, postulates the existence of a cognitive Temporal Processor (Pt), also called pacemaker, which is supposed to stock Subjective Time Units (STU) depending mostly on memory and attentional resources.

Patients with schizophrenia are known to exhibit attentional and memory dysfunctions. Moreover, dopamine regulation mechanisms are involved in both temporal perception processes and schizophrenia. Thus, it is still unclear if temporal symptoms in schizophrenia are related to a specific disturbance in temporal processes or due to their cognitive or biological abnormalities. Authors propose a critic overview of literature in a wide range of fields, from psychopathology and phenomenology to neurosciences. If questions remain open on mechanisms, temporal perception appears to play a key role in schizophrenia and to be partially neglected in the current literature. 166 words

Key Words : Time / Schizophrenia / Psychoanalysis / Phenomenology / Neurosciences

Authors have no disclosure to declare

Introduction

Schizophrenia is a severe and complex psychiatric disorder. Core symptoms are hallucinations and delusion associated with disorganized thoughts (Andreasen, 1999). Despite several decades of research, pathogenesis of schizophrenia remains widely unknown. For a majority of authors, it is a neurodevelopmental disorder with impairment in cognitive processes such as attention, memory, executive functions and perception (Uhlhaas & Mishara, 2007; Van Os & Kapur, 2009). Perception of time is known to be impaired in schizophrenia, but it is a poorly studied field and a possible neglected phenomenon. However, time perception, which is a major human capacity, is also hard to understand. As St Augustine, philosopher and theologian of Vth century, said: *"What then is time? I know well enough what it is provided nobody asks me; but if I am asked and try to explain, I am baffled"* (in Confessions, Chapter XV). Philosophy proposes a distinction between physical time (*i.e.* which can be measured) and subjective time. Theories about subjectivity of time that may not exist without conscience emerges in modern philosophy following Kant's notion of *"inner sense"*. In a same way, but going further, Henri Bergson had redefine time perception by turning it into his *"life force"* concept, that will be inspiring for phenomenology trend.

More recently, cognitive neurosciences proposed an original time perception and estimation model whose impairment could be associated with psychiatric disease or even could be a part of their pathogenesis. This model involves attention and memory, two cognitive processes also involved in schizophrenia. Perceptual dysfunctions are known in schizophrenia but some questions remain open if they are a secondary or a core mechanism. Time perception is therefore in the same questioning.

The purpose of this article is to present an overview of the literature regarding time estimation and schizophrenia, to discuss specificity issues and to propose tracks for an integrative approach between psychoanalysis, phenomenology and neurosciences.

Evidence for a timing misperception in schizophrenia from phenomenology and psychopathology

Phenomenology refers to subjective experiences and was a very active thinking trend in the late 19th century, following Heidegger or Merleau-Ponty works. Phenomenologists, like Eugene Minkowski and Ludwig Binswanger, were interested in time processes at the exact same period when psychoanalysis said that unconscious was timeless.

For Eugene Minkowski (1933), "*lived time*", title of one of his main book, is severely impaired in schizophrenia. For him, "*lived time*" is closely related to "*life force*" (a concept developed by Henri Bergson, Bergson, 1995). In the line of Bleuler (1911), Minkowski thought that patients with schizophrenia suffer from a lack of reality perception, living in their own word. Regarding time, he explained that patients are lost in time because they are unable to segment duration, and, consequently, to imagine or to picture the change or time movement. The resulting state is called "geometrism" or "morbid rationalism", or rather "freezed, ultra logic and incommunicable" state. Furthermore, for him, there is a lack of lived time leading to a time freeze without capacity of dynamic perception. This may bring closer of Jean Sutter works on "*anticipation*". For Sutter (1956), "*anticipation*" is the result of the necessity for anybody to fit the word around, which is possible by anticipate what will happen. Delusion and hallucination create misunderstandings and false anticipations. Reality has lost its power of anticipation leading to transitivity, which is an attribution lapse. In the same line, Heidegger talked about "*Dasein*" and Binswanger of "*daseinanalysis*". A contemporary Japanese author makes time perception a central element in several psychiatric disease, especially in schizophrenia (Kimura, 2000; 2003). Time perception in schizophrenia is called "*ante festum*" (before the fest) contrary to bipolar disorder patients where it is called "*post festum*". "*Post festum*" is the idea of something definitively passed but leading to regrets, when "*ante festum*" in schizophrenic patients, marked a thing being ahead of present time. This phenomenon is the incapacity to live in the present, a kind of dissolution of natural

experience (Binswanger). *Anticipation* is obviously existing but inefficient and based on misjudgments.

To conclude, for phenomenologists “*lived time*” is frozen (Le Guen, 1958), broken (Fernandez Zoila, 1976) or collapsed (Minkowski, 1995, original ed 1933) while future is not or wrongly anticipated (Sutter, 1956; Kimura, 2000).

Unfortunately, clinically, there is no other diagnostic criterion concerning time than the imprecise *disorientation in time and space* (DTS), which is mainly associated with confusion or dementia. There is no DTS in schizophrenia but there is an impaired perception of time, also called *temporal syndrome* (Le Guen, 1958) and some authors have clinically noticed an inaccurate perception of time in patients (Ehrentheil & Jenney, 1960; Pearl & Berg, 1963; Mariategui & Flores, 1966; Crow & Stevens, 1978; Stevens *et al.*, 1978). These authors noticed in particular disorganization and impairments in time estimation.

From a psychopathological point of view, Claude le Guen (1958) thinks that patients with schizophrenia are not able to figure out themselves in time elapsed and time movement (Le Guen, 1958). This is a regressive (from a psychodynamic point of view) state in order to avoid psychic destructuration. Relationship to time is considered as the core symptom. Some authors have, indeed, proposed that impairment in time perception could lead to schizophrenic state and symptoms. Lost in time, the patient could elaborate delusions of two modalities. The first one is a neo-creation of symbolic time, leading to an adaptive state lowering mental pain. The second one is an alteration of real time with hallucination and delusion. These two modalities lead to the time misperception in patients with schizophrenia.

This time without movement is close to the idea of a timeless unconscious (Freud *Metapsychology*, 1915) and the open sky unconscious in psychosis. For psychoanalysis, subjective time (which was not specifically studied by Freud) is created by the meeting of memory and perception. During early developmental stages, infants start to distinguish between before and after and by this distinction they develop a perception of time (e.g.

Friedman, 2008; Piaget, 1969). As noticed by Diatkine, time perception comes up in anxiety. Intrusion of time in a timeless world may be presented as an early traumatism (Diatkine, 1995).

Even if primary state of time perception impairments is still discuss, psychoanalysts suggest that this may play a key role in the psychopathology of schizophrenia.

How to objectively evaluate this timing perception impairment?

Experimental psychology emerge in the 50th and naturally, because of these clinical and phenomenological observations, several experiments have been conducted on time perception (Clausen, 1950; Goldstone & Lhamon, 1956; Orme, 1966; Dilling & Rabin, 1967; Carlson & Feinberg, 1968; Johnson & Petzel, 1971; Lhamon & Goldstone, 1973; Densen, 1977; Wahl & Sieg, 1980; Tysk, 1983a, b; Fraisse, 1984; Rammsayer, 1990; Rammsayer & Lima, 1991; Tracy *et al.*, 1998; Bonnot *et al.*, 2000). These studies are difficult to compare as they used different methods from simple to complex and also different durations, mostly around few seconds but sometimes closer to minutes, and different stimuli modalities, visual or auditory. Moreover, these experimental studies were based on different experimental paradigms. Some authors used methods of reproduction of time interval, asking the subject to re-produce (vocally or physically by tapping with finger for example) a sound they just heard (Johnson & Petzel, 1971; Tracy *et al.*, 1998; Bonnot *et al.*, 2000); others researchers teams used comparison and discrimination methods (Lhamon & Goldstone, 1973; Rammsayer, 1990) or direct verbal estimation (Densen, 1977; Wahl & Sieg, 1980), while some others compared different experimental procedures (Tysk, 1983b; Elvevåg *et al.*, 2003). To summarize, many methods have been proposed for assessing mean estimates and variability, and the appropriateness of a method may well depend on the range of duration under investigation (for a review, see Grondin, 2010). Distorted perception of time or problems for processing time has been reported for people suffering from various psychiatric or neurological troubles, and some recent studies focused on time mis-perception in

schizophrenia. Interestingly, as we are going to illustrate in the further parts of this paper, all results show a tendency for patients with schizophrenia to overestimate the elapsed time and, in any case, those patients were less accurate in time estimation tasks than healthy participants (e.g. Carroll *et al.*, 2009; Davalos *et al.*, 2005; Elvevåg *et al.* 2003, Lee *et al.* 2009).

These experiments confirm clinical judgment about an impaired time perception in patients with schizophrenia but they are not able to explain the processes involved. This leads us to briefly present cognitive theories in time perception.

Arguments from neurosciences

An overview of cognitive theories of time perception

In the field of cognitive neurosciences, time perception is very studied, especially in healthy subject. Despite many unanswered questions and open discussions, a consensual model of time perception exists.

Early experiments focused on situations where the subject didn't know that he would have to do an estimation of time and had to estimate it retrospectively. This is the well-known "*retrospective paradigm*". In this case, which is common in real life, the participant have to look backward in his memory for a "trace" of the length of the event. The first idea is simple and suggests that the longest the event is, the largest will be the trace, in an analogical model (Ornstein, 1969). This model was too simple and couldn't explain the different estimation of same durations in, for example, different environmental conditions for the subject. A second model postulates that time estimation of a same duration should be shorter during a blank interval (no mental task) when it is compared to an active interval. Experiments with participants performing an attentional task of different complexity during a constant time period confirm this hypothesis (e.g. Elvevåg *et al.* 2000). This leads to the segmentation model. Cognitive process activated during the period to estimate leaves traces at regular intervals, which are counted by the subject to estimate time. The more processes

are activated, the longest the final time estimation is (Poynter, 1983). Following this work, the model was improved. During the interval period, mental tasks are always performed creating a “cognitive context” (Block, 1989). This cognitive context generates modifications, mainly temporary, which are traces of changes. Time estimation will be correlated to the type of processes activated during the period of estimation or to the number of processes/changes (Block, 1989). This retrospective model did not solve the question of blank interval and many authors thought that a so common activity should have been generated by a specific cognitive tool.

Intentional model is based on a cognitive processor described by Thomas and Weaver in 1975. The original experimental procedure compared performance in time estimation (i.e. patients were aware that the experiment was about time estimation) in three groups while performing simultaneously attentional tasks: (i) looking at a simple item picture with no specific task to do; (ii) looking at a complex picture with many items and being asked to count them; (iii) looking at a complex picture with few items and also asking to count them. Results show that time estimation (in second) was proportionally longer when items to count were few or zero. Memory model, presented below, should predict the exact opposite. The authors suggested two major hypotheses. First, they proposed that attentional resources are defined as fixed, meaning that in a multitask situation, there should be a sharing process. This phenomenon explains why performance is lower in attentional task when subjects are doing simultaneous tasks. Secondly, and supported by a connectionist model (Brown, 1995; Gibbon & Church, 1990), they postulated the existence of a cognitive Temporal Processor (Pt) which is supposed to stock Subjective Time Units (STU) depending mostly on allocated attentional resources. This temporal processor hypothesis, also called temporal module or pacemaker, was confirmed in several studies and an extensive literature (e.g. Block, 1989; Brown, 1995; Fortin et al., 1995; Predebon, 1995; Zakay et al., 2004; Zakay et al., 1994, Meck, 2005). Stream of pulse from the pacemaker results in a linearly increasing accumulator value (Alan et Gibbon, 1991; Gibbon 1981) and accurate estimation of time is

also memory based, and so depends on subject's cognitive performance (Fortin, 2002). Such a pacemaker-counter device forms the basis of many theoretical propositions and this view can be summarized as follows: the pacemaker emits pulses that are accumulated in a counter, and the number of pulses counted determines the perceived length of an interval. Discussion remains open on the exact role of cognitive processes, the number of pacemaker(s) and accumulator(s) or the type of memory activated in time estimation (for a complete discussion see Rubia & Smith, 2004; Grush, 2005).

Consensual theories postulate different cognitive processes activation depending on the paradigmatic condition. STU attentional model (e.g. Gibbon & Church, 1990) is accurate for prospective time estimation, while memory model is for retrospective condition. But in any cases both processes (pacemaker or memory based) are activated. According to this model, timing perception involves two successive steps. First is the storage of the temporal pulse in an accumulator. This step is a time specific process. The second step leads to a decision through a comparator between pulse level estimated in working memory and comparison with previously time duration samples from reference memory (Gibbon & Church, 1990). Obviously beyond specific timing processes, accurate time estimation requires attentional and memory resources (Rammsayer & Lima, 1991; Fortin & Couture, 2002; Meck, 2005). Cognitive experiments in this field indicated that accurate processing of temporal intervals in the range of seconds requires increased attentional and mnemonic demands (Fortin & Couture, 2002).

Neuroscience approach for timing perception in schizophrenia

The investigation of time perception is pertinent to the understanding of neurobiological and cognitive abnormalities of schizophrenia. Firstly, brain lesion and neuroimaging studies have shown that critical brain structures engaged in time perception include the prefrontal and parietal lobes (lateralized to the right), thalamus, basal ganglia and cerebellum (e.g. Mattel & Meck, 2004). These brain areas have been implicated in the pathophysiology of

schizophrenia, in terms of impaired coordination of activity among these regions (Andreasen et al., 1999). Secondly, pharmacological studies indicate that time perception performance is highly sensitive to dopaminergic modulation (e.g. Davis et al., 1991).

Clinical and experimental data strongly suggest that patients with schizophrenia are less accurate in time estimation than healthy subjects. But question remains open about the specificity of this clinical and behavioral impairment, as time estimation requires memory and attention resources. Memory impairments in schizophrenia are well known, both in working and episodic memory (Ranganath *et al.*, 2008; Forbes *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2009) and attention deficits are also well documented (Rund, 1998; Millan & Brocco, 2008). Moreover, in naturalistic experiments, episodic memory was also studied and suggests that patients with schizophrenia remember that an event occurs but don't know when (Rizzo *et al.*, 1996; Franck *et al.*, 2005). These results are in the line of previous observations and experiments showing that patients are not clinically suffering from a lack of memory capacities but rather than from disorganization in time line (Jenkins & Winkelman, 1966; Mo *et al.*, 1978). However, as for sub-clinic memory and attention processes, episodic memory is known to be impaired in schizophrenia and this may not be related to a specific timing mechanism deficit (Elvevåg *et al.*, 2000). Elvevåg et al. (2000) found that on a temporal generalization task, patients with schizophrenia were less accurate than controls at recognizing a standard duration. The performance of patients was also significantly different from controls on a temporal bisection task, in which participants categorized durations as short or long. They also found that patient's working memory did not correlate significantly with their performance on the duration judgment tasks. They concluded that patients with schizophrenia are less accurate at estimating brief time periods and that this deficit may reflect dysfunction of biopsychological timing processes. The episodic memory dysfunction results mostly from a predominant failure of strategic processing at encoding, although an impairment of strategic processing at retrieval cannot be ruled out. Some authors suggest

that it is not the execution of the encoding strategies that is defective but, rather, their self-initiation (Danion *et al.*, 2007).

Consequently, it is difficult to delineate deficits of temporal perception from generalized impairments of attention or memory, especially in schizophrenia.

Lee, Bhaker, Mysore *et al.* (2009) investigated time perception dysfunction and its neuropsychological correlates in patients with schizophrenia. In their study, thirty-eight patients and thirty-eight age and sex matched healthy volunteers were compared in an auditory temporal bisection paradigm using two interval ranges (a 400/800ms condition and a 1000/2000ms condition). In the temporal bisection, subjects were required to categorise a probe duration as short or long, based upon the similarity with two reference durations. All subjects also completed a battery of neuropsychological tests measuring sustained attention, short and long-term memory and executive function. In the 400/800ms condition, patients judged durations significantly shorter than did control subjects. They also found that patients exhibited decreased temporal sensitivity in both conditions. Furthermore, they found in both groups a negative association between temporal sensitivity and sustained attention for the 400/800ms condition, and between temporal sensitivity and long-term memory for the 1000/2000ms condition. In patients, short-term memory performance was negatively associated with duration judgment in both conditions, while executive dysfunction was correlated to a general performance deficit in the 400/800ms. They conclude that time perception abnormalities in schizophrenia might be a part of neuropsychological dysfunction. Others recent studies try to address this problematic (i.e. is time mis-perception a single or a more generalized disorder?) by employing brief visual or auditory stimuli in the range of milliseconds (50-100ms), which let minimal demands in non-temporal processes. Authors used discrimination tasks and showed that patients with schizophrenia were less accurate in their timing judgment than healthy controls (Rammsayer & Lima, 1991; Elvevåg *et al.*, 2003; Carroll *et al.*, 2009). The role of attentional resources is more important when patients with schizophrenia have to evaluate a specific duration, by a reproduction method, in two different

conditions (one blank situation with no task and one with an attention consuming task). These results confirm previous work and are an argument for a deficit in a specific timing process.

Bonnot *et al.* (2000) used retrospective and prospective conditions as defined by Zakay (Zakay, 1993; Zakay *et al.*, 1994) with schizophrenic patients in a time reproduction task. Results show less accuracy for time estimation in patients with schizophrenia compared to healthy participants and an overestimation in both condition is found (Bonnot *et al.*, 2000). These results suggest that time processor may not be the only impairment involved in time misperception in schizophrenia. Attention and memory, which are by themselves impaired and also involved in time estimation, are confusions factors in the field of schizophrenia (Bonnot & Georgieff, 2000; Carroll *et al.*, 2009) and time perception itself (Meck, 2005).

Moreover, biological mechanisms involved in schizophrenia and time estimation cognitive processes are close. Indeed, biological approach of time perception and research in human and animal in this field suggest that timing mechanisms are affected by the functioning of dopamine (Maricq *et al.*, 1981; Maricq & Church, 1983; Rammsayer, 1990; Rammsayer, 1993; Harrington *et al.*, 1998). Dopamine dysregulation is involve in schizophrenia pathogenesis and recent research point out the evidence for (i) a subcortical hyperstimulation of D2 receptors underlying positive symptoms and (ii) cortical hypodopaminergia-mediating cognitive disturbances and negative symptoms (for a review see, Guillin *et al.*, 2007; Howes & Kapur, 2009). Moreover, antipsychotics are known to be associated with an impairment in the estimation of time interval and various researches show that the discrimination of sound duration is affected by the psychotic treatment (for a review see Meck, 1996))

The dimensional approach of schizophrenia suggests that three dimensions account for the interrelationships among the symptoms of schizophrenia (positive, negative and disorganization). The hypothesis of “cognitive dysmetria” is the cognitive or mental equivalent of motor dysmetria: a disruption in the fluid coordination of mental activity that is the hallmark

of normal cognition. This model takes place into a neurodevelopmental approach of schizophrenia (Andreasen, 1999; Andreasen *et al.*, 1999). The core idea is that cognitive defects are the key symptoms and play an important role in the pathogenesis of the trouble and, also, may be mediated by dysfunction in the cortico–cerebellar–thalamic–cortical circuit (CCTCC). Evidence from neuroimaging and neuroanatomy (Antonova *et al.*, 2004; Picard *et al.*, 2008) suggests that the CCTCC performs a similar function in monitoring and coordinating the fluid execution of mental activity (synchrony) and that a disruption in the activity of this circuit leads to cognitive dysmetria, and ultimately, to the disordered cognition and the clinical symptoms of schizophrenia (Andreasen & Pierson, 2008). The role of the CCTCC is to facilitate the smooth planning and execution of both motor and cognitive activities. When these activities become dysmetric, the vast range of symptoms that characterize schizophrenia may occur.

Conclusion

Clinical evidence associated with psychopathological, biological and cognitive theories strongly suggest that patients with schizophrenia have a deficit in time perception. Discrimination and reproduction of duration have been found constantly impaired and disorganized.

While psychopathological and phenomenological works strongly suggest that time perception disturbance may be a key, and sometimes the core symptom in schizophrenia, neurosciences studies failed to do so. The question of specificity of temporal perception impairments in schizophrenia remains open.

This question is larger than time perception mechanisms. The main idea of neurosciences is that there is no need to take care of time symptoms of patients with schizophrenia if they are “only” secondary to thought disorders and cognitive primary impairments. This debate refers to etiologic / organic *versus* psychogenesis / psychological dichotomy and may be overtaken. Developmental psychology is one way to allow integrative approach going below the nature

or nurture controversy. Indeed, it is well known now that development involves contribution of both genes and environment (for a complete overview, see Karmiloff-Smith, 2009). This perspective, called neuroconstructivism or probabilistic epigenesis (Gottlieb, 2007) goes beyond simple causality; it postulates that there are constant interactions between environment (physical, social or cultural), behavior, neural or genetic activity. Moreover, these authors strongly insist on the fact that these interactions take place between these domains and are time sensitive. Development is a systemic dialectical process. These models open wild perspective for research and comprehension. Therefore, time perception impairment may be related to attentional and memory processes, as claimed by neurosciences, but it also plays a role by itself in others domains.

In another field of medicine, patients with microdeletion 22q11 are considered to present a visuo-spatial impairment, genetically related. This impairment is probably present in early stage of age and leads, in some cases, to dyscalculia, logical thinking disorders and dyspaxia (Simon *et al.*, 2005). Interestingly, microdeletion 22q11 is related to schizophrenia genetic defect (Horowitz *et al.*, 2005). It would be interesting to study patients with this genetic defect in a longitudinal way and see if they will present some timing troubles.

Actual cognitive researches are static and did not study developmental aspects of time estimation and its interactions with other than cognitive domain, especially behavioral or clinical domains. Consciousness needs time to be in the reality, and that is the major result of phenomenological and psychoanalysis research. Schizophrenia is a neurodevelopmental disorder, and this implicates that infants may construct themselves with some sub-impairments.

There is still a lot of work to do to separate the exact sources of variability in temporal judgments in patients with schizophrenia and the study of the developmental course of time perception could be an interesting way to do it. Whatever is the role of temporal deficits in the pathogenesis of schizophrenia (i.e. a more general cognitive disorder or a core role), clinical and phenomenological data encourage us to go further and developmental psychology should be an interesting way to follow.

References

- Andreasen NC. (1999). A unitary model of schizophrenia: Bleuler's "fragmented phrene" as schizencephaly. *Arch Gen Psychiatry* **56**, 781-787.
- Andreasen NC, Nopoulos P, O'Leary DS, Miller DD, Wassink T & Flaum M. (1999). Defining the phenotype of schizophrenia: cognitive dysmetria and its neural mechanisms. *Biol Psychiatry* **46**, 908-920.
- Andreasen NC & Pierson R. (2008). The role of the cerebellum in schizophrenia. *Biol Psychiatry* **64**, 81-88.
- Antonova E, Sharma T, Morris R & Kumari V. (2004). The relationship between brain structure and neurocognition in schizophrenia: a selective review. *Schizophr Res* **70**, 117-145.
- Bergson H. (1907). *L'évolution créatrice*. Presses Universitaire de France, Paris.
- Bleuler, E. (1911). *Dementia praecox or the group of schizophrenias*. New York: International Universities Press.
- Bonnot O & Georgieff N. (2000). Annales Médico-Psychologiques. *Processus cognitifs de la temporalité : Apport dans l'étude de la schizophrénie* **158**, 475-482.
- Bonnot O, Georgieff N & Dalery J. (2000). Etude clinique des troubles de la temporalité chez les schizophrènes. *Revue française de Psychiatrie et de Psychologie Médicale* **76-80**.
- Carlson VR & Feinberg I. (1968). Individual variations in time judgment and the concept of an internal clock. *J Exp Psychol* **77**, 631-640.
- Carroll CA, O'Donnell BF, Shekhar A & Hetrick WP. (2009). Timing dysfunctions in schizophrenia span from millisecond to several-second durations. *Brain Cogn* **70**, 181-190.
- Clausen J. (1950). An evaluation of experimental methods of time judgment. *J Exp Psychol* **40**, 756-761.
- Crow TJ & Stevens M. (1978). Age disorientation in chronic schizophrenia: the nature of the cognitive deficit. *Br J Psychiatry* **133**, 137-142.
- Danion JM, Huron C, Vidailhet P & Berna F. (2007). Functional mechanisms of episodic memory impairment in schizophrenia. *Can J Psychiatry* **52**, 693-701.
- Davalos, D.B., Kisley, M.A. & Freedman, R. (2005). Behavioral and electrophysiological indices of temporal processing dysfunction in schizophrenia. *Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences*, **17**, 517-525.
- Davis K.L., Kahn, R.S., Ko, G., & Davidson, M. (1991). Dopamine in schizophrenia: a review and reconceptualization. *American Journal of Psychiatry*, **148**, 1474-1486.
- Densen ME. (1977). Time perception and schizophrenia. *Percept Mot Skills* **44**, 436-438.
- Diatkine R. (1995). Intemporalité et coordonnées temporelles. *Revue Française de Psychanalyse* **LIX**, 993-997.
- Dilling CehrA & Rabin AI. (1967). Temporal experience in depressive states and schizophrenia. *J Consult Psychol* **31**, 604-608.

- Ehrentheil OF & Jenney PB. (1960). Does time stand still for some psychotics? *Arch Gen Psychiatry* **3**, 1-3.
- Ellevåg B, Egan MF & Goldberg TE. (2000). Memory for temporal order in patients with schizophrenia. *Schizophr Res* **46**, 187-193.
- Ellevåg B, McCormack T, Gilbert A, Brown GD, Weinberger DR & Goldberg TE. (2003). Duration judgements in patients with schizophrenia. *Psychol Med* **33**, 1249-1261.
- Fernandez Zoila A. (1976). Le temps brisé des schizophrènes. *L'Evolution Psychiatrique* **41**, 975-991.
- Forbes NF, Carrick LA, McIntosh AM & Lawrie SM. (2009). Working memory in schizophrenia: a meta-analysis. *Psychol Med* **39**, 889-905.
- Fortin C & Couture E. (2002). Short-term memory and time estimation: beyond the 2-second "critical" value. *Can J Exp Psychol* **56**, 120-127.
- Fraisse P. (1984). Perception and estimation of time. *Annu Rev Psychol* **35**, 1-36.
- Franck N, Posada A, Pichon S & Haggard P. (2005). Altered subjective time of events in schizophrenia. *J Nerv Ment Dis* **193**, 350-353.
- Friedman, W. J. (2008). Developmental Perspectives on the Psychology of Time. *In Psychology of Time*, Grondin, S. Eds Emerald Group Publishing.
- Gibbon J & Church RM. (1990). Representation of time. *Cognition* **37**, 23-54.
- Goldstone S & Lhamon WT. (1956). The time sense; estimation of one second durations by schizophrenic patients. *AMA Arch Neurol Psychiatry* **76**, 625-629.
- Gottlieb G. (2007). Probabilistic epigenesis. *Dev Sci* **10**, 1-11.
- Grondin, S. (2010). Timing and time perception: A review of recent behavioral and neuroscience findings and theoretical directions. *Attention, Perception & Psychophysics*, **72**, 561-582.
- Grush R. (2005). Internal models and the construction of time: generalizing from state estimation to trajectory estimation to address temporal features of perception, including temporal illusions. *J Neural Eng* **2**, S209-218.
- Guillin O, Abi-Dargham A & Laruelle M. (2007). Neurobiology of dopamine in schizophrenia. *Int Rev Neurobiol* **78**, 1-39.
- Harrington DL, Haaland KY & Knight RT. (1998). Cortical networks underlying mechanisms of time perception. *J Neurosci* **18**, 1085-1095.
- Horowitz A, Shifman S, Rivlin N, Pisante A & Darvasi A. (2005). A survey of the 22q11 microdeletion in a large cohort of schizophrenia patients. *Schizophr Res* **73**, 263-267.
- Howes OD & Kapur S. (2009). The dopamine hypothesis of schizophrenia: version III--the final common pathway. *Schizophr Bull* **35**, 549-562.
- Jenkins SB & Winkelman AC. (1966). Inverted perception of time sequence in mental disorders. *Int J Neuropsychiatry* **2**, 122-128.
- Johnson JE & Petzel TP. (1971). Temporal orientation and time estimation in chronic schizophrenics. *J Clin Psychol* **27**, 194-196.

- Karmiloff-Smith A. (2009). Nativism versus neuroconstructivism : rethinking the study of developmental disorders. *Dev Psychopathol* **45**, 56-63.
- Kimura B. (2000). *L'Entre - Une approche phénoménologique de la schizophrénie*. Editions Jérôme Millon, Paris.
- Kimura B. (2003). Disturbance of timing and selfhood in schizophrenia. *Seishin Shinkeigaku Zasshi* **105**, 729-732.
- Lee, K.H., Bhaker, R.S., Mysore, A., Parks, R.W., Birkett, P.B.L. & Woodruff, P.W.R. (2009). Time perception and its neuropsychological correlates in patients with schizophrenia and in healthy volunteers. *Psychiatric Research*, *166*, 174-183.
- Le Guen C. (1958). Le temps figé du schizophrène *Entretien Psychiatrique* **22**, 701-735.
- Lhamon WT & Goldstone S. (1973). Temporal information processing in schizophrenia. *Arch Gen Psychiatry* **28**, 44-51.
- Matell, M.S., and Meck, W.H. (2004). Cortico-striatal circuits and interval timing: coincidence detection of oscillatory processes. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *21*, 139-170.
- Mariategui J & Flores JR. (1966). The experience of suspended time in schizophrenia. *Rev Neuropsiquiatr* **29**, 301-319.
- Maricq AV & Church RM. (1983). The differential effects of haloperidol and methamphetamine on time estimation in the rat. *Psychopharmacology (Berl)* **79**, 10-15.
- Maricq AV, Roberts S & Church RM. (1981). Methamphetamine and time estimation. *J Exp Psychol Anim Behav Process* **7**, 18-30.
- Meck WH. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Brain Res Cogn Brain Res* **3**, 227-242.
- Meck WH. (2005). Neuropsychology of timing and time perception. *Brain Cogn* **58**, 1-8.
- Millan MJ & Brocco M. (2008). Cognitive impairment in schizophrenia: a review of developmental and genetic models, and pro-cognitive profile of the optimised D(3) > D(2) antagonist, S33138. *Thérapie* **63**, 187-229.
- Minkowski E. (1995, original ed 1933). *Le temps vécu*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Mo SS, Kersey R & Huang DD. (1978). Weakness and instability of time expectancy in schizophrenia. *J Clin Psychol* **34**, 37-44.
- Orme JE. (1966). Time estimation and the nosology of schizophrenia. *Br J Psychiatry* **112**, 37-39.
- Pearl D & Berg PS. (1963). Time perception and conflict arousal in schizophrenia. *J Abnorm Soc Psychol* **66**, 332-338.
- Piaget, J. (1969). *The child's conception of time*. London: Routledge & Kegan Paul.
- Picard H, Amado I, Mouchet-Mages S, Olie JP & Krebs MO. (2008). The role of the cerebellum in schizophrenia: an update of clinical, cognitive, and functional evidences. *Schizophr Bull* **34**, 155-172.

- Rammsayer T. (1990). Temporal discrimination in schizophrenic and affective disorders: evidence for a dopamine-dependent internal clock. *Int J Neurosci* **53**, 111-120.
- Rammsayer TH. (1993). On dopaminergic modulation of temporal information processing. *Biol Psychol* **36**, 209-222.
- Rammsayer TH & Lima SD. (1991). Duration discrimination of filled and empty auditory intervals: cognitive and perceptual factors. *Percept Psychophys* **50**, 565-574.
- Ranganath C, Minzenberg MJ & Ragland JD. (2008). The cognitive neuroscience of memory function and dysfunction in schizophrenia. *Biol Psychiatry* **64**, 18-25.
- Rizzo L, Danion JM, van der Linden M & Grange D. (1996). Patients with schizophrenia remember that an event has occurred, but not when. *Br J Psychiatry* **168**, 427-431.
- Rubia K & Smith A. (2004). The neural correlates of cognitive time management: a review. *Acta Neurobiol Exp (Wars)* **64**, 329-340.
- Rund BR. (1998). A review of longitudinal studies of cognitive functions in schizophrenia patients. *Schizophr Bull* **24**, 425-435.
- Simon TJ, Bearden CE, Mc-Ginn DM & Zackai E. (2005). Visuospatial and numerical cognitive deficits in children with chromosome 22q11.2 deletion syndrome. *Cortex* **41**, 145-155.
- Stevens M, Crow TJ, Bowman MJ & Coles EC. (1978). Age disorientation in schizophrenia: a constant prevalence of 25 per cent in a chronic mental hospital population? *Br J Psychiatry* **133**, 130-136.
- Sutter J. (1956). L'anticipation des schizophrènes. *L'Evolution Psychiatrique*, 56-63.
- Tracy JI, Monaco C, McMichael H, Tyson K, Chambliss C, Christensen HL & Celenza MA. (1998). Information-processing characteristics of explicit time estimation by patients with schizophrenia and normal controls. *Percept Mot Skills* **86**, 515-526.
- Tysk L. (1983a). Estimation of time and the subclassification of schizophrenic disorders. *Percept Mot Skills* **57**, 911-918.
- Tysk L. (1983b). Time estimation by healthy subjects and schizophrenic patients: a methodological study. *Percept Mot Skills* **56**, 983-988.
- Uhlhaas PJ & Mishara AL. (2007). Perceptual anomalies in schizophrenia: integrating phenomenology and cognitive neuroscience. *Schizophr Bull* **33**, 142-156.
- van Os J & Kapur S. (2009). Schizophrenia. *Lancet* **374**, 635-645.
- Wahl OF & Sieg D. (1980). Time estimation among schizophrenics. *Percept Mot Skills* **50**, 535-541.
- Wang Y, Cui J, Chan RC, Deng Y, Shi H, Hong X, Li Z, Yu X, Gong QY & Shum D. (2009). Meta-analysis of prospective memory in schizophrenia: nature, extent, and correlates. *Schizophr Res* **114**, 64-70.
- Zakay D. (1993). Time estimation methods--do they influence prospective duration estimates? *Perception* **22**, 91-101.
- Zakay D, Tsal Y, Moses M & Shahar I. (1994). The role of segmentation in prospective and retrospective time estimation processes. *Mem Cognit* **22**, 344-351.

CHAPITRE 9

DISCUSSION

I. Résumé des expériences et principaux résultats de la thèse

Comprendre le rôle que jouent certaines structures cérébrales dans la cognition, humaine ou animale, est l'enjeu d'un formidable et riche courant de recherches, d'études physiologiques à celles en imagerie cérébrale, en passant par les travaux comportementaux. Les données issues de ces observations sont capitales pour la compréhension du fonctionnement cognitif en général, mais aussi lorsque survient une lésion cérébrale. Réciproquement, la neuropsychologie humaine offre un large champ de recherche pour mieux comprendre où sont traitées et intégrées les informations nécessaires à nos activités quotidiennes. Le cortex pariétal a fait l'objet de très nombreuses investigations (*e.g.* Botez, 1994 ; Georgieva *et al.*, 2008 ; Husain & Nachev, 2007 ; Rafal, 2001 ; Taira *et al.*, 2001) et l'on sait aujourd'hui qu'il est notamment impliqué dans le traitement des informations visuo-spatiales et des informations temporelles. Cependant, nombre de ses fonctions exactes restent encore, à ce jour, largement inconnues.

Quelles conséquences une lésion pariétale a-t-elle sur la perception de la profondeur et sur l'estimation de durées ? En alliant la méthodologie expérimentale à l'étude des patients cérébro-lésés, cette thèse avait pour objectif de tenter de répondre à ces deux questions, en investiguant (i) d'une part les conséquences d'une lésion pariétale lors de tâches de perception visuelle d'estimation de la profondeur à partir de l'utilisation d'indices monoculaires et, (ii) d'autre part, de rendre compte des mécanismes d'estimation temporelle chez des patients cérébro-lésés et des patients schizophrènes.

A. Etude de la profondeur grâce à l'indice d'ombre

La première étude de cette thèse avait pour objectif de rendre compte du traitement d'un indice monoculaire de profondeur, l'ombre, chez des patients cérébro-lésés. Les ombres sont riches d'informations quant à la disposition des objets qui les projettent dans une scène visuelle, ainsi qu'à leur emplacement relatif les uns par rapport aux autres (Mamassian, Knill

& Kersten, 1998). L'orientation de la source lumineuse (qui produit l'ombre) a un effet sur la forme des objets perçus - convexe ou concave – et de récents travaux ont montré qu'il existait un biais pour une source lumineuse située préférentiellement en haut à gauche (Mamassian & Goutcher, 2001 ; Sun & Perona, 1998). Ce biais est difficile à expliquer et, plus qu'un biais environnemental qui affecterait la position de la source lumineuse, il semblerait qu'une différence hémisphérique puisse être à son origine. Dans cette première étude, nous nous sommes donc interrogés sur la façon dont les patients cérébro-lésés droits (et gauches) traitaient cette information lumineuse dans une tâche de perception visuelle et inféraient, de ce fait, la forme des objets qu'on leur présentait. Les résultats de notre étude montrent une différence dans le biais pour la position de la source lumineuse entre, d'une part, les participants contrôles et les patients cérébro-lésés gauche (avec négligence droite), et, d'autre part, les patients cérébro-lésés droits (avec négligence gauche). Les premiers ont en effet un biais pour une source lumineuse située à gauche, conformément à ce qui est indiqué dans la littérature, tandis que les seconds soit (i) ne présentent pas de biais, soit (ii) ont un biais pour une source lumineuse située préférentiellement à droite. Nos résultats sont donc en faveur de l'hypothèse d'une asymétrie hémisphérique dans la représentation de la source lumineuse. D'autre part, ils soulignent le fait que les patients peuvent aussi négliger une information qui n'est pas visible ou qui ne peut être imaginée dans la scène représentée. Ces résultats soulignent donc l'importance qu'il y a à évaluer la négligence spatiale de multiples façons, y compris en testant la représentation de certains attributs visuels du monde environnant, non présents physiquement dans la scène visuelle.

B. Etude de la profondeur et distorsions spatiales

La deuxième étude de cette thèse avait pour but de rendre compte de la manière dont les patients cérébro-lésés droits, avec ou sans négligence, perçoivent la présence d'une distorsion spatiale dans le cadre d'une illusion visuelle, basée, pour partie, sur des indices de profondeur. L'illusion verticale-horizontale (Künnapas, 1955), dans laquelle un segment vertical est perçu comme plus grand qu'un segment horizontal de même longueur physique, peut, en effet, être interprétée en termes de perception 3D : selon cette hypothèse, la configuration de lignes serait vue « en perspective », et le segment vertical ainsi perçu comme une ligne dans un plan incliné (le biais découlerait d'une mauvaise application de la constance de taille). Malgré l'existence de nombreux travaux (e.g. Charras *et al.*, 2010a ; 2010b; Wolfe *et al.*, 2005), il n'est toujours pas établi, à ce jour, de modèle explicatif de l'illusion verticale-horizontale. Notre objectif était donc double : (i) proposer un modèle « simple » explicatif de cette illusion, permettant de comprendre pourquoi la manipulation

de sa configuration et de son orientation dans l'espace entraîne des biais perceptifs différents (*i.e.* une sur- ou sous-estimation de la verticale) et (*ii*) analyser comment des patients cérébro-lésés perçoivent cette illusion. Nos résultats indiquent que deux paramètres rendent compte de l'illusion : un facteur d'anisotropie qui représente la sur-estimation d'un segment vertical par rapport à un segment horizontal (indice de profondeur); ce paramètre est en moyenne de 6% dans la population générale. Le deuxième paramètre correspond à une composante de bissection et représente la sous-estimation d'un segment bissecté ; sa magnitude est d'environ 16%. Chez les patients cérébro-lésés, on observe une variation des performances lorsqu'ils doivent estimer la taille d'un segment par rapport à l'autre, uniquement pour certaines configurations de l'illusion verticale-horizontale. Le poids de la composante d'anisotropie est plus important chez les patients et, de façon plus spécifique, on ne constate que chez les patients cérébro-lésés droits avec négligence gauche une différence dans le traitement des stimuli « T-horizontale », selon qu'ils sont orientés à gauche ou à droite. Nous proposons deux interprétations pour expliquer ce résultat : (*i*) les patients négligents auraient un biais attentionnel vers la jonction formée par les deux lignes, or, lorsque celle-ci se trouve à droite (pour un stimulus orienté à gauche) ils ne pourraient désengager leur attention de cette jonction, d'où une mauvaise évaluation de la longueur du segment ; (*ii*) La seconde interprétation rend compte de la saillance du segment horizontal qui affecterait le jugement de taille de la ligne verticale qu'il bissecte ; les patients auraient ainsi une représentation incomplète de la ligne verticale et le phénomène de bissection ne pourrait avoir lieu (ou serait amoindri).

C. Etude de la profondeur via la perspective linéaire

La troisième étude de cette thèse consistait à reprendre le stimulus vertical-horizontale de la deuxième étude afin de l'inclure dans un protocole expérimental où les conditions, plus réalistes et plus écologiques, devaient permettre une perception de la profondeur amplifiée. A partir de ce stimulus plus réaliste, où l'indice de perspective linéaire était prépondérant, nous avons demandé à des participants contrôles et à des patients cérébro-lésés droits de réaliser un jugement perceptif de taille. Les résultats montrent que les participants contrôles sont biaisés de façon significative dans leur jugement de taille par l'indice de perspective linéaire; cependant la force de ce biais est équivalente à celle observée dans la deuxième étude de cette thèse sur l'illusion verticale-horizontale (*i.e.* aux alentours de 7,5%). Malgré l'utilisation de ce stimulus plus réaliste, nous n'avons pas réussi à accroître l'aspect 3D sur ce jugement vertical-horizontale. De plus, les premiers résultats chez des patients cérébro-lésés indiquent que la tâche qui leur est demandée est trop complexe ; leurs performances sont

aléatoires et, de ce fait, non analysables. Il reste que ce stimulus, plus concret et en accord avec les indices perceptifs qui nous entourent quotidiennement, apparaît comme un outil utile pour étudier de façon plus précise l'influence et l'intégration d'autres indices, comme l'ombre ou le mouvement.

D. Estimation temporelle, perception de la durée

1. Etude chez les patients cérébro-lésés

Dans la dernière étude de cette thèse nous nous sommes intéressés à la manière dont le cortex pariétal traite non plus la dimension spatiale de notre cognition, mais la dimension temporelle. D'une façon générale, les travaux sur la perception temporelle chez les patients cérébro-lésés sont assez équivoques quant aux effets des lésions sur l'estimation de durées. En fonction de la tâche demandée au patient ou de la durée à estimer, certains auteurs retrouvent des déficits quand d'autres non (Kagerer *et al.*, 2002 ; Rorden *et al.*, 1997). Toutes ces études, néanmoins, rendent compte d'un traitement plus rapide et plus efficace des stimuli quand ils sont présentés du côté ipsilésionnel. Plus particulièrement, le phénomène d'extinction a fait l'objet de nombreux travaux chez les patients avec négligence spatiale, et deux résultats contradictoires sont retrouvés : l'extinction semble maximale soit lorsque les stimuli sont présentés simultanément (di Pellegrino *et al.*, 1997), soit lorsque le stimulus ipsilésionnel précède le stimulus controlésionnel (Cate & Behrmann, 2000). Notre objectif était donc d'investiguer la manière dont les patients cérébro-lésés droits, avec ou sans négligence spatiale et extinction visuelle, estimaient la durée de stimuli présentés de façon séquentielle ou partiellement recouverts dans le temps. Par ailleurs, nos stimuli bien que présentés dans le champ visuel central des participants, nécessitaient une orientation de l'attention visuelle de la gauche vers la droite ou de la droite vers la gauche. Nous étions donc aussi intéressés par la façon dont cette orientation induirait, ou non, des difficultés dans l'estimation temporelle des stimuli, notamment lorsque ceux-ci sont en partie présentés simultanément. Nous observons quatre résultats principaux : (i) tous les participants présentent un biais d'estimation et ont tendance à sur-estimer la durée du second stimulus, comparativement au premier (*i.e.* un « *negative time-order-error* », Hellström, 1985) ; (ii) Tous les participants, contrôles et patients, ont plus de difficultés à estimer la durée d'un stimulus par rapport à un autre lorsque les deux sont partiellement recouverts dans le temps ; (iii) Les patients (négligents et sans négligence) ont de moins bonnes performances dans la condition où les stimuli sont temporellement recouverts ; Enfin (iv) les patients cérébro-lésés avec négligence ont des performances significativement moins bonnes lorsque les stimuli sont présentés, dans la condition recouvrement temporel, de la droite vers la gauche. Dans cette

dernière condition (recouvrement temporel, direction de l'attention de la droite vers la gauche) nous supposons que quatre mécanismes sont à l'œuvre : (1) le premier disque apparaît à droite et les participants doivent enregistrer *l'onset* du stimulus ; (2) peu de temps après, apparaît le second disque, dans l'hémi-champ gauche des participants qui doivent alors désengager leur attention du premier disque, et l'orienter vers la gauche afin d'enregistrer *l'onset* du deuxième disque ; (3) juste après, le premier disque disparaît et les participants doivent ré-orienter leur attention vers la droite pour enregistrer *l'offset* du premier disque ; (4) enfin, le second disque disparaît à gauche. La première et la dernière étape ne posent pas de problèmes car elles n'impliquent la présence que d'un seul stimulus. La troisième étape pourrait être potentiellement critique pour les patients, mais il existe un vaste champ de la littérature sur la négligence suggérant que les patients avec NSU (gauche) n'ont pas de difficulté à diriger leur attention vers la droite et qu'il existe même une sorte d'« attraction » pour ces stimuli ipsilésionnels (e.g. Gainotti *et al.*, 1991). Il reste donc la seconde étape, source des difficultés observées dans notre étude chez les patients négligents, qui correspond à un trouble du désengagement attentionnel (du côté ipsi- vers le côté controlésionnel). Nos résultats sont en accord avec les travaux de Posner *et al.* (1984) et de Husain *et al.*, (1997) sur la nature attentionnelle des déficits observés après lésion pariétale droite. La négligence semble donc impliquer deux composantes : tout d'abord un « biais spatial » pour rediriger son attention depuis le côté ipsilésionnel vers le côté controlésionnel, et ensuite un déficit dans le traitement de l'information temporelle en fonction de l'endroit où est dirigée l'attention du patient.

2. Etude chez les patients schizophrènes

Parallèlement aux travaux effectués chez les patients cérébro-lésés, nous nous sommes intéressés à la manière dont les patients schizophrènes perçoivent les durées. L'étude de la perception temporelle chez le schizophrène est pertinente, aussi bien d'un point de vue neurobiologique que cognitif, puisque les structures cérébrales et la neuropharmacologie de l'estimation temporelle recouvre, en partie, la pathogénèse de la schizophrénie. De même que l'étude de la perception temporelle a fait l'objet d'une riche littérature, avec des résultats parfois opposés chez les patients cérébro-lésés, elle fait état de résultats contradictoires chez le schizophrène, avec des sur- ou des sous-estimations de durées, voire parfois aucun trouble temporel observé (Eisler, 2003 ; Schwartz *et al.*, 1984 ; Todd *et al.*, 2000). Avant d'étudier de façon plus précise la façon dont les patients schizophrènes estiment la durée d'événements séquentiels ou recouverts temporellement, il nous a semblé important de dresser un état des lieux de la littérature dans ce domaine, et en

particulier de rendre compte des différents résultats observés entre troubles de la perception temporelle et troubles cognitifs. Cette revue de la littérature met en évidence, qu'à l'heure actuelle, il reste difficile d'expliquer si les troubles observés dans la perception temporelle chez les patients schizophrènes proviennent d'un déficit d'estimation temporelle en elle-même, ou bien ne sont que la conséquence de mécanismes cognitifs (attentionnels et mnésiques) perturbés de façon plus globale.

II. Critiques des expériences de la thèse

Un certain nombre de critiques peuvent être adressées à chacune de nos expériences et quelques unes d'entre elles sont présentées ci-dessous.

Toutes nos expériences souffrent du faible nombre de patients cérébro-lésés qui y ont participé. Nous avons tâché d'éviter l'écueil des descriptions de cas uniques en incluant au moins cinq à six patients cérébro-lésés dans chacune des conditions expérimentales, ce qui est généralement observé dans la littérature. Ces faibles échantillons sont dus, en partie, à la difficulté de tester des patients qui présentent une grande variabilité de difficultés cognitives après leur lésion cérébrale, et du fait que nous souhaitons que les patients aient une négligence faible à modérée pour réaliser les épreuves (afin que celle-ci ne vienne confondre d'autres facteurs explicatifs aux phénomènes observés). Néanmoins, nous avons tenté de pallier au problème de ces faibles échantillons grâce à (i) notre méthodologie expérimentale qui inclut, pour chaque étude, de très nombreux essais (au minimum 300) et (ii) l'utilisation d'outils statistiques spécifiquement créés par Crawford et Garthwaite (2007) et Crawford et Howell (2008) pour tester de petits échantillons de patients en regard d'un groupe de participants contrôles.

Les résultats de la troisième étude de cette thèse (ou plus exactement, l'absence de résultats pour les patients cérébro-lésés), de même que le nombre important de patients n'ayant pu réaliser l'expérience sur la perception temporelle dans la quatrième étude, nous amènent à nous interroger sur la méthodologie expérimentale utilisée. Bien que nous ayons tâché de simplifier au maximum les protocoles expérimentaux, les consignes et la manière de répondre aux différentes tâches, il apparaît que de nombreux patients n'ont tout simplement pas compris ce qu'on leur demandait de réaliser. Si cette mauvaise compréhension peut, en partie, être due à d'éventuels troubles cognitifs (attentionnels, mnésiques ou exécutifs – et ce malgré un bilan neuropsychologique complet réalisé pour chaque patient), il semble, au vu de la difficulté à recruter des patients pouvant réaliser les différents protocoles expérimentaux, que ceux-ci étaient encore trop difficiles.

La précision avec laquelle nous avons présenté les stimuli visuels sur la rétine des participants, contrôles et patients était, sans doute, insuffisante. Nous n'avons, par exemple, pas contrôlé les mouvements oculaires des sujets pour vérifier qu'ils fixaient correctement la croix centrale, puis les stimuli présentés à eux. La mise en place de ce type de contrôle augmente de façon relativement importante le temps de passation de l'expérience, du fait des mesures d'adaptation à l'oculomètre. Il est cependant difficile de demander à des patients, hospitalisés pour la grande majorité d'entre eux, de se concentrer pendant une trop longue période et le temps passé à régler l'oculomètre empiète d'autant sur les performances ultérieures lors de la passation du protocole expérimental. Afin d'exercer un contrôle relatif des saccades oculaires et des éventuelles pertes attentionnelles, nous nous arrangions pour rester face au participant durant toute la durée de l'expérience, de manière à contrôler les mouvements de sa tête par rapport à son tronc, et ses mouvements oculaires.

Par ailleurs, nous aurions pu mesurer les temps de réaction (TRs)¹⁵ des participants contrôles *versus* des patients lors de nos tâches, notamment dans la quatrième étude portant sur l'estimation de durées de stimuli présentés séquentiellement ou temporellement recouverts. Les TRs sont largement utilisés dans la littérature et il est en général admis qu'ils sont la somme, d'une part, d'une variable aléatoire qui dépend de la stimulation et de facteurs internes propres au sujet (motivation, vigilance) et à la (difficulté de la) tâche et, d'autre part, d'une variable aléatoire indépendante de la stimulation qui inclut la durée nécessaire à l'exécution motrice et la conduction du signal (*e.g.* Luce, 1986). Les TRs simples sont donc souvent utilisés comme variable soulignant la difficulté de la tâche expérimentale. Certains travaux montrent cependant que les patients cérébro-lésés ont des TRs ralentis, indépendamment du locus lésionnel (Tartaglione *et al.*, 1986). Leur interprétation doit donc être prise avec précaution et nous avons choisi de ne pas les prendre en compte dans les différentes études de cette thèse afin d'éviter une possible mauvaise interprétation de nos résultats.

III. Perspectives et conclusions

Il peut être surprenant de voir combien la thématique de la perception de la profondeur a fait l'objet de très nombreuses études - psychophysiques, physiologiques, comportementales - mais combien la neuropsychologie de la 3D est encore peu (voire pas)

¹⁵ « Le temps physiologique » ou « temps de réaction » (TR) définit la durée séparant la présentation d'un stimulus et la réponse motrice du sujet (*e.g.* Luce, 1986).

investiguée. Seulement deux études, à plus de 80 ans d'écart, relatent des cas spécifiques de perte de vision en profondeur après une lésion cérébrale (Holmes & Horrax, 1919 ; Turnbull *et al.*, 2004). D'autres travaux existent sur la perception de la profondeur chez les patients cérébro-lésés, mais la profondeur n'est en général qu'un prétexte à d'autres interprétations : perception *vs* préhension ou reconnaissance *vs* localisation d'objets (*e.g.* Servos & Goodale, 1998).

Les études présentées dans cette thèse ont confirmé l'existence, chez les patients cérébro-lésés pariétaux, d'un traitement perturbé pour des indices de profondeur monoculaires. Nous avons mis en évidence le rôle capital des lobes temporo-pariétaux pour l'intégration des informations 3D, et ce pour différents niveaux de traitement : des plus simples, comme dans le cas de la perspective linéaire, aux plus abstraits, comme lors de l'abstraction de la position de la source lumineuse dans le cas de l'ombre. Nous avons mené ces travaux chez des patients cérébro-lésés droits, présentant pour la plupart des signes de négligence spatiale unilatérale, ce qui nous a conduit à proposer différentes méthodes d'évaluation de ce syndrome, comme tester chez ces patients la représentation de certains attributs visuels du monde environnant, non présents physiquement dans la scène visuelle. La troisième étude sur la perspective linéaire s'est révélée trop complexe dans sa forme pour que les patients puissent la réaliser. Cependant, il est difficile de savoir si l'absence de résultats tient à la complexité méthodologique de la tâche qui, en tant que telle, ne se différenciait pas de celle utilisée dans la deuxième étude, ou bien au fait que les patients testés présentaient trop de troubles cognitifs ne leur permettant pas de la réaliser. Un large champ de recherche est ouvert pour optimiser ces tâches de façon à les rendre plus spécifiques pour les patients cérébro-lésés, sans toutefois qu'elles perdent de leur sensibilité.

Nous avons réaffirmé le rôle primordial des cortex temporo-pariétaux droits dans le traitement de l'information 3D *via* une approche lésionnelle et expérimentale, qui vient confirmer les travaux récents en imagerie cérébrale (*e.g.* Geogieva *et al.*, 2008). Au cours de cette thèse, nous nous sommes focalisés sur deux indices monoculaires de la perception de la profondeur. Bien évidemment, dans la vie quotidienne ce n'est pas un ni deux indices qui nous permettent de voir la profondeur, mais bien la façon dont ils s'intègrent, monoculaires ou binoculaires, les uns avec les autres. La manière dont les indices interagissent entre eux et l'existence, ou non, d'une représentation unique de l'espace dans le cerveau (Hillis *et al.*, 2002), reste à démontrer. Les recherches ultérieures dans ce domaine devront donc veiller à résoudre ces questions, chez des patients cérébro-lésés droits tels que nous les avons testés dans cette thèse, mais aussi chez des patients sans aucun signe de négligence spatiale, afin que celle-ci ne puisse induire un éventuel biais dans l'interprétation des résultats.

Notre étude sur la perception temporelle nous permet d'affirmer le rôle du cortex pariétal dans un mécanisme lié à l'estimation des durées, plus précisément son rôle dans la

prise en compte du déroulement d'une tâche. Les patients cérébro-lésés pariétaux droits souffrent d'un déficit spécifique dès qu'il y a une contrainte temporelle (*i.e.* une séquentialité ou un recouvrement temporel). Ce travail renforce les études précédentes (*e.g.* Battelli *et al.*, 2007) concernant le rôle des structures temporo-pariétales droites lorsqu'une contrainte temporelle survient, pour l'estimation de durées de stimuli visuels. Nos recherches (deuxième et quatrième études) vont dans le même sens que les théories attentionnelles de la négligence spatiale, suggérant l'existence d'un déficit du désengagement de l'attention chez les patients cérébro-lésés droits, avec négligence (*e.g.*, Husain *et al.*, 1997). Les études sur la présence d'un trouble de l'estimation temporelle chez les patients négligents sont relativement récentes (en comparaison de celles sur la « spatialité » - attentionnelle et / ou représentationnelle – du syndrome ; *e.g.* Hillstrom *et al.*, 2004). Il reste ainsi de nombreux points à éclaircir, notamment quant aux liens entre troubles spatiaux et temporels dans ce syndrome, et aux poids respectifs de ces deux dimensions. De ces implications théoriques dépendent, en effet, différentes possibilités de rééducation et de réhabilitation.

La schizophrénie peut, elle aussi, bénéficier de ces récentes voies de recherche dans le domaine temporel. Est-ce que la symptomatologie, positive ou négative, observée chez ces patients corrèle avec les troubles de perception temporelle ? Les travaux futurs devront tenter de cerner les substrats cognitifs et neuronaux des perturbations temporelles observées dans la schizophrénie à l'aide d'une part, de batteries neuropsychologiques complètes et, d'autre part, de la neuroimagerie et de la physiologie. De même que pour les patients cérébro-lésés, c'est d'une meilleure compréhension des déficits et des possibles explications théoriques qui en résultent, qu'une prise en charge adéquate pourra être mise en place.

Les résultats de cette thèse, et ceux des études antérieures, confirment le rôle primordial du cortex pariétal et du cortex temporal dans le traitement des indices de perception de la profondeur et dans les mécanismes d'estimation temporelle. D'autre part, nos travaux sont en faveur d'un trouble du désengagement attentionnel (du côté ipsi- vers le côté controlésionnel) de la part des patients négligents, et ce dans les deux modalités, spatiale et temporelle. Les travaux sur l'intrication de ces deux dimensions chez les patients cérébro-lésés en sont encore à leurs débuts, et de nombreuses recherches restent à mener afin de proposer des modèles théoriques explicatifs permettant de rendre compte de l'extrême variabilité des troubles présentés par ces patients, et ainsi leur offrir une prise en charge la plus adaptée possible.

ANNEXES

ANNEXE 1

Gerardin, P., de Montalembert, M., & Mamassian, P. (2007). Shape from shading : New perspectives from the Polo Mint stimulus. *Journal of Vision*, 7, 1-11.

Shape from shading: New perspectives from the Polo Mint stimulus

Peggy Gerardin

Laboratoire Psychologie de la Perception, CNRS FRE 2929 & Université Paris Descartes, France



Marie de Montalembert

Laboratoire Psychologie de la Perception, CNRS FRE 2929 & Université Paris Descartes, France



Pascal Mamassian

Laboratoire Psychologie de la Perception, CNRS FRE 2929 & Université Paris Descartes, France



The visual system exploits prior knowledge on the world to disambiguate a scene. In particular, the inference of shape-from-shading relies on the fact that light comes from above our heads. Recent studies have helped make that assumption more precise and suggested that the preferred light source position was further biased on the left of the vertical. We investigated the generality of this result in two experiments with a different stimulus and a novel task. The stimulus was shaped like a ring (*Polo Mint*) divided in eight equal sectors. Depending on the assumed light source position, all sectors but one could be perceived as either convex or concave. In the first experiment, observers had to report the different shaped sector position (left or right side of the stimulus). In the second experiment, they had to classify the shape of the odd sector (convex or concave). Various amounts of blur were also applied on each stimulus. Results in both experiments confirm previous studies that observers prefer stimuli lit from the left rather than the right. We also demonstrate that left-lit stimuli give the observers a more sensitive perception of the shape of the objects. Finally, the second experiment confirms a preference for globally convex shapes, especially when the stimulus is severely blurred.

Keywords: shape-from-shading, assumed light source position, convexity prior

Citation: Gerardin, P., de Montalembert, M., & Mamassian, P. (2007). Shape from shading: New perspectives from the Polo Mint stimulus. *Journal of Vision*, 7(11):13, 1–11, <http://journalofvision.org/7/11/13/>, doi:10.1167/7.11.13.

Introduction

Shading refers to the reflected light from a surface that varies according to its shape and is thus a potentially important source of information about the object. Shading differs from shadows that refer to parts of surfaces that do not see the light because of occlusion by an object (Mamassian, Knill, & Kersten, 1998). Cast shadows (those occluded surface parts that are remote from the occluding object) are critical for the perception of spatial layout (e.g., Kersten, Knill, Mamassian, & Bühlhoff, 1996; Kersten, Mamassian, & Knill, 1997). Attached shadows (those occluded surface parts that are contiguous to the occluding object) appear to play a role more similar to shading than cast shadows in that they can help define the shape of an object (Cavanagh & Leclerc, 1989). In the stimulus we describe in the present manuscript, attached shadows distinguish convex from concave object parts.

Understanding the illumination of a scene helps the segmentation of the scene in different objects, and each object in different parts. For instance, it has been argued that lightness perception relies on the segmentation of the image intensity in different layers (Anderson & Winawer,

2005). In a natural scene with multiple objects, the visual system has to solve the shadow correspondence problem to explain the presence of dark patches in the image (Mamassian, 2004) and to discriminate shadows from paint (Freeman & Viola, 1997). The extent to which the visual system is very efficient in solving that problem has been studied by using scenes with shadows incongruous with the casting objects (Jacobson & Werner, 2004; Mamassian, 2004; Ostrovsky, Cavanagh, & Sinha, 2005). Most studies are consistent with the idea that to solve the shadow correspondence problem, the visual system uses only a coarse representation of the scene that preserves the general location of an object but that discards all fine details about its shape. In addition to using a coarse spatial representation, the visual system can accelerate its computation by using prior knowledge on the illumination.

Statistical regularities of our environment can be used to disambiguate a scene. One of them is that light comes from above rather than below our heads. It is thus possible to infer an object shape from this assumption. For example, if an object is illuminated from above, its shape may appear convex, but if the same object is illuminated from below, its shape will appear concave (Ramachandran, 1988). If the observer assumes that light is coming from

above, the object's shape will thus be disambiguated (we will make this assumption when we describe the stimuli in the manuscript). Recently, Adams, Graf, and Ernst (2004) have shown that this *light-from-above* preference may be modified following active interaction with the environment. Surprisingly, light also appears to be preferentially assumed to be slightly coming from the left rather than straight above. In a visual search paradigm, Sun and Perona (1998) have shown that observers discriminate convex from concave hemispheres with different speeds depending on the light direction (Figures 1A and 1D). Response times were significantly shorter for a light source position located above-left. McManus, Buckman, and Woolley (2004) found a similar leftward bias but only for short stimulus presentations. In a series of studies, Mamassian et al. (Mamassian & Goutcher, 2001; Mamassian & Landy, 2001; Mamassian, Jentzsch, Bacon, & Schweinberger, 2003) opted for a more direct shape discrimination paradigm. For example, Mamassian and Goutcher (2001) used images of parallel bright and dark sinusoidal contours displayed on a gray background (Figures 1B and 1E). These contours formed strips in relief that were judged to be wide or narrow depending on the orientation of the image. The discrimination between wide and narrow strips was best when the stimulus was tilted to the left by about 26° , in agreement with a preferred light source position located above-left.

Not only the light direction has a dramatic effect on the perceived shape, but some shapes are more easily perceived than others. For instance, concave shapes are detected faster among convex shapes than the other way around (Kleffner & Ramachandran, 1992). Two explanations have been offered to explain this asymmetry. First, this result might reflect a default preference for convex shapes in that concave shapes are detected faster because they stand out from the default (Deutsch & Ramachandran, 1990). Alternatively, it has been proposed that concave shapes are perceived faster because they appear more contrasted than convex ones. In particular, Chacón (2004) found that concave hemispheres were perceived to have up to 10% more contrast than the same image seen upside down. It is therefore not clear whether the advantage for concave shapes is genuinely related to the three-dimensional object or whether it is the result of an image artifact. This question is not easily answered with the hemispheric stimulus shown in Figures 1A and 1D.

Another difficulty in using the hemispheric stimulus is the somewhat weak three-dimensional percept linked to it. Although the convex shape is usually well perceived (Figure 1A), the upside-down image (Figure 1D) does not produce a convincing concave percept unless the image is directly compared with surrounding convex shapes. This lack of saliency might be at the origin of interindividual and interstudy differences. For instance, McManus et al. (2004) failed to find a leftward bias for the assumed light position when the stimulus was presented for a long time to naive observers. The stimulus

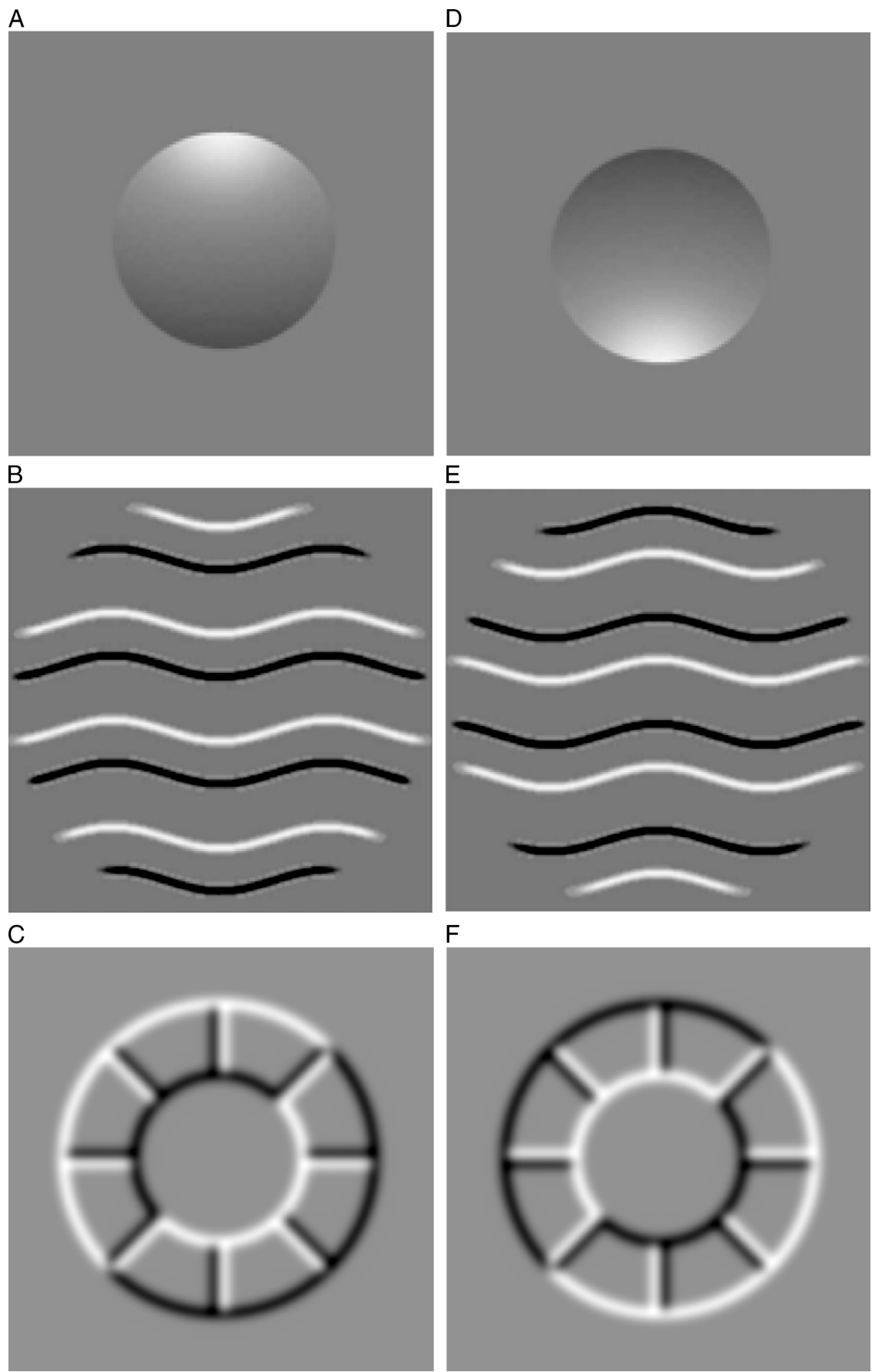
used by Mamassian and Goutcher (2001; Figures 1B and 1E) is arguably more balanced in that the upright and upside-down images differ only in the intercontour spacing and not in the contrast between its upper and lower parts. However, we did encounter a few naive observers who had some difficulty in perceiving a three-dimensional shape when they first looked at the figure. These observations suggest that it is worth looking for a new shape-from-shading stimulus that is more salient than the ones used in previous studies. We present below experiments based on a novel stimulus inspired from the *Polo Mint* candy (Figures 1C and 1F). This stimulus allows us to generalize claims for a leftward bias for the assumed light source position and to test the preference for convex shapes.

In an informal survey on 17 naive adult observers, we presented the six patterns of Figure 1 and asked them which of the top three they thought was the most three-dimensionally salient. Thirteen observers (i.e., 76%) chose the *Polo Mint* (Figure 1C), 3 observers chose the undulated stripes stimulus (Figure 1B), and 1 observer reported not seeing any depth in any of the figures. Although these results should be replicated in a more controlled setup, they confirm our premise that the shaded hemisphere does not produce a convincing impression of depth (none of the 17 observer chose that pattern) and that the *Polo Mint* stimulus is worth investigating further.

The novel stimulus will also allow us to address a new issue. Previous studies have shown that the assumed light source position affects the perceived shape of a shaded object, but it is not clear whether an object lit with this preferred light source will be better perceived. In other words, are observers more sensitive to the attributes of an object if it is lit with their preferred light? This issue of sensitivity can be addressed with the help of a task that is orthogonal to the manipulation of the light source position.

The issues of preferred light source position and preferred shape have been addressed with two experiments. Both experiments used the same stimuli but different tasks. The stimuli were *Polo Mint* figures where one of the eight sectors was reversed in depth (creating a concave sector within a convex ring, or the reverse). The first task was to report the side (left or right) of this odd sector. The second task was to report the shape (concave or convex) of this odd sector. To anticipate our results, we found a consistent

Figure 1. (A and D) Example of a stimulus used by McManus et al. (2004): the hemi-sphere appears convex (A) or concave (D). (B and E) Example of a stimulus used by Mamassian and Goutcher (2001): the surface presents narrow strips (B) or wide strips (E) in relief. (C and F) Example of the *Polo Mint* stimulus used here: the object appears as a convex (C) or concave (F) ring. Images D, E, and F are 180° rotations of images A, B, and C, respectively.



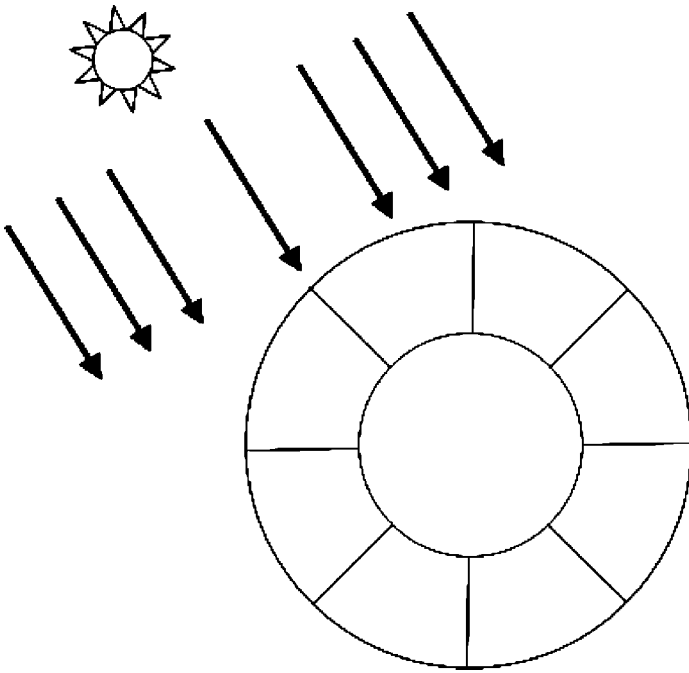


Figure 2. Schematic diagram of light projected on the three-dimensional object. The projection of parallel light rays ($\pm 45^\circ$) defines bright and dark contours in the image. For the edges parallel to the light direction, the contours that should have been gray were painted in black or white in a way consistent with a light source slightly rotated in a clockwise direction.

leftward bias for the assumed light source position but an asymmetry between convex and concave shapes only when the shape is explicitly part of the task.

Methods

Apparatus

All experiments were conducted on a 21-in. Sony Trinitron monitor connected to an Apple Macintosh G5 computer. The monitor was calibrated in luminance (brightness setting at 50% and contrast setting at 100%). It was set to a resolution of 1024×768 pixels and ran at a refresh rate of 100 Hz. The experimental stimuli were created with Matlab v.704 (Mathworks, MA, USA) and displayed with the PsychToolbox for OSX (V1.05, Brainard, 1997; Pelli, 1997).

Stimuli

Stimuli were displayed in grayscale. The stimuli consisted of a ring with bright and dark polar contours

(luminance of 40 and 1 cd m^{-2} , respectively) displayed on a uniform gray background (20 cd m^{-2}). The diameter of the outmost circle extended 7° (i.e., 192 pixels). The ring was divided in eight equal sectors (of 45° each). All but one of the sectors were simulated to have the same shape, either convex or concave. The light source was simulated at a position either top-left or top-right ($\pm 45^\circ$ away from the vertical). The contrast of the contours (bright or dark) was determined according to the desired shape to be displayed and the simulated light source position (Figure 2; see, e.g., Casati, 2004).

The combination of the two shapes (convex or concave) and the two light positions (left or right) produces four types of stimuli illustrated in Figure 3. The odd sector could be placed at any of the eight locations on the ring (Figure 3A). Note that the four stimuli shown in Figure 3 are in fact the same image rotated in steps of 90° .

Low-pass filters with different cut-off frequencies were also applied to the stimuli in an attempt to find a level of blur that produced a maximum of perceived depth. The filters were Gaussians with standard deviations chosen along a logarithmic scale: 2.00, 2.82, 4.00, 5.65, 8.00, 11.31, or 16.00 pixels. The image contrast was re-adjusted to cover the full range after the filter was applied. Four of the seven levels of blur are shown in Figure 4.

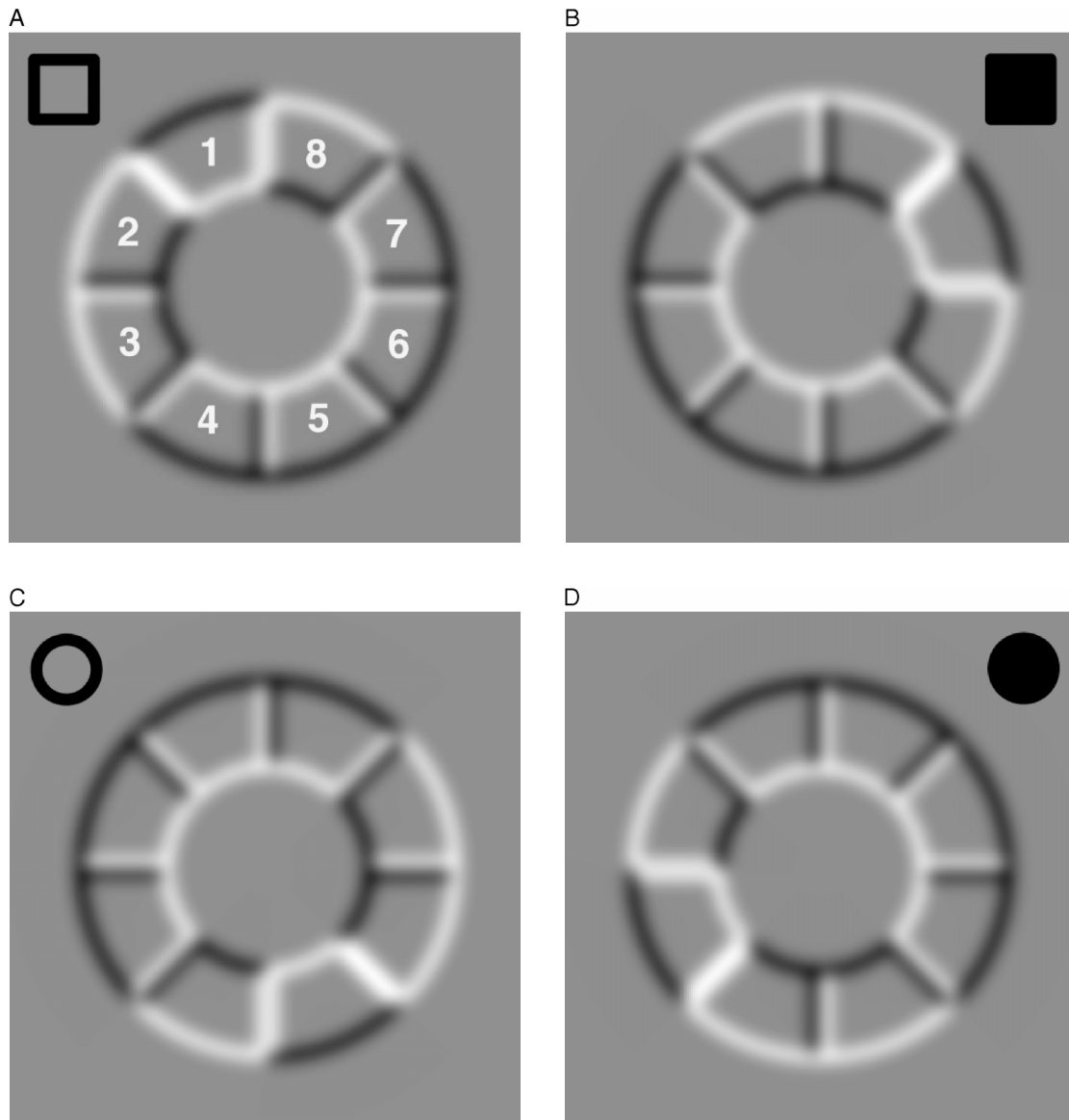
Procedure

Fourteen normal observers were tested (aged 19–28 years old). The experiments took place in a completely dark room. Participants sat in front of the monitor at a distance of 57 cm. Head position and orientation were controlled with a chin cup and head restraint. Observers viewed the stimuli monocularly. Stimuli were shown for 100 ms and then immediately followed by a mask.

Two experiments were run with the same set of stimuli but with different tasks. In the first experiment, observers had to report the side (left or right) of the odd-shaped sector (left–right experiment; LRE). In the second experiment, observers had to determine whether the odd sector was convex or concave (convex–concave experiment; CCE).

Participants used two keys on the computer keyboard to respond. In total, a session was composed of 224 stimuli presented in random order (2 shapes \times 2 light positions \times 8 sector positions \times 7 levels of blur). Each session was repeated three times for each experiment and each observer. A training set was presented before each session and no feedback was provided to the observers.

Performance in both experiments was measured by the percentage of correct responses, where a correct response occurs when the odd sector is localized (LRE) or when the sector's shape is identified (CCE). The correct shape was taken to be the one consistent with a light source located







		Light source	
		Left	Right
Ring shape	Convex		
	Concave		

Figure 3. Examples of Polo Mint stimuli used in the two experiments. The ring is divided in eight equal sectors that all have the same shape but one. Four types of stimuli are obtained by crossing a shape and a light position factor. The ring was either convex (A and B) or concave (C and D); the simulated light source was positioned either at the top-left (A and C) or top-right (B and D). In fact, all four stimuli are obtained from the same image by rotation of a multiple of 90°, as one can easily check by rotating the page. Symbols on top of each figure are used in the results figures of the manuscript.

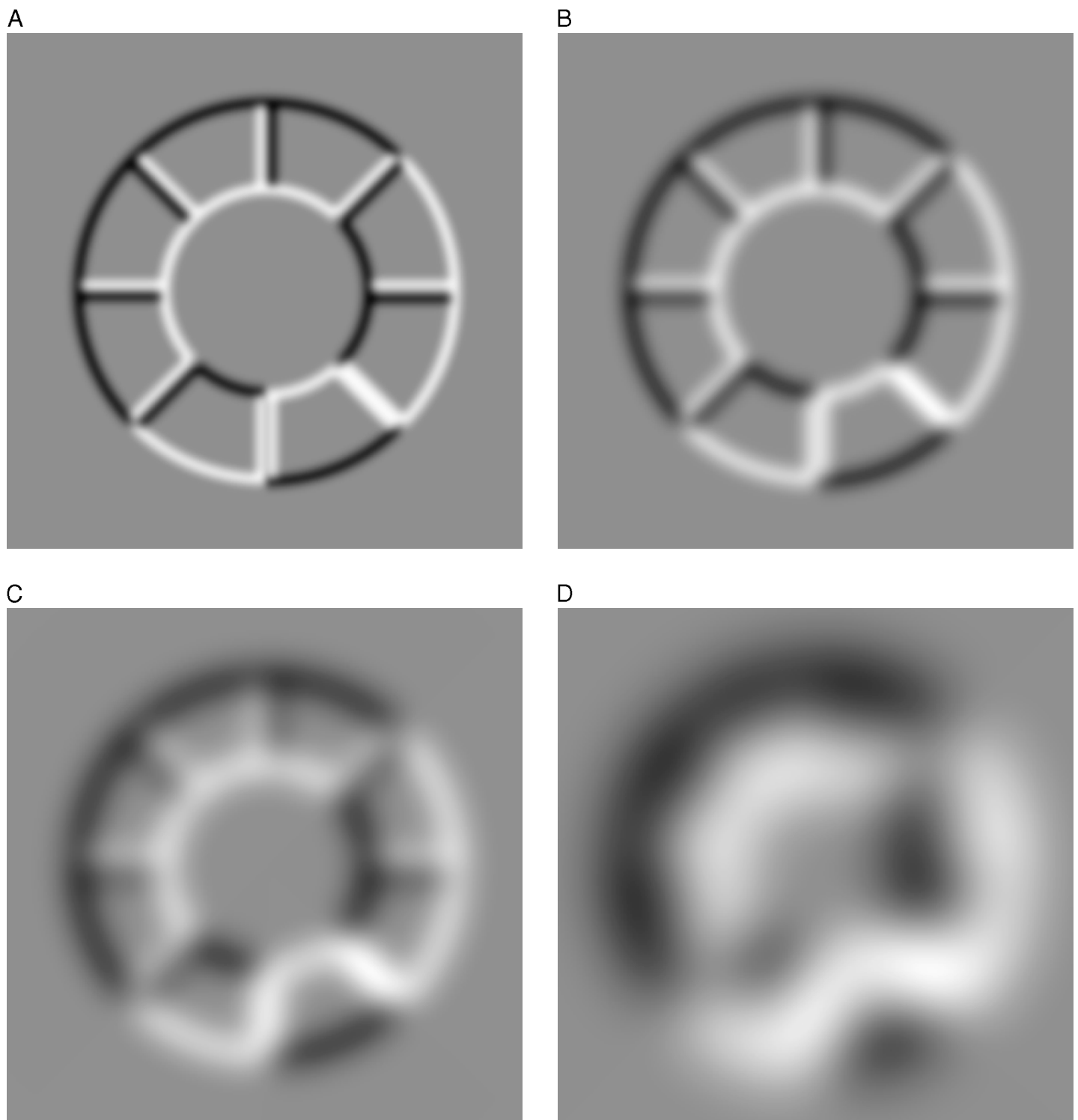


Figure 4. Examples of various levels of blur used on the images. The standard deviation of the Gaussian filter applied on the original image was (A) 2 pixels, (B) 4 pixels, (C) 8 pixels, and (D) 16 pixels. At the largest blur level, the odd element seems almost fused with the background and the ring is perceived with a dent.

above rather than below. A two-way ANOVA test (Factor 1: Light source position; Factor 2: Shape) was performed to test the statistical significance of the data. In addition, in the LRE, we also report the discriminability index d' -prime (d'), where chance performance is represented by $d' = 0$.

Results

We split the results across the different tasks and different factors of the experiments.

Effect of task

Performance is overall better when observers have to report the side of the odd sector (LRE) rather than its shape (CCE): percentage of correct responses is 76.6% ($\pm 6.9\%$) rather than 62.9% ($\pm 10.3\%$). This finding is not too surprising because to correctly discriminate the shape of the odd sector, observers have first to detect its location.

When one looks at the performance across the four stimulus types, the two experiments give different results: performance is largely above chance in the LRE for all types of stimuli but is only comparably good in the CCE for left-lit stimuli containing a concave odd sector (Figure 5). We analyze next these findings further across the different factors of the experiment.

Effect of light source position

We can compare the percentage of correct responses when the stimuli are lit from above-left (thus producing a so-called left score) with the percentage correct when stimuli are lit from the above-right (right score). Distributions across observers of right scores against left scores are shown in Figure 6. Most data points fall below the first diagonal, indicating that most observers were better in both tasks when stimuli were lit from the left. For the LRE (Figure 6, top), the mean left and right scores are 80.2 and 73, respectively, and their difference is significant, $F(1, 27) = 28.33$, $p < .0001$. For the CCE (Figure 6, bottom), the mean left and right scores are 70.6 and 55.1, respectively, and their difference is again significant, $F(1, 27) = 6.80$, $p < .02$.

In the LRE, we can also perform a sensitivity analysis. By comparing the proportion of trials where the odd element was presented on the left and reported on the left (hits) and those trials where the odd element was presented on the right and the observer reported seeing it on the left (false alarm), we can compute the discriminability index d' . We found an increased sensitivity when stimuli are lit from above-left rather than above-right: mean d' values are 1.28 rather than 0.70, $F(1, 27) = 33.4$, $p < .0001$.

Effect of sector shape

To investigate the effect of sector shape, we compare the percentage of correct responses when the odd sector is

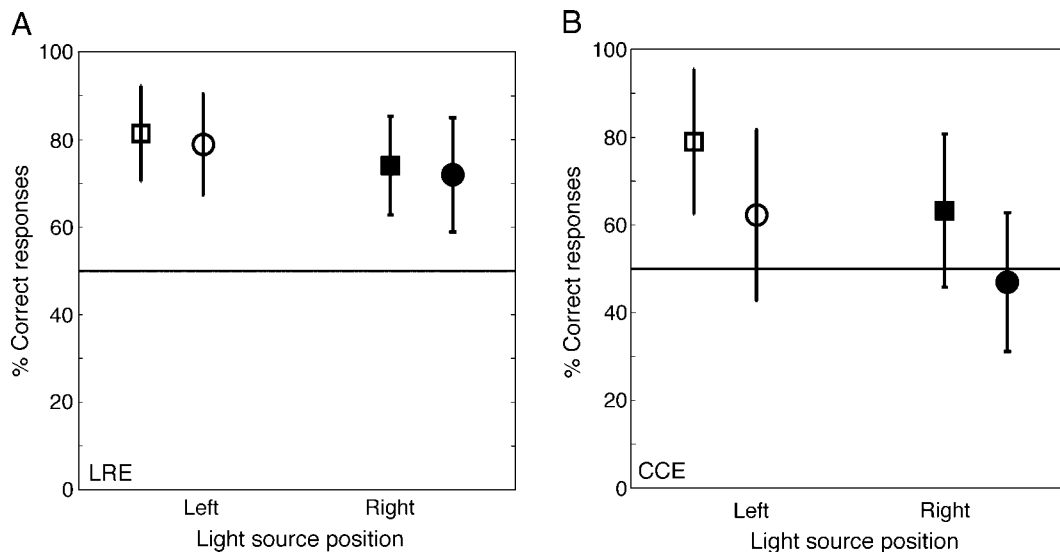


Figure 5. Percentage of correct responses in the left–right experiment (LRE; top plot) and in the convex–concave experiment (CCE; bottom plot) as a function of light source position. Open symbols represent stimuli lit from above-left and filled symbols stimuli lit from the right. Square symbols depict the conditions where the odd sector was concave and circles the conditions where it was convex. Examples of stimuli are shown in Figure 3. Error bars represent standard errors across observers ($N = 14$).

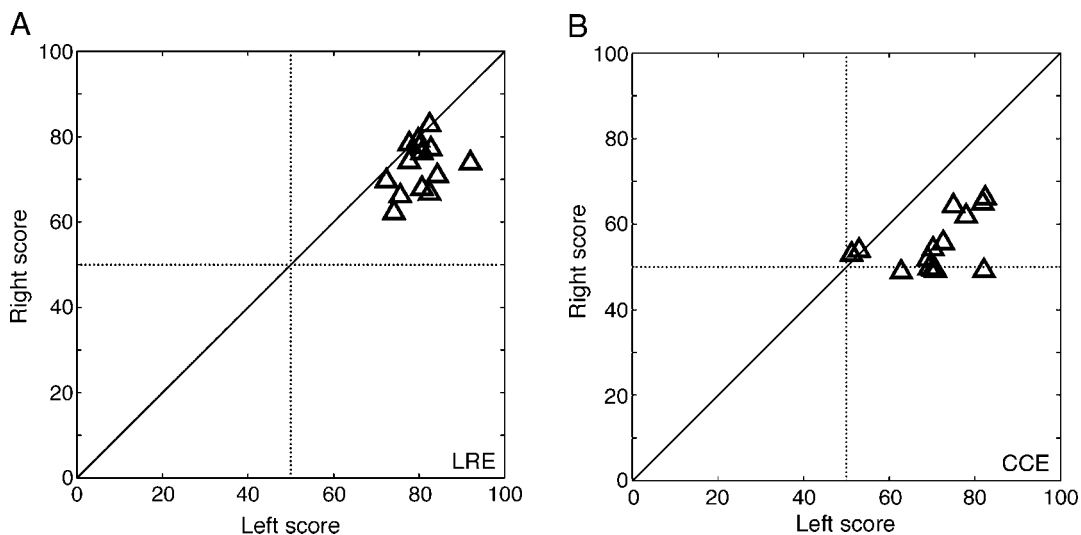


Figure 6. Performance for stimuli lit from the right versus those lit from the left for the left–right experiment (LRE; top plot) and the convex–concave experiment (CCE; bottom plot). Left scores are percent correct for left-lit stimuli, assuming above illumination (and similarly for right scores). Each symbol represents one observer ($N = 14$).

concave within a convex ring (thus producing a so-called convex score) and the percentage correct when the odd sector is convex within a concave stimulus (concave score). In computing these scores, we assume as always that the light is coming from above. Distributions across observers of concave scores against convex scores are shown in Figure 7. Most data points in the CCE fall below the first diagonal, indicating that most observers were better in this task when they had to detect a concave sector. For the CCE (Figure 7, bottom), the mean convex

and concave scores are 71.1 and 63.0, respectively, and this difference is significant, $F(1, 27) = 13.6, p < .001$. In contrast for the LRE (Figure 7, top), the mean convex and concave scores are 77.7 and 75.4, respectively, and this difference is not significant, $F(1, 27) = 1.48, p = .23$. In summary, the shape of the odd sector had a significant influence on the performance only when the observers had to report the shape. For supplementary results on sector position, see also <http://journalofvision.org/7/11/13/supplement/supplement.html>.

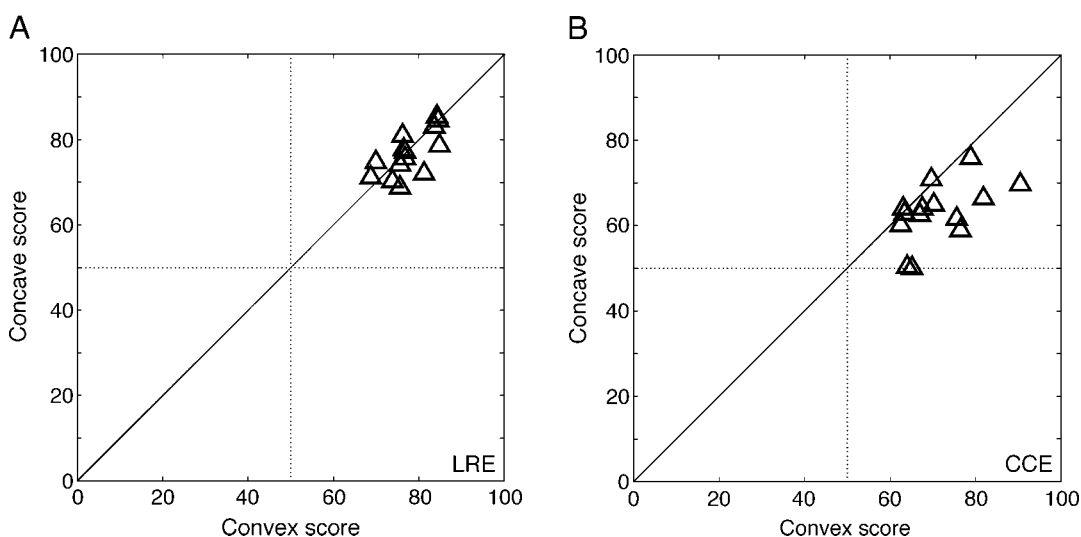


Figure 7. Comparison of performance for stimuli with different shapes for the left–right experiment (LRE; top plot) and the convex–concave experiment (CCE; bottom plot). Convex scores are percent correct for detecting a concave odd sector in a globally convex stimulus, assuming above illumination (and similarly for concave scores). Each symbol represents one observer ($N = 14$).

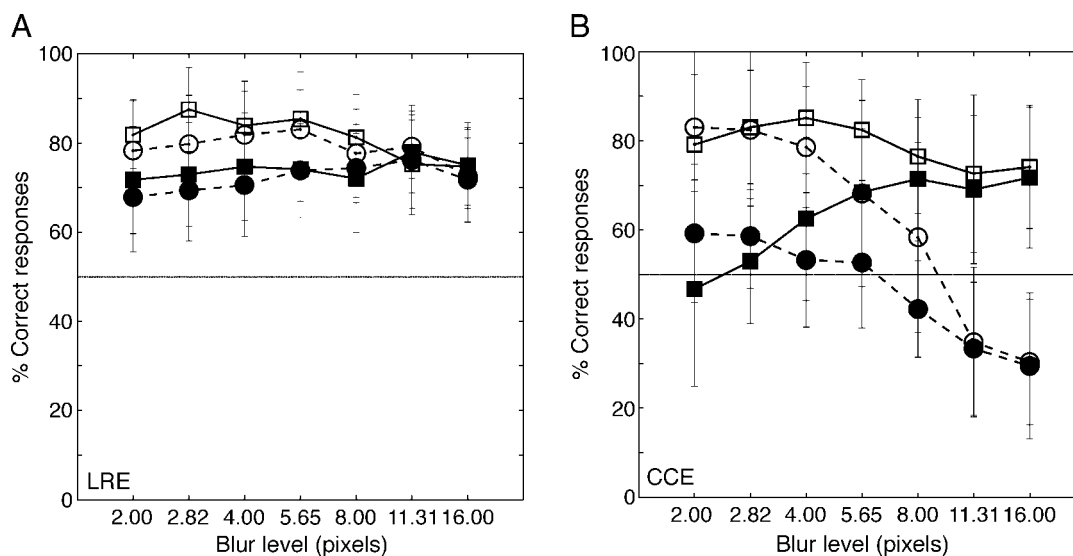


Figure 8. Percentage of correct responses in the left–right experiment (LRE; top plot) and in the convex–concave experiment (CCE; bottom plot) as a function of blur levels. Blur values are the standard deviation of the Gaussian filters applied to the image. See legend in Figure 3 for a description of symbols. Error bars represent standard errors across observers ($N = 14$).

Effect of blur

Seven blur levels were applied to the stimuli (samples are shown in Figure 4). Figure 8 displays the percentage of correct responses as a function of blur level, separately for the four stimulus types. In the LRE (Figure 8, top), the four stimulus types produce different performances only for small amounts of blur. When the image is crisp, there is a trend for a better performance for the stimuli lit from the left (open symbols) as compared to those lit from the right (filled symbols). There is also a small trend for a better performance when the odd sector is concave within a convex ring (square symbols) as compared to the opposite (circular symbols). This difference between the four stimulus types completely disappears when the amount of blur is large, although the mean performance level stays high at about around 75% correct.

The effects of blur in the CCE are even more dramatic. Figure 8, bottom, depicts the percentage of correct responses assuming that light comes from above. When the image is crisp, there is a very large advantage for stimuli lit from the left (open symbols) rather than the right (filled symbols). More precisely, observers were about 80% of the time correct in discriminating the shape of the odd element when light came from the left and fell to chance level when light came from the right. At the other extreme when the image was very blurry, there was no difference between left and right illuminations. In fact, observers responded seeing a concave sector within a convex ring about 70% of the time, even when the stimulus depicted a convex odd sector. The bias to perceive a convex ring (and a concave odd sector) found in Figure 5 is thus probably the result of added confusion

in blurred stimuli. For intermediate levels of blur, we find a gradual decrease in the advantage of left-lit stimuli and a gradual increase in the bias for ring convexity.

Discussion

A large number of studies in the perception of shape-from-shading use spheres or shaded bubbles. However, these images do not provide very convincing perceptions of three-dimensional objects (see Figure 1). We looked for a novel stimulus that was more salient than the existing ones, and we found that presenting multiple bars at various orientations increased the subjective impression of depth. We present here a stimulus that follows this principle and that we named Polo Mint. The use of that stimulus confirmed previous results, disambiguated others, and provided new ones.

We first confirmed previous reports that human observers interpret the shape of shaded objects as if light was coming from above their head, with a bias to the left of the vertical (Mamassian & Goutcher, 2001; Mamassian & Landy, 2001; Sun & Perona, 1998). In two experiments, one where observers had to locate the position of an odd part of the Polo Mint (LRE), the other where they had to identify the shape of that odd part (CCE), we found better performance when the stimuli were lit from the left than from the right.

Previous reports of the above-left preference for the assumed light source position were recently put into question because of a potential artifact with the use of shaded bubbles (Chacón, 2004). Our Polo Mint stimulus

does not suffer from this potential artifact, so we can be reasonably confident that the above-left bias is not a by-product of using only specific stimuli.

Finally, the use of the Polo Mint stimulus provided new results. The main new result is a clear demonstration that lighting an object from the left improves the sensitivity to extract the shape of that object. Our LRE enabled us to apply the techniques of signal detection theory to demonstrate an improvement of 0.6 d' units when light was simulated on the left rather than the right. This result indicates that the assumed light source position not only modulates the perceived shape of an object but also the accuracy with which this shape is perceived.

Another result was the bias to perceive our stimuli as a convex ring with a concave hole in it. This bias was particularly obvious in the CCE, and even more so when the edge of the stimuli were blurred. This bias has previously been reported in other contexts (Langer & Bühlhoff, 2001; Liu, Jacobs, & Basri, 1999; Mamassian & Landy, 1998) and probably reflects the fact that most objects found in the environment are convex.

A surprising result was the general effect of blurring the Polo Mint stimulus. We expected that there existed a particular level of blur for which observers would be better at localizing and identifying an odd part of the stimulus. Instead, we found that increasing the level of blur removed the leftward bias for the assumed light source direction and exacerbated the convexity bias for the perceived shape.

The final result of our study was the effect of the task given to the participants. When observers only have to localize the odd part of the stimulus, they show a better performance when stimuli are lit from the left but no significant difference between convex and concave shapes. When they are asked to explicitly report the shape of the odd part, the convexity bias starts to play a major role. The difference between the results of the two tasks suggests that the stimulus is processed at different depths depending on whether the task requires only a superficial analysis of the stimulus or a more detailed scrutiny. Moreover, different levels of processing appear to be linked with different types of biases.

The origin of the leftward bias for the assumed light source position remains unknown. It is still not clear whether the bias is environmental or biological. Nevertheless, we hope that future studies that will address this issue will benefit from the qualities of the Polo Mint stimulus.

Acknowledgments

This research was supported by a *Chaire d'Excellence* from the French Ministry of Research awarded to Pascal Mamassian. The results were first reported at the Vision Science Society meeting in May 2006.

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Peggy Gerardin.

Email: Peggy.Gerardin@univ-paris5.fr.

Address: Laboratoire Psychologie de la Perception, CNRS FRE 2929 & Université Paris Descartes, UFR Biomédicale des Saints Pères, 45 rue des Saints Pères 75270 Paris Cedex 06, France.

References

- Adams, W. J., Graf, E. W., & Ernst, M. O. (2004). Experience can change the 'light-from-above' prior. *Nature Neuroscience*, *7*, 1057–1058. [[PubMed](#)] [[Article](#)]
- Anderson, B. L., & Winawer, J. (2005). Image segmentation and lightness perception. *Nature*, *434*, 79–83. [[PubMed](#)]
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*, 433–436. [[PubMed](#)]
- Casati, R. (2004). The shadow knows: A primer on the informational structure of cast shadows. *Perception*, *33*, 1385–1396. [[PubMed](#)]
- Cavanagh, P., & Leclerc, Y. G. (1989). Shape from shadows. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *15*, 3–27. [[PubMed](#)]
- Chacón, J. (2004). Perceived contrast explains asymmetries in visual-search tasks with shaded stimuli. *Perception*, *33*, 1499–1509. [[PubMed](#)]
- Deutsch, J. A., & Ramachandran, V. S. (1990). Binocular depth reversals despite familiarity cues: An artifact? *Science*, *249*, 565–566.
- Freeman, T. W., & Viola, P. A. (1997). Bayesian model of surface perception. *Neural Information Processing Systems*, *10*, 787–793.
- Jacobson, J., & Werner, S. (2004). Why cast shadows are expendable: Insensitivity of human observers and the inherent ambiguity of cast shadows in pictorial art. *Perception*, *33*, 1369–1383. [[PubMed](#)]
- Kersten, D., Knill, D. C., Mamassian, P., & Bühlhoff, I. (1996). Illusory motion from shadows. *Nature*, *379*, 31. [[PubMed](#)]
- Kersten, D., Mamassian, P., & Knill, D. C. (1997). Moving cast shadows induce apparent motion in depth. *Perception*, *26*, 171–192. [[PubMed](#)]
- Kleffner, D. A., & Ramachandran, V. S. (1992). On the perception of shape from shading. *Perception & Psychophysics*, *52*, 18–36. [[PubMed](#)]
- Langer, M. S., & Bühlhoff, H. H. (2001). A prior for global convexity in local shape-from-shading. *Perception*, *30*, 403–410. [[PubMed](#)]
- Liu, Z., Jacobs, D. W., & Basri, R. (1999). The role of convexity in perceptual completion: Beyond good

- continuation. *Vision Research*, *39*, 4244–4257. [[PubMed](#)]
- Mamassian, P. (2004). Impossible shadows and the shadow correspondence problem. *Perception*, *33*, 1279–1290. [[PubMed](#)]
- Mamassian, P., & Goutcher, R. (2001). Prior knowledge on the illumination position. *Cognition*, *81*, B1–B9. [[PubMed](#)]
- Mamassian, P., Jentzsch, I., Bacon, B. A., & Schweinberger, S. R. (2003). Neural correlates of shape from shading. *Neuroreport*, *14*, 971–975. [[PubMed](#)]
- Mamassian, P., Knill, D. C., & Kersten, D. (1998). The perception of cast shadows. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*, 288–295.
- Mamassian, P., & Landy, M. S. (1998). Observer biases in the 3D interpretation of line drawings. *Vision Research*, *38*, 2817–2832. [[PubMed](#)]
- Mamassian, P., & Landy, M. S. (2001). Interaction of visual prior constraints. *Vision Research*, *41*, 2653–2668. [[PubMed](#)]
- McManus, I. C., Buckman, J., & Woolley, F. (2004). Is light in pictures presumed to come from the left side? *Perception*, *33*, 1421–1436. [[PubMed](#)]
- Ostrovsky, Y., Cavanagh, P., & Sinha, P. (2005). Perceiving illumination inconsistencies in scenes. *Perception*, *34*, 1301–1314. [[PubMed](#)]
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, *10*, 437–442. [[PubMed](#)]
- Ramachandran, V. S. (1988) Perceiving of shape from shading. *Scientific American*, *259*, 76–83. [[PubMed](#)]
- Sun, J., & Perona, P. (1998). Where is the sun? *Nature Neuroscience*, *1*, 183–184. [[PubMed](#)] [[Article](#)]

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, D. L. (1997). *Functional organization of the monkey visual cortex for stereoscopic depth*. Ph.D. dissertation. University College London, London.
- Adams, D. L., & Zeki, S. (2001). Functional organization of macaque V3 for stereoscopic depth. *Journal of Neurophysiology*, 86, 2195-2203.
- Alain (2001). *Eléments de philosophie*. Eds., Galimard, France.
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience*, 20, 303-330.
- Andreasen, N. C., Nopoulos, P., O'Leary, D. S., Miller, D. D., Wassink, T., & Flaum, M. (1999). Defining the phenotype of schizophrenia: cognitive dysmetria and its neural mechanisms. *Biological Psychiatry*, 46, 908-920.
- Azouvi, P., Samuel, C., Louis-Dreyfus, A. *et al.* (2002). Sensitivity of clinical and behavioural tests of spatial neglect after right hemisphere stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 73, 160-166.
- Backus, B. T., Fleet, D. J., Parker, A. J., & Heeger, D. J. (2001). Human cortical activity correlates with stereoscopic depth perception. *Journal of Neurophysiology*, 86, 2054-2068.
- Balint, R. (1907). Psychic paralysis of gaze, optic ataxia and disturbance of spatial attention. *Orvosi Hetilap*, 1, 209-236.
- Barlow, H. B., Blakemore, C., & Pettigrew, J. D. (1967). The neural mechanism of binocular depth discrimination. *Journal of Physiology London*, 193, 327-342.
- Bartels, A., & Zeki, S. (2000). The architecture of the color centre in the human visual brain: new results and review. *European Journal of Neuroscience*, 12, 172-193.
- Bartolomeo, P. (2002). The relationship between visual perception and visual mental imagery: a reappraisal of the neuropsychological evidence. *Cortex*, 38, 357-378.
- Bartolomeo, P., & Chokron, S. (1999). Left unilateral neglect or right hyperattention? *Neurology*, 53, 2023-2027.
- Bartolomeo, P., & Chokron, S. (2001). Levels of impairment in unilateral neglect. In: Boller, F., Grafman, J. (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, 4, pp. 67-98. Elsevier Science Publishers. Amsterdam.
- Bartolomeo, P., & Chokron, S. (2002). Orienting of attention in left unilateral neglect. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 26, 217-234.
- Bartolomeo, P., D'Erme, P., & Gainotti, G. (1994). The relationship between visuospatial and representational neglect. *Neurology*, 44, 1710-1714.
- Bartolomeo, P., Bachou-Lévi, A. C., Azouvi, P., & Chokron, S. (2005). Time to imagine space: a chronometric exploration of representational neglect. *Neuropsychologia*, 43, 1249-1257.

- Bartolomeo, P., Thiebaut de Schotten, M., & Doricchi, F. (2007). Left Unilateral Neglect as a Déconnexion Syndrome. *Cerebral Cortex*, *17*, 2479-2490.
- Basso, G., Nichelli, P., Frassinetti, F., & Di Pellegrino, G. (1996). Time perception in a neglected space. *NeuroReport*, *7*, 2111-2114.
- Bates, E., Wilson, S. M., Saygin, A. P., *et al.* (2003). Voxel-based lesion-symptom mapping. *Nature Neuroscience*, *6*, 448-450.
- Battelli, L., Cavanagh, P., Intrilligator, M., *et al.* (2001). Unilateral right parietal damage leads to bilateral deficit for high-level motion. *Neuron*, *32*, 985-995.
- Battelli, L., Pascual-Leone, A., & Cavanagh, P. (2007). The 'when' pathway of the right parietal lobe. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 204-210.
- Battelli, L., Walsh, V., Pascual-Leone, A., & Cavanagh, P. (2008). The 'when' parietal pathway explored by lesion studies. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*, 1-7.
- Battersby, W. S., Bender, M. B., Kahn, R. L., & Pollack, M. (1956). Effects of visual, vestibular, and somatosensory-motor deficit on autokinetic perception. *Journal of Experimental Psychology*, *52*, 398-410.
- Bayer, C. A., & Pressey, A. W. (1972). Geometric illusions as a function of pigmentation of the fundus oculi and target size. *Psychonomic Science*, *26*, 77-79.
- Baylis, G. C., Simon, S. L., Baylis, L. L., & Rorden, C. (2002). Visual extinction with double simultaneous stimulation: What is simultaneous? *Neuropsychologia*, *40*, 1027-1034.
- Becker, E., & Karnath, H. O. (2007). Incidence of visual extinction after left versus right hemisphere stroke. *Stroke*, *38*, 3172-3174.
- Beer, A. L., Watanabe, T., Ni, R., Sasaki, Y., & Andersen, G. J. (2009). 3D surface perception from motion involves a temporal-parietal network. *European Journal of Neuroscience*, *30*, 703-713.
- Beis, J. M., Keller, C., Morin, N., *et al.* (2004). Right spatial neglect after left hemisphere stroke: a qualitative and quantitative study. *Neurology*, *63*, 1600-1605.
- Begelman, D. A., & Steinfeld, J. (1971). Retinal vs. phenomenal determinants of the horizontal-vertical illusion. *Journal of General Psychology*, *85*, 77-85.
- Benson, D. F. (1979). *Aphasia, Alexia and Agraphia*. Churchill Livingstone. New York (pp. 150-157).
- Bergero, C., Azouvi, P., Samuel, C., *et al.* (1995). Validation d'une échelle d'évaluation fonctionnelle de l'héminégligence dans la vie quotidienne: l'échelle CB. *Annales de Réadaptation et de Médecine Physique*, *38*, 183-189.
- Bergson, H. (2003). La perception du changement, In. *La Pensée et le Mouvant*, Eds., PUF, France.
- Beschin, N., Basso, A., & Della Sala, S. (2000). Perceiving left and imagining right: dissociation in neglect. *Cortex*, *36*, 401-414.
- Beschin, N., Cocchini, G., Della Sala, S., & Logie, R. (1997). What the eyes perceive, the brain ignores: A case of pure unilateral representational neglect. *Cortex*, *33*, 3-26.
- Bhugra, D. (2005). The global prevalence of schizophrenia. *PLoS Medicine*, *2*, e151.

- Binkofski, F., Buccino, G., Stephan, K. M., Rizzolatti, G., Seitz, R. J., & Freund, H. J. (1999). A parieto-premotor network for object manipulation: evidence from neuroimaging. *Experimental Brain Research*, *128*, 210-213.
- Bisiach, E., & Luzzatti, C. (1978). Unilateral neglect of representational space. *Cortex*, *14*, 129-133.
- Bisiach, E., Capitani, E., & Porta, E. (1985). Two basic properties of space representation in the brain: Evidence from unilateral neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, *48*, 141-144.
- Bisiach, E., Cornacchia, L., Sterzi, R., & Vallar, G. (1984). Disorders of perceived auditory lateralization after lesions of the right hemisphere. *Brain*, *107*, 37-52.
- Bisiach, E., Pizzamiglio, L., Nico, D., & Antonucci, G. (1996). Beyond unilateral neglect. *Brain*, *119*, 851-857.
- Bisiach, E., Ricci, R., Lualdi, M., & Colombo, M. R. (1998). Perceptual and response bias in unilateral neglect: two modified versions of the Milner Landmark Task. *Brain and Cognition*, *37*, 369-386.
- Bisiach, E., & Vallar, G. (2000). Unilateral neglect in humans. In Rizzolatti, G. (Ed.). *Handbook of Neuropsychology*. Amsterdam: Elsevier.
- Bisson, N., Tobin, S., & Grondin, S. (2009). Remembering the duration of joyful and sad musical excerpts. *NeuroQuantology*, *7*, 46-57.
- Block, R. A. (1990). *Cognitive Models of Psychological Time*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Block, R. A., & Zakay, D. (2008). Timing and remembering the past, the present, and the future. In S. Grondin (Ed.), *Psychology of time* (pp. 367-394). Bingley, U. K., Emerald Group.
- Boltz, M. G. (2005). Duration judgments of naturalistic events in the auditory and visual modalities. *Perception and Psychophysics*, *67*, 1362-1375.
- Botez, M. I. (1994). *Syndrome Pariétal*. Editions Techniques. Encyclopédie Médicale Chirurgicale, Paris. Neurologie (pp. 1-10).
- Bowen, A., Mckenna, K., & Tallis, R. C. (1999). Reasons for variability in the reported rate of occurrence of unilateral spatial neglect after stroke. *Stroke*, *30*, 1196-1202.
- Bradley, D. C., Chang, G. C., & Andersen, R. A. (1998). Encoding of the three-dimensional structure-from-motion by primate area MT neurons. *Nature*, *392*, 714-717.
- Brain, W. R. (1941). Visual disorientation with special reference to lesion of the right cerebral hemisphere. *Brain*, *64*, 2446-2472.
- Brainard, D. H. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, *10*, 433-436.
- Braitenberg, V. (1967). Is the cerebellar cortex a biological clock in the millisecond range? *Progress in Brain Research*, *25*, 334-346.
- Braunstein, M. L. (1968). Motion and texture as sources of slant information. *Journal of Experimental Psychology*, *78*, 247-253.
- Broota, A., Kaur, H., & Batra, S. (1988). Perception of time in schizophrenics. *Journal of Personality & Clinical studies*, *4*, 69-73.
- Brown, S., & Stubbs, D. A. (1988). The psychophysics of retrospective and prospective timing. *Perception*, *17*, 297-310.

- Bruno, N., & Cutting, J. E. (1988). Minimodularity and the perception of layout. *Journal of Experimental Psychology. General*, 117, 161-170.
- Bülthoff, H., Edelman, S. & Tarr, M. (1995). How are three-dimensional objects represented in the brain? *Cerebral Cortex*, 5, 247-260.
- Buonomano, D. V., & Karmakar, U. R. (2002). How do we tell time? *The Neuroscientist*, 8, 42-51.
- Buonomano, D. V. (2007). The biology of time across different scales. *Nature Chemical Biology*, 3, 594-597.
- Burr, D., & Morrone, C. (2006a). Time perception: space-time in the brain. *Current Biology*, 16, R171-R173.
- Burr, D. & Morrone, C. (2006b). Perception: Transient Disruptions to Neural Space-Time. *Current Biology*, 16, R847-849.
- Burr, D., Tozzi, A., & Morrone, M. C. (2007). Neural mechanisms for timing visual events are spatially selective in real-world coordinates. *Nature Neuroscience*, 10, 423-425.
- Casati, R. (2000). *La découverte de l'ombre*. Albin Michel, Biblio Essais, Livre de Poche.
- Casati, R. (2004). The shadow knows: A primer on the informational structure of shadows. *Perception*, 33, 1499-1509.
- Catani, M., Howard, R. J., Pajevic, S., & Jones, D. K. (2002). Virtual in vivo interactive dissection of white matter fasciculi in the human brain. *Neuroimage*, 17, 77-94.
- Cate, A. & Behrmann, M. (2002). Spatial and temporal influences on extinction. *Neuropsychologia*, 40, 2206-2225.
- Chacón, J. (2004). Perceived contrast explains asymmetries in visual-search tasks with shaded stimuli. *Perception*, 33, 1499-1509.
- Charras, P., & Lupiañez, J. (2009). The relevance of symmetry in line length perception. *Perception*, 38, 1428-1438.
- Charras, P., & Lupiañez, J. (2010a). Length perception of horizontal and vertical bisected lines. *Psychological Research*, 74, 196-206.
- Charras, P., Lupiañez, J., & Bartolomeo, P. (2010b). Assessing the weights of visual neglect: A new approach to dissociate defective symptoms from productive phenomena in length estimation. *Neuropsychologia*, 48, 3371-3375.
- Chokron, S. (2003). Right parietal lesions, unilateral spatial neglect, and the egocentric frame of reference. *Neuroimage*, 20, S75-81.
- Chokron, S., Bartolomeo, P., & Siéoff, E. (2008). Unilateral spatial neglect: 30 years of research, discoveries, hope and (especially) questions. *Revue Neurologique*, 164, S134-142.
- Chokron, S., Bartolomeo, P., Colliot, P., & Auclair, L. (2002). Effect of gaze orientation on tactile-kinesthetic performance. *Brain and Cognition*, 48, 312-317.
- Chokron, S., Colliot, P., & Bartolomeo, P. (2004). The role of vision on spatial representations. *Cortex*, 40, 281-290.
- Chokron, S., Colliot, P., Bartolomeo, P., Rhein, F., Eusop, E., Vassel, P., & Ohlmann, T. (2002). Visual, proprioceptive and tactile performance in left neglect patients. *Neuropsychologia*, 40, 1965-1976.

- Church, R. M. (2003). A concise introduction to the scalar timing theory. In W. H. Meck (Ed.), *Functional and neural mechanisms of interval timing* (pp. 3-22). Boca Raton, FL : CRC.
- Church, R. M., & Gibbon, J. (1982). Temporal generalization. *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes*, 8, 165-186.
- Committeri, G., Pitzalis, S., Galati, G., Patria, F., Pelle, G., et al. (2007). Neural bases of personal and extrapersonal neglect. *Brain*, 130, 431-441.
- Corbetta, M., Kincade, M. J., Lewis, C., Snyder, A. Z., & Sapir, A. (2005). Neural basis and recovery of spatial attention deficits in spatial neglect. *Nature Neuroscience*, 8, 1603-1610.
- Coslett, H. B. (2009). Cognitive timing: neuropsychology and anatomic basis. *Brain Research*, 1254, 38-48.
- Coull, J. T. (1998). Neural correlates of attention and arousal: insights from electrophysiology, functional neuroimaging and psychopharmacology. *Progress in Neurobiology*, 55, 343-361.
- Coull, J. T., Vidal, F., Nazarian, B., & Macar, F. (2004). Functional anatomy of the attentional modulation of time estimation. *Science*, 303, 1506-1508.
- Cowey, A., Small, M., & Ellis, S. (1994). Left visuo-spatial neglect can be worse in far than in near space. *Neuropsychologia*, 32, 1059-1066.
- Critchley, M. (1953). *The parietal lobes*. Edward Arnold Ltd. London (pp. 100-143 et 160-173).
- Crawford, J. R., & Garthwaite, P. H. (2007). Comparison of a single case to a control or normative sample in neuropsychology: development of a Bayesian approach. *Cognitive Neuropsychology*, 24, 343-372.
- Crawford, J. R., & Howell, D. C. (2008). Comparing an individual's test score against norms derived from small samples. *The Clinical Neuropsychologist*, 12, 482-486.
- Cumming, B. G., & Parker, A. J. (1997). Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature*, 389, 280-283.
- Damasio, A. R. (1985). Disorders of complex visual processing: agnosias, achromatopsia, Balint's syndrome, and related difficulties of orientation and construction. In: Mesulam M-M (Eds.) *Principles of behavioral neurology*. Philadelphia: F. A. Davis, pp. 259-288.
- Damasio, A. R. (2002). Remembering when. *Scientific American*, 287, 66-73.
- Danckert, J., Ferber, S., Pun, C., Broderick, C., et al. (2007). Neglected time: impaired temporal perception of multisecond intervals in unilateral neglect. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 1706-1720.
- Davalos, D. B., Kisley, M. A., & Ross, R. G. (2002). Deficits in auditory and visual temporal perception in schizophrenia. *Cognitive Neuropsychiatry*, 7, 273-282.
- Davalos, D. B., Kisley, M. A., Polk, S. D., & Ross, R. G. (2003). Mismatch negativity in detection of interval duration deviation in schizophrenia. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology*, 14, 1283-1286.
- Davis, K.L., Kahn, R.S., Ko, G., & Davidson, M. (1991). Dopamine in schizophrenia: a review and reconceptualization. *American Journal of Psychiatry*, 148, 1474-1486.

- Delis, D. C., Robertson, L. C., and Efron, R. (1986). Hemispheric specialization of memory for visual hierarchical stimuli. *Neuropsychologia*, *24*, 205-214.
- De Renzi, E., Faglioni, P., & Scotti, G. (1970). Hemispheric contribution to exploration of space through the visual and tactile modality. *Cortex*, *6*, 191-203.
- De Renzi, E., Gentilini, M., Faglioni, P., & Barbieri, C. (1989). Attentional shift towards rightmost stimuli in patients with left visual neglect. *Cortex*, *25*, 231-237.
- Deutsch, J. A., & Ramachandran, V. S. (1990). Binocular depth reversals despite familiarity cues: An artefact? *Science*, *249*, 565-566.
- DeYoe, E. A., & Van Essen, D. C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neuroscience*, *11*, 219-226.
- di Pellegrino, G., Basso, G., & Frassinetti, F. (1997). Spatial extinction on double asynchronous stimulation. *Neuropsychologia*, *35*, 1215-1223.
- Doricchi, F., & Angeletti, P. (1999). Misrepresentation of horizontal space in left unilateral neglect: role of hemianopia. *Neurology*, *10*, 1845-1852.
- Doricchi, F., Thiebaut de Schotten, M., Tomaiuolo, F., & Bartolomeo, P. (2008). White matter (dis)connections and gray matter (dys)functions in visual neglect: gaining insights into the brain networks of spatial awareness. *Cortex*, *44*, 983-995.
- Doricchi, F., & Tomaiuolo, F. (2003). The anatomy of neglect without hemianopia: a key role for parietal-frontal déconnexion? *Neuroreport*, *14*, 2239-2243.
- Driver, J., & Mattingley, J. B. (1998). Parietal neglect and visual awareness. *Nature Neuroscience*, *1*, 17-22.
- Duhamel, J. R., Goldberg, M. E., Fitzgibbon, E. J., Sirigu, A., & Grafman, J. (1992). Saccadic dysmetria in a patient with right frontoparietal lesion. *Brain*, *115*, 1387-1402.
- Duncan, J., Humphreys, J., & Ward, R. (1997). Competitive brain activity in visual attention. *Current Opinion in Neurobiology*, *7*, 255-261.
- Dupont, P., Orban, G. A., De Bruyn, B., Verbruggen, A., & Mortelmans, L. (1994). Many areas in the human brain respond to visual motion. *Journal of Neurophysiology*, *72*, 1420-1424.
- Eagleman, D. M. (2008). Human time perception and its illusions. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*, 131-136.
- Eisler, A. (2003). The human sense of time: Biological, cognitive, and cultural considerations. In R. Buccheri, M. Saniga et M. Stuckey, (Eds.) *The nature of time: Geometry, physics and perception* (pp. 4-18). Dordrecht, NE : Kluwer.
- Ehrlé, N., Samson, S., & Baulac, M. (2001). Processing of rapid auditory information in epileptic patients with temporal damage. *Neuropsychologia*, *39*, 525-531.
- Elias, L. J., & Robinson, B. M. (2005). Lateral biases in assumptions of lighting position. *Brain and Cognition*, *59*, 303-305.
- Elvavåg, B., McCormack, T., Gilbert, A., Brown, G. D. A., Weinberger, D. R., & Goldberg, T. E. (2003). Duration judgments in patients with schizophrenia. *Psychological Medicine*, *33*, 1249-1261.
- Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., & Kanswisher, N. (1999). The para-hippocampal place area: recognition, navigation or encoding? *Neuron*, *23*, 115-125.

- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, *415*, 429-433.
- Farah, M. J. (1990). *Visual agnosia*. The MIT Press (Eds.). Bradford Books.
- Farivar, R. (2009). Dorsal-ventral integration in object recognition. *Brain Research Reviews*, *61*, 144-153.
- Felleman, D., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in primate visual cortex. *Cerebral Cortex*, *1*, 1-47.
- Ferber, S., & Karnath, H.-O. (2001). Size perception in hemianopia and neglect. *Brain*, *124*, 527-536.
- Ffytche, D., Skidmore, B., & Zeki, S. (1995). Motion-from-hue activates area V5 of human visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *260*, 353-358.
- Finger, F. W. & Spelt, D. K. (1947). The illustration of the horizontal-vertical illusion. *Journal of experimental Psychology*, *37*, 243-250.
- Foucher, J. R., Lacambre, M., Pham, B. T., Giersch, A., & Elliott, M. A. (2007). Low time resolution in schizophrenia. Lengthened windows of simultaneity for visual, auditory and bimodal stimuli. *Schizophrenia Research*, *97*, 118-127.
- Fraisse, P. (1984). Perception and estimation of time. *Annual Review of Psychology*. *35*, 1-36.
- Frassinetti, F., Nichelli, P., & di Pellegrino, G. (1999). Selective horizontal dysmetropsia following prestriate lesion. *Brain*, *122*, 339-350.
- Gaffan, D., & Hornak, J. (1997). Visual neglect in the monkey. Representation and déconnexion. *Brain*, *120*, 1647-1657.
- Gainotti, G. (1979). Visuo-constructive disorders in right and left brain-damaged patients. *Acta Neurologica Belgica*, *79*, 92-104.
- Gainotti, G., D'Erme, P., & Bartolomeo, P. (1991). Early orientation of attention toward the half space ipsilateral to the lesion in patients with unilateral brain damage. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, *54*, 1082-1089.
- Georgieva, S. S., Todd, J. T., Peeters, R., & Orban, G. A. (2008). The extraction of 3D shape from texture and shading in the human brain. *Cerebral Cortex*, *18*, 2416-2438.
- Gerardin, P., Kourtzi, Z., & Mamassian, M. (2010). Prior knowledge of illumination for 3D perception in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. doi:10.1073/pnas.1006285107.
- Gerardin, P., de Montalembert, M., & Mamassian, P. (2007). Shape from shading: New perspectives from the Polo Mint stimulus. *Journal of Vision*, *7*, 1-11.
- Geschwind, N. (1965). Disconnexion syndromes in animals and man – Part II. *Brain*, *88*, 585-644.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, *84*, 279-325.
- Gibbon, J. (1991). Origins of scalar timing. *Learning & Motivation*, *22*, 3-38.
- Gibbon, J. (1992). Ubiquity of scalar timing with a Poisson clock. *Journal of Mathematical Psychology*, *36*, 283-293.

- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. In J. Gibbon, & L. Allan (Eds.), *Timing and time perception* (Annals of the New York Academy of Sciences, 423, pp 52-77). New York : New York Academy of Sciences.
- Gibbon, J., Malapani, C., Dale, C. L., & Gallistel, C. R. (1997). Toward a neurobiology of temporal cognition : advances and challenges. *Current Opinion in Neurobiology*, 7, 170-184.
- Gibson, J. J. (1950a). *The perception of Visual World*. Houghton Mifflin, Boston.
- Gibson, J. J. (1950b). The perception of visual surfaces. *American Journal of Psychology*, 63, 367-384.
- Giersch, A., Lalanne, L., Corves, C., Seubert, J., Shi, Z., Foucher, J., & Elliott, M. A. (2009). Extended visual simultaneity thresholds in patients with schizophrenia. *Schizophrenia Bulletin*, 35, 816-825.
- Goldstone, S., & Lhamon, W. T. (1974). Studies of auditory-visual differences in human time judgment: I. Sounds are judged longer than lights. *Perceptual and Motor Skills*, 39, 63-82.
- Goodale, M. A., & Haffenden, A. (1998). Frames of reference for perception and action in the human visual system. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22, 161-172.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15, 20-25.
- Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bühlhoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J. & Racicot, C. I. (1994). Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology*, 4, 604-610.
- Gottlieb, J. P. (2002). Parietal mechanisms of target representation. *Current Opinion in Neurobiology*, 12, 134-140.
- Gourion, D., Gourevitch, R., Le Provost, J. B., Olié, J. P., Lôo, H., & Krebs, M. O. (2004). L'hypothèse neurodéveloppementale dans la schizophrénie. *L'Encéphale*, XXX, 109-118.
- Gregory, R. L. (1991). Putting illusions in their place. *Perception*, 20, 1-4.
- Gregory, R. L. (1997). *Eye and brain: The psychology of seeing*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Grondin, S. (2001). From physical time to the first and second moments of psychological time. *Psychological Bulletin*, 127, 22-44.
- Grondin, S. (2003). Sensory modalities and temporal processing. In H. Helfrich (Ed.), *Time and Mind II* (pp. 61-77). Göttingen: Hogrefe & Huber.
- Grondin, S., Pouthas, V., Samson, S., & Roy, M. (2006). Mécanismes et désordres liés à l'adaptation au temps. *Canadian Psychology*, 47, 170-183.
- Grondin, S. (2008). Methods for studying psychological time. In S. Grondin (Ed.), *Psychology of Time* (pp. 51-74). Bingley, U. K.: Emerald Group.
- Grondin, S. (2008). *Psychology of Time*. Bingley, U. K.: Emerald Group.
- Grondin, S. (2010a). Timing and time perception: A review of recent behavioral and neuroscience findings and theoretical directions. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 72, 561-582.

- Grondin, S. (2010b). Unequal Weber fractions for the categorization of brief temporal intervals. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 72, 1422-1430.
- Grondin, S., & Killeen, P. R. (2009). Tracking time with song and count: Different Weber functions for musicians and nonmusicians. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 71, 1649-1654.
- Gruber, H. E., & Clark, W. C. (1956). Perception of slanted surfaces. *Perceptual and Motor Skills*, 6, 97-106.
- Guelfi, J. D. (1997). The PANSS (Positive And Negative Symptome) Scale. *Encéphale*, 23, 35-38.
- Halligan, P. W., Fink, G. R., Marshall, J. C., & Vallar, G. (2003). Spatial cognition: Evidence from visual neglect. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 125-133.
- Halligan, P. W., & Marshall, J. C. (1991a). Left neglect for near but not far space in man. *Nature*, 350, 498-500.
- Halligan, P. W., & Marshall, J. C. (1991b). Spatial compression in visual neglect: A case study. *Cortex*, 27, 623-629.
- Halligan, P. W., & Marshall, J. C. (1998). Visuospatial neglect: the ultimate deconstruction? *Brain and Cognition*, 37, 419-438.
- Halligan, P. W., Cockburn, J., & Wilson, B. A. (1991). The behavioural assessment of visual neglect. *Neuropsychological Rehabilitation*, 1, 5-32.
- Hausser, C. O., Robert, F., Giard, N. (1980). Balint's syndrome. *The Canadian Journal of Neurological Sciences*, 7, 157-161.
- He, B. J., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Epstein, A., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2007). Breakdown of functional connectivity in frontoparietal network underlies behavioral deficits in spatial neglect. *Neuron*, 53, 905-918.
- Hécaen, H. (1962). The clinical symptomatology of right and left hemispheric lesions. *Les Cahiers du Collège de Médecine des Hôpitaux de Paris*, 3, 259-270.
- Hécaen, H., & Albert, M. L. (1978). *Human neuropsychology*. John Wiley and Sons. New York (pp. 94-138).
- Hécaen, H., Penfield, W., Bertrand, C., & Malmö, R. (1956). The syndrome of apractognosia due to lesions of the minor cerebral hemisphere. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 75, 400-434.
- Hécaen, H., Tzortzis, C., & Masure, M. C. (1972). Disorders of spatial orientation on the route-finding test associated with unilateral cortical lesions. *Perception*, 1, 325-330.
- Hedge, J., & Felleman, D. J. (2007). Reappraising the functional implications of the primate visual anatomical hierarchy. *Neuroscientist*, 13, 416-421.
- Heide, W., Blankenburg, M., Zimmermann, E., & Kömpf, D. (1995). Cortical control of double-step saccades: Implications for spatial orientation. *Annals of Neurology*, 38, 739-748.
- Heilman, K. M., & Valenstein, E. (1979). Mechanisms underlying hemispatial neglect. *Annals of Neurology*, 5, 166-170.
- Heilman, K. M., Valenstein, E., & Watson, R. T. (1985). The neglect syndrome. In: Frederiks J. A. M. Ed. *Handbook of clinical neurology*, vol 45. Amsterdam (pp. 153-183).

- Heilman, K. M., & Adams, D. J. (2003). Callosal neglect. *Archives of Neurology*, *60*, 276-279.
- Heilman, K. M., Watson, R. T., & Valenstein, E. (1985). Neglect and related disorders. In Heilman, K. M., Valenstein, E. (Eds.), *Clinical Neuropsychology*, pp. 279-336. Oxford University Press. New York.
- Heilman, K. M., Watson, R. T., Valenstein, E., & Damasio, A. R. (1983). Localization of lesion in neglect. In Kertesz A. (Eds.), *Localization in neuropsychology*, pp. 471-492. Academic Press. New-York.
- Heilman, K. M., Bowers, D., Valenstein, E., & Watson, R. T. (1983). Disorders of visual attention. *Baillieres Clinical Neurology*, *2*, 389-413.
- Heilman, K. M., & Watson, R. T. (2001). Neglect and related disorders. In Heilman, K. M. and Valenstein, E. (Eds.). *Clinical Neuropsychology*. New York: Oxford University Press.
- Hellström, A., & Rammsayer, T. H. (2004). Effects of time-order, interstimulus interval, and feedback in duration discrimination of noise bursts in the 50- and 1000-ms ranges. *Acta Psychologica*, *116*, 1-20.
- Helmholtz, H. v. (1910/2000). *Helmholtz's treatise on physiological optics*. Bristol, England: Thoemmes Press.
- Hillis, J. M., Ernst, M. O., Banks, M. S., & Landy, M. S. (2002). Combining sensory information: Mandatory fusion within, but not between, senses. *Science*, *298*, 1627-1630.
- Hillstrom, A. P., Shapiro, K. L., & Rorden, C. (2004). Spatiotemporal dynamics of attention in visual neglect: a case study. *Cortex*, *40*, 433-440.
- Holmes, G. (1918). Disturbances of vision by cerebral lesions (case 16). *British Journal of Ophthalmology*, *2*, 353.
- Holmes, G., & Horrax, G. (1919). Disturbances of spatial orientation and visual attention with loss of stereoscopic vision. *Archives of Neurology and Psychiatry*, *1*, 385-407.
- Howard, I. P. (2002). Depth perception. In *Handbook of experimental psychology*. 3rd ed., Vol 1. (Eds.), H. Pashler & S. Yantis, Wiley, New York.
- Hubel, D. H., & Livingstone, M.S. (1987). Segregation of form, color, and stereopsis in primate area, 18. *Journal of Neuroscience*, *7*, 3378-3415.
- Hubel, D., & Wiesel, T. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology London*, *160*, 106-54.
- Humphreys, G. W., & Riddoch, M. J. (1994). Attention to within-object and between-object spatial representations: Multiple sites for visual selection. *Cognitive Neuropsychology*, *11*, 207-241.
- Humphreys, G. W., Romani, C., Olson, A., Riddoch, M. J., & Duncan, J. (1994). Non-spatial extinction following lesions of the parietal lobe in humans. *Nature*, *372*, 357-359.
- Husain, M., & Nachev, P. (2007). Space and the parietal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 30-36.
- Husain, M., & Rorden, C. (2003). Non-spatially lateralized mechanisms in hemispatial neglect. *Nature Reviews Neuroscience*, *4*, 26-36.
- Husain, M., Shapiro, K., Martin, J., & Kennard, C. (1997). Abnormal temporal dynamics of visual attention in spatial neglect patients. *Nature*, *385*, 154-156.

- Imura, T., Yamaguchi, M. K., Kanazawa, S., Shirai, N., *et al.* (2006). Perception of motion trajectory of object from the moving cast shadow in infants. *Vision Research*, *46*, 652-657.
- Ishiai, S., Koyama, Y., Furuya, T. (2001). Conflict and integration of spatial attention between disconnected hemispheres. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, *71*, 472-477.
- Ivry, R. B., & Spencer, R. (2004). The neural representation of time. *Current Opinion in Neurobiology*, *14*, 225-232.
- Ivry, R. B., & Schlerf, J. (2008). Dedicated and intrinsic models of time perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*, 273-280.
- Janssen, P., Vogels, R., & Orban, G. A. (2000). Selectivity for 3D shape that reveals distinct areas within macaque inferior temporal cortex. *Science*, *288*, 2054-2056.
- Jantzen, K. J., Steinberg, F. L., & Kelso, J. A. S. (2005). Functional MRI reveals the existence of modality and coordination-dependent timing networks. *NeuroImage*, *25*, 1031-1042.
- Jazayeri, M., & Shadlen, M. N. (2010). Temporal context calibrates interval timing. *Nature Neuroscience*, *13*, 1020-1026.
- Jeannerod, M., Decety, J., & Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia*, *32*, 369-380.
- Johnston, A., Arnold, D. H., & Nishida, S. (2006). Spatially Localized Distortions of Event Time. *Current Biology*, *16*, 472-479.
- Julesz, B. (1964). Binocular depth perception without familiarity cues. *Science*, *145*, 356-362.
- Kagerer, F. A., Witmann, M., Szegla, E., & Steinbuechel, N. (2002). Cortical involvement in temporal reproduction: Evidence for differential roles of the hemispheres. *Neuropsychologia*, *40*, 357-366.
- Kandel, E. R. (1991). Perception of motion, depth, and form, in *Principles of neural science*. Kandel, E. R., Schwartz, J. H. & Jessel, T. M. Appleton and Lange, 460-466.
- Kant, E. (2001). *Critique de la Raison Pure*. Eds., Flammarion, France.
- Karnath, H. O., & Ferber, S. (1999). Is space representation distorted in neglect? *Neuropsychologia*, *37*, 7-15.
- Karnath, H. O., Ferber, S., & Himmelbach, M. (2001). Spatial awareness is a function of the temporal not the posterior parietal lobe. *Nature*, *411*, 950-963.
- Karnath, H. O., Fruhmann Berger, M., Kuker, W., & Rorden, C. (2004). The anatomy of spatial neglect based on voxelwise statistical analysis: a study of 140 patients. *Cerebral Cortex*, *14*, 1164-1172.
- Karnath, H. O., Zimmer, U., & Lewald, J. (2002). Impaired perception of temporal order in auditory extinction. *Neuropsychologia*, *40*, 1977-1982.
- Katsuyama, N., Usui, N., Nose, I., & Taira, M. (2010). Perception of object motion in three-dimensional space induced by cast shadows. *NeuroImage*, doi:10.1016/j.neuroimage.2010.07.075
- Keefe, R. S., Goldberg, T. E., Harvey, P. D., Gold, J. M., *et al.* (2004). The brief assessment of cognition in schizophrenia: reliability, sensitivity, and comparison with a standard neurocognitive battery. *Schizophrenia Research*, *68*, 283-297.

- Keele, S. W., & Ivry, R. B. (1991). Does the cerebellum provide a common computation for diverse tasks? A timing hypothesis. In A. Diamond (Ed.), *The developmental and neural bases of higher cognitive functions* (Annals of the New York Academy Sciences, 608, pp. 179-211). New York: New York Academy of Sciences.
- Kerkhoff, G. (2000). Multiple perceptual distortions and their modulation in left-sided visual neglect. *Neuropsychologia*, 38, 1073-1086.
- Kerkhoff, G. (2001). Spatial hemineglect in humans. *Progress in Neurobiology*, 63, 1-27.
- Kersten, D., Mamassian, P., & Knill, D. C. (1997). Moving cast shadows induce apparent motion in depth. *Perception*, 26, 171-192.
- Killeen, P. R., & Taylor, T. J. (2000). How the propagation of error through stochastic counters affects time discrimination and other psychophysical judgments. *Psychological Review*, 107, 430-459.
- Killeen, P. R. & Weiss, N. A. (1987). Optimal timing and the Weber function. *Psychological Review*, 94, 455-468.
- Kinsbourne, M. (1970). A model for the mechanism of unilateral neglect of space. *Transactions of the American Neurological Association*, 95, 143-146.
- Kinsbourne, M. (1993). Orientational bias model of unilateral neglect: Evidence from attentional gradients within hemispace. In Robertson, I. H., Marshall, J. C. (Eds.), *Unilateral Neglect: Clinical and Experimental Studies*, pp. 63-86. Lawrence Erlbaum Associates. Hove, UK.
- Kleffner, D., & Ramachandran, V. S. (1992). On the perception of shape from shading. *Perception and Psychophysics*, 52, 18-36.
- Klimidis, S., Stuart, G. W., Minas, I. H., Copolov, D. L., & Singh, B. S. (1993). Positive and negative symptoms in the psychoses. Re-analysis of published SAPS and SANS global ratings. *Schizophrenia Research*, 9, 11-18.
- Knill, D. C., & Saunders, J. A. (2003). Do humans optimally integrate stereo and texture information for judgments of surface slant? *Vision Research*, 43, 2539-2558.
- Kouider, S., & Dehaene, S. (2007). Levels of processing during non-conscious perception: a critical review of visual masking. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences*, 362, 857-875.
- Kourtzi, Z., Büelhoff, H. H., Erb, M., & Grodd, W. (2002). Object-selective responses in the human motion area MT/MST. *Nature Neuroscience*, 5, 17-18.
- Künnapas, T. M. (1955). An analysis of the vertical-horizontal illusion. *Journal of Experimental Psychology*, 49, 134-140.
- Künnapas, T. M. (1957). The vertical horizontal illusion and the visual field. *Journal of Experimental Psychology*, 53, 405-407.
- Lamme, V. A., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neuroscience*, 23, 571-579.
- Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination – in defense of weak fusion. *Vision Research*, 35, 389-412.

- Lee, K. H., Bhaker, R. S., Mysore, A., Parks, R. W., Birkett, P. B. L., & Woodruff, P. W. R. (2009). Time perception and its neuropsychological correlates in patients with schizophrenia and in healthy volunteers. *Psychiatric Research, 166*, 174-183.
- Lee, K. H., Eagleston, P. N., Brown, W. H., Gregory, A. N. *et al.* (2007). The role of the cerebellum in subsecond time perception: Evidence from repetitive transcranial magnetic stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience, 19*, 147-15.
- Le Guen, C. (1958). Le temps figé du schizophrène. *Entretien Psychiatrique, 22*, 701-735.
- Leibovitch, F. S., Black, S. E., Caldwell, C. B., Ebert, P. L., Ehrlich, L. E., & Szalai, J. P. (1998). Brain-behavior correlations in hemispatial neglect using CT and SPECT: the Sunnybrook Stroke Study. *Neurology, 50*, 901-908.
- Leon, M. I., & Shadlen, M. N. (2003). Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron, 38*, 317-327.
- Lewis, P. A., & Miall, R. C. (2003). Brain activation patterns during measurement of sub- and supra-second intervals. *Neuropsychologia, 41*, 1583-1592.
- Lewis, P. A. & Walsh, V. (2005). Time perception: components of the brain's clock, *Current Biology, 24*, R389-391.
- Lhamon, W. T., & Goldstone, S. (1973). Temporal information processing in schizophrenia. *Archives of General Psychiatry, 28*, 44-51.
- Lissauer, H. (1890). Ein fall von seelenblindheit nebst einem Beitrage zur Theori derselben. *Archives of Psychiatry: Nervenkr, 21*, 222-270.
- Liu, Y., Vogels, R., & Orban, G. A. (2004). Convergence of depth from texture and depth from disparity in macaque inferior temporal cortex. *Journal of Neurosciences, 24*, 3795-3800.
- Luce, R. D. (1986). *Response Times: Their role in inferring elementary mental organization*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Lussier, I., & Stip, E. (2001). Memory and attention deficits in drug naive patients with schizophrenia. *Schizophrenia Research, 48*, 45-55.
- Macar, F., Pouthas, V., & Friedman, W. J. (1992). *Time, Action and Cognition: Towards Bridging the Gap*. Dordrecht, NE: Kluwer.
- McManus, C., Buckman, J., & Woolley, E. (2004). Is light in pictures presumed to come from the left side? *Perception, 33*, 1421-1436.
- Maki, P., Veijola, T., Jones, P. B., Koponen, H., Tienari, P., *et al.* (2005). Predictors of schizophrenia a review. *British Medical Bulletin, 9*, 1-15.
- Malonek, D., Tootell, R., & Grinvald, A. (1994). Optical imaging reveals the functional architecture of neurons processing shape and motion in owl monkey area MT. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 258*, 109-119.
- Mamassian, P. (2004). Impossible shadows and the shadow correspondence problem. *Perception, 33*, 1279-1290.
- Mamassian, P., & Goutcher, R. (2001). Prior knowledge on the illumination position. *Cognition, 81*, B1-B9.
- Mamassian, P., Knill, D. C., & Kersten, D. (1998). The perception of cast shadows. *Trends in Cognitive Sciences, 2*, 288-295.

- Mamassian, P., & Landy, M.S. (2001). Interaction of visual prior constraints. *Vision Research*, 41, 2653-2668.
- Marr, D. (1982). *Vision*. Freeman, San Francisco.
- Mason, C., & Kandel, E. R. (1991). Central visual pathways, In *Principles of neural science*. Kandel, E., Schwartz, J. and Jessel, T. Appleton and Lange, 420-439.
- Matell, M. S., & Meck, W. H. (2004). Cortico-striatal circuits and interval timing: Coincidence detection of oscillatory processes. *Cognitive Brain Research*, 21, 139-170.
- Mattes, S., & Ulrich, R. (1998). Directed attention prolongs the perceived duration of a brief stimulus. *Perception and Psychophysics*, 60, 1305-1317.
- Mauk, M. D., & Buonomano, D. V. (2004). The neural basis of temporal processing. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 307-340.
- McAuley, J. D., Jones, M. R., Holub, S., Johnston, H. M., & Miller, N. S. (2006). The time of our lives: Life span development of timing and event tracking. *Journal of Experimental Psychology: General*, 135, 348-367.
- Maunsell, K., & Van Essen, D. (1983a). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 3, 2563-2586.
- Maunsell, K., & Van Essen, D. (1983b). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *Journal of Neurophysiology*, 49, 1127-1147.
- Meck, W. H. (1983). Selective adjustment of the speed of internal clock and memory processes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 171-201.
- Meck, W. H. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Cognitive Brain Research*, 3, 227-242.
- Meck, W. H. (2003). *Functional and Neural Mechanisms of Internal Timing*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Meck, W. H. (2005). Neuropsychology of timing and time perception. *Brain & Cognition*, 58, 1-8.
- Meck, W. H. (2006). Neuroanatomical localization of an internal clock: A functional link between mesolimbic, nigrostriatal and mesocortical dopaminergic systems. *Brain Research*, 1109, 93-107.
- Meck, W. H., & Benson, A. M. (2002). Dissecting the brain's internal clock: How frontal-striatal circuitry keeps time and shifts attention. *Brain & Cognition*, 48, 195-211.
- Meck, W. H., Penney, T. B., & Pouthas, V. (2008). Cortico-striatal representation of time in animals and humans. *Current Opinion in Neurobiology*, 18, 145-152.
- Merigan, W. H., & Maunsell, J. H. (1993). How parallel are the primate pathways? *Annual Review of Neuroscience*, 16, 369-402.
- Mesulam, M. M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Annals of Neurology*, 10, 309-325.
- Mesulam, M. M. (1999). Spatial attention and neglect: Parietal, frontal and cingulated contributions to the mental representation and attentional targeting of salient

- extrapersonal events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 354, 1325-1346.
- Mesulam, M. M. (2002). Functional anatomy of attention and neglect: from neurons to networks. In Karnath, H. O., Milner, A. D., & Vallar, G. (Eds.), *The Cognitive and neural bases of spatial neglect*, pp. 33-45. Oxford University Press. Oxford.
- Mesulam, M. M., Waxman, S. G., Geschwind, N., & Sabin, T. D. (1976). Acute confusional states with right middle cerebral artery infarctions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Neuropsychiatry*, 39, 84-89.
- Milner, A. D. (1997). Vision without knowledge. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 352, 1429-1456.
- Milner, A. D., & Harvey, M. (1995). Distortion of size perception in visuospatial neglect. *Current Biology*, 5, 85-89.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, 46, 774-785.
- Minkowski, E. (1995, original Ed 1933). *Le temps vécu*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Mishkin, M., Ungerleider, L., & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, 6, 414-417.
- Missaoui, S., Mechri, A., Gaddour, N., Slama, H., & Gaha, L. (2008). La schizophrénie à début précoce : caractéristiques cliniques et endophénotypiques. *Annales médico-psychologiques*, 166, 633-637.
- Morrone, M. C., Ross, J., & Burr, D. (2005). Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nature Neuroscience*, 8, 950-954.
- Moore, T., & Armstrong, K. M. (2003). Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. *Nature*, 421, 370-373.
- Mort, D. J., Malhotra, P., Mannan, S. K., et al. (2003). The anatomy of visual neglect. *Brain*, 126, 1986-1997.
- Nguyenkim, J. D., & DeAngelis, G. C. (2003). Disparity-based coding of three-dimensional surface orientation by macaque middle temporal neurons. *Journal of Neurosciences*, 23, 7117-7128.
- Nikara, T., Bishop, P. O., & Pettigrew, J. D. (1968). Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Experimental Brain Research*, 6, 353-372.
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1997). The timing of information transfer in the visual system. *Cerebral Cortex*, 2, 205-241.
- O'Craven, K. M., Rosen, B. R., Kwong, K. K., Treisman, A., & Savoy, R. L. (1997). Voluntary Attention Modulates fMRI Activity in Human MT-MST. *Neuron*, 18, 591-598.
- Orban, G. A., Sunaert, S., Todd, J. T., Van Hecke, P. V., & Marchal, G. (1999). Human cortical regions involved in extracting depth from motion. *Neuron*, 24, 929-940.
- Orban, G. A., Van Essen, D., & Vanduffel, W. (2004). Comparative mapping of higher visual areas in monkeys and humans. *Trends in cognitive sciences*, 8, 315-324.
- Ortigue, S., Viaud-Delmon, I., Annoni, J. M., et al. (2001). Pure representational neglect after right thalamic lesion. *Annals of Neurology*, 50, 401-404.

- Parton, A., Malhotra, P., and Husain, M. (2004). Hemispatial neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 75, 13-21.
- Pastor, M. A., Artieda, J., Jahanshahi, M., & Obeso, J. A. (1992). Time estimation and reproduction is abnormal in Parkinson's disease. *Brain*, 115, 211-225.
- Pearlson, G. D. (2000). Neurobiology of schizophrenia. *Annals of Neurology*, 48, 556-566.
- Peissig, J. J., & Tarr, M. J. (2007). Visual object recognition: Do we know more now than we did 20 years ago? *Annual Review of Psychology*, 58, 75-96.
- Pelli, D. G. (1997). The Video Toolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 10, 437-442.
- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man*. The MacMillan Company, New York.
- Penney, T. B., Gibbon, J., & Meck, W. H. (2000). Differential effects of auditory and visual signals on clock speed and temporal memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 26, 1770-1787.
- Penney, T. B., & Vaitilingam, L. (2008). Imaging time. In S. Grondin (Ed.), *Psychology of Time* (pp. 261-294). Bingley, U.K.: Emerald Group.
- Perenin, M. T., & Vighetto, A. (1988). Optic ataxia: A specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain*, 111, 643-674.
- Pisella, L., & Mattingley, J. B. (2004). The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 28, 181-200.
- Poggio, G. F., Gonzalez, F., Krauss, F. (1988). Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex: binocular correlation and disparity selectivity. *Journal of Neuroscience*, 8, 4531-4450.
- Poom, L., & Borjesson, E. (1999). Perceptual depth synthesis in the visual system as revealed by selective adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 504-517.
- Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., & Rafal, R. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of visual attention. *Journal of Neuroscience*, 4, 1863-1874.
- Pouget, A., & Driver, J. (2000). Relating unilateral neglect to the neural coding of space. *Current Opinion in Neurobiology*, 10, 242-249.
- Pouget, P., Pradat-Diehl, P., Rivaud-Péchoux, S., Wattiez, N., & Gaymard, B. (2010). An oculomotor and computational study of a patient with diagonostic dyspraxia. *Cortex*, [doi:10.1016/j.cortex.2010.04.001](https://doi.org/10.1016/j.cortex.2010.04.001)
- Priftis, K., Rusconi, E., Umiltà, C., & Zorzi, M. (2003). Pure agnosia for mirror stimuli after right inferior parietal lesion. *Brain*, 126, 908-919.
- Prinzmetal, W., & Gettleman, L. (1993). Vertical-horizontal illusion: One eye is better than two. *Perception & Psychophysics*, 53, 81-88.
- Rafal, R. D. (2001). Balint's syndrome. In Behrmann M. (Ed.). *Handbook of Neuropsychology*. Amsterdam: Elsevier.
- Ramachandran, V. S. (1988). Perceiving of shape from shading. *Scientific American*, 259, 76-83.

- Rammsayer, T. H. (1999). Neuropharmacological evidence for different timing mechanisms in humans. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, Section B: Comparative and Physiological Psychology*, 52, 273-286.
- Rammsayer, T. H. (2006). Effects of pharmacologically induced changes in NMDA-receptor activity on human timing and sensorimotor performance. *Brain Research*, 1073-1074, 407-416.
- Rapp, B., & Caramazza, A. (1997). From graphemes to abstract letter shapes: levels of representation in written spelling. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 1130-1052.
- Resink, R. A. (2000). The dynamic representation of scenes. *Visual Cognition*, 7, 14-42.
- Riddoch, G. (1917). On the relative perceptions of movement and a stationary object in certain visual disturbances due to occipital injuries. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 10, 13-34.
- Riesen, J. M., & Schnider, A. (2001). Time estimation in Parkinson's disease: Normal long duration estimation despite impaired short duration discrimination. *Journal of Neurology*, 248, 27-35.
- Robbins, T. W. (1984). Cortical noradrenaline, attention and arousal. *Psychological Medicine*, 14, 13-21.
- Roberstson, L. C., & Delis, D. C. (1986). "Part-whole" processing in unilateral brain damaged patients: Dysfunction of hierarchical organization. *Neuropsychologia*, 24, 363-370.
- Roeckelein, J. E. (2000). *The concept of time in psychology: A resource book and annotated bibliography*. Westport, C.T. : Greenwood.
- Rorden, C., Jelsone, L., Simon-Dack, S., Baylis, L. L., & Baylis, G. C. (2009). Visual extinction: The effect of temporal and spatial bias. *Neuropsychologia*, 47, 321-329.
- Rorden, C., & Karnath, H. O. (2004). Using human brain lesions to infer function: a relic from a past era in the fMRI age? *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 813-819.
- Rorden, C., Mattingley, J. B., Karnath, H. O., & Driver, J. (1997). Visual extinction and prior entry: impaired perception of temporal order with intact motion perception after unilateral parietal damage. *Neuropsychologia*, 35, 421-433.
- Rossetti, Y., Pisella, L., & Vighetto, A. (2003). Optic ataxia revisited: visually guided action versus immediate visuomotor control. *Experimental Brain Research*, 153, 171-179.
- Rousseau, L., & Rousseau, R. (1996). Stop-reaction time and the internal clock. *Perception and Psychophysics*, 58, 434-448.
- Rousseaux, M., Beis, J. M., Pradat-Diehl, P., et al. (2001). Presenting a battery for assessing spatial neglect. Norms and effects of age, educational level, sex, hand and laterality. *Revue Neurologique (Paris)*, 157, 1385-1400.
- Rubin, N. (2001). The role of junctions in surface completion and contour matching. *Perception*, 30, 339-366.
- Saint Augustin (Eds., 1998). *Les Confessions*, Livre XI, 14, 17. Eds., Bibliothèque de la Pléiade, France.
- Saxe, R., & Kanwisher, N. (2003). People thinking about thinking people. The role of the temporo-parietal junction in "theory of mind". *Neuroimage*, 19, 1835-1842.

- Schenk, T. (2006). An allocentric rather than perceptual deficit in patient D.F. *Nature Neuroscience*, 9, 1369-1370.
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., *et al.* (1998). Signal timing across the macaque visual system. *Journal of Neurophysiology*, 79, 3272-3278.
- Schwartz, B. D., Winstead, D. K., & Walker, W. G. (1984). A corpus callosal deficit in sequential analysis by schizophrenics. *Biological Psychiatry*, 19, 1667-1676.
- Sereno, M. I., & Tootell, B. H. (2005). From monkeys to humans: what do we now know about brain homologies? *Current Opinion in Neurobiology*, 18, 135-144.
- Sereno, M. E., Trinath, T., Augath, M., & Logothetis, N. K. (2002). Three-dimensional shape representation in monkey cortex. *Neuron*, 33, 635-652.
- Servos, P., & Goodale, M. A. (1998). Monocular and binocular control of human interceptive movements. *Experimental Brain Research*, 119, 92-102.
- Shapiro, K. L., Arnell, K. M., & Raymond, J. E. (1997). The attentional blink: A view on attention and a glimpse on consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, 1, 291-296.
- Shikata, E., McNamara, A., Sprenger, A., Hamzei, F., Glauche, V. *et al.*, (2008). Localization of human intraparietal areas AIP, CIP, and LIP using surface orientation and saccadic eye movement tasks. *Human Brain Mapping*, 29, 411-421.
- Shikata, E., Hamzei, F., Glauche, V., Knab, R., Dettmers, C., Weiller, C., & Buchel, C. (2001). Surface orientation discrimination activates caudal and anterior intraparietal sulcus in humans: an event-related fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, 85, 1309-1314.
- Smania, N., Martini, M. C., Gambina, G. *et al.* (1998). The spatial distribution of visual attention in hemineglect and extinction patients. *Brain*, 121, 1759-1770.
- Smith, M. A., Kelly, R. C., & Lee, T. S. (2007). Dynamics of response to perceptual pop-out stimuli in macaque V1. *Journal of Neurophysiology*, 98, 3436-3449.
- Spence, C., & Parise, C. (2010). Prior-entry: a review. *Consciousness and Cognition*, 19, 364-379.
- Stasheff, S. F., & Barton, J. J. (2001). Deficits in cortical visual function. *Ophthalmology clinics of North America*, 14, 217-242.
- Stevens, K. A. (1983). Surface tilt (the direction of slant): a neglected psychophysical variable. *Perception and Psychophysics*, 33, 241-250.
- Stip, E. (2005). La schizophrénie. In: Botez, M. L. (Eds.). *Neuropsychologie clinique et neurologie de comportement*. Paris: Masson.
- Stip, E., & Lussier, I. (1996). The heterogeneity of memory dysfunction in schizophrenia. *Canadian Journal of Psychiatry*, 41, S14-S20.
- Stip, E., Caron, J., Renaud, S., Pampoulova, T., & Lecomte, Y. (2005). Exploring cognitive complaints in schizophrenia: the subjective scale to investigate cognition in schizophrenia. *Comprehensive Psychiatry*, 44, 331-340.
- Stoner, G. R., & Albright, T. D. (1992). Neural correlates of perceptual motion coherence. *Nature*, 358, 421-414.
- Sun, J., & Perona, P. (1998). Where is the Sun? *Nature Neuroscience*, 1, 183-184.
- Taatgen, N. A., Van Rijn, H., & Anderson, J. R. (2007). An integrated theory of prospective time interval estimation: The role of cognition, attention and learning. *Psychological Review*, 114, 577-598.

- Taira, M., Nose, I., Inoue, K., & Tsutsui, K. (2001). Cortical areas related to attention to 3D surface structures based on shading: an fMRI study. *NeuroImage, 14*, 959-966.
- Taira, M., Tsutsui, K. I., Jiang, M., Yara, K., & Sakata, H. (2000). Parietal neurons represent surface orientation from the gradient of binocular disparity. *Journal of Neurophysiology, 83*, 3140-3146.
- Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., & Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology, 66*, 170-189.
- Tartaglione, A., Bino, G., Manzino, M., Spadavecchia, L., & Favale, E. (1986). Simple reaction-time changes in patients with unilateral brain damage. *Neuropsychologia, 24*, 649-658.
- Thiebaut de Schotten, M., Urbanski, M., Duffau, H., *et al.* (2005). Direct evidence for a parietal-frontal pathway subserving spatial awareness in humans. *Science, 309*, 2226-2228.
- Todd, J., Michie, P. T., Budd, T. W., Rock, D., & Jablensky, A. V. (2000). Auditory sensory memory in schizophrenia: Inadequate trace formation? *Psychiatry Research, 96*, 99-115.
- Tootell, R. B., & Taylor, J. (1995). Anatomical evidence for the MT and additional cortical visual areas in humans. *Cerebral Cortex, 5*, 39-55.
- Tootell, R. B., Dale, A. M., Sereno, M. I., & Malach, R. (1996). New images from human visual cortex. *Trends in Cognitive Sciences, 19*, 481-489.
- Tracy, J. I., Faro, S. H., Mohamed, F. B., *et al.* (2000). Functional localization of a "time keeper" function separate from attentional resources and task strategy. *NeuroImage, 11*, 228-242.
- Treisman, M. (1963). Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the "internal clock". *Psychological Monographs, 77* (whole n° 576).
- Treue, S., & Andersen, R. (1996). Neural responses to velocity gradients in macaque cortical area MT. *Visual Neuroscience, 13*, 797-804.
- Tsao, D. Y., Vanduffel, W., Sasaki, Y., Fize, D., Knutsen, T. A., Mandeville, J. B., *et al.* (2003). Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans. *Neuron, 39*, 555-568.
- Tsutsui, K., Sakata, H., Naganuma, T., & Taira, M. (2002). Neural correlates for perception of 3D surface orientation from texture gradient. *Science, 298*, 409-412.
- Tsutsui, K. I., Jiang, M., Yara, K., Sakata, H., & Taira, M. (2001). Integration of perspective and disparity cues in surface-orientation-selective neurons of area CIP. *Journal of Neurophysiology, 86*, 2856-2867.
- Tsutsui, K. I., Jiang, M., Sakata, H., & Taira, M. (2003). Short-term memory and perceptual decision for three-dimensional visual features in the caudal intraparietal sulcus (area CIP). *Journal of Neuroscience, 23*, 5486-5495.
- Tsutsui, K. I., Taira, M., & Skata, H. (2005). Neural mechanisms of three-dimensional vision. *Neuroscience Research, 51*, 221-229.
- Turnbull, O. H., Driver, J., & McCarthy, R. A. (2004). 2D but not 3D: pictorial-depth deficits in a case of visual agnosia. *Cortex, 40*, 723-738.
- Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). 'What' and 'Where' in the Human Brain. *Current Opinion in Biology, 4*, 157-165.

- Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In: Ingle, D.J., Goodale, M. A., & Mansfield, R. J. W. (Eds.), *Analysis of Visual Behavior*. In MIT Press, Cambridge, pp. 549-586.
- Urbanski, M., Angeli, V., Boursillon, C., Cristinzio, C., et al. (2007). Unilateral spatial neglect: a dramatic but often neglected consequence of right hemisphere damage. *Revue Neurologique*, 163, 305-322.
- Vaina, L. M. (1989). Selective Impairment of Visual Interpretation Following Lesions of the Right Occipito-Parietal Area in Humans. *Biological Cybernetics*, 61, 347-359.
- Valentine, C. W. (1912-1913). The effect of astigmatism on the horizontal-vertical illusion, and a suggested theory on the illusion. *British Journal of Psychology*, 5, 8-35.
- Vallar, G. (1994). Left spatial hemineglect: An unmanageable explosion of dissociations? *Neuropsychological Rehabilitation*, 4, 209-212.
- Vallar, G. (2001). Extrapersonal visual unilateral spatial neglect and its neuroanatomy. *Neuroimage*, 14, S52-S58.
- Vallar, G. (2007). Spatial neglect, Balint-Homes' and Gerstmann's syndrome, and other spatial disorders. *CNS Spectrums*, 12, 527-536.
- Vallar, G., & Perani, D. (1986). The anatomy of unilateral neglect after right-hemisphere stroke lesions. A clinical/CT-scan correlation study in man. *Neuropsychologia*, 24, 609-622.
- Van Essen, D. C., & Zeki, S. (1978). The topographic organization of rhesus monkey prestriate cortex. *Journal of Neurophysiology (London)*, 277, 193-226.
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H., & Felleman, D. J. (1992). Information Processing in the Primate Visual System: An Integrated Systems Perspective. *Science*, 255, 419-423.
- Van Rijn, H., & Taatgen, N. A. (2008). Timing of multiple overlapping intervals: How many clocks do we have? *Acta Psychologica*, 129, 365-375.
- Vierordt, K. (1868). *Der Zeitsinn nach Versuchen* (The Time-Sense According to Experiments). Laupp, Tübingen, Germany.
- Volkman, A. W. (1836). *Neue Beiträge zur Physiologie des Gesichtssinnes*. Breitkopf, Leipzig.
- Von Collani, G. (1985). Retinal projection or size constancy as determinants of the horizontal vertical illusion. *Perceptual and Motor Skills*, 61, 547-557.
- Von der Heydt, R., Zhou, H., & Friedman, H. S. (2000). Representation of stereoscopic edges in monkey visual cortex. *Vision Research*, 40, 1955-1967.
- Von Helmholtz, H. (1910). *Handbuch der Physiologischen Optik*. Voss, Hamburg.
- Vuilleumier, P., & Rafal, R. D. (1999). Both means more than two: localizing and counting in patients with visuospatial neglect. *Nature Neuroscience*, 2, 783-784.
- Wallace, J. M., & Mamassian, P. (2003). The efficiency of speed discrimination for coherent and transparent motion. *Vision Research*, 43, 2795-2810.
- Warrington, E. K., & Taylor, A. M. (1978). Two categorical stages of object recognition. *Perception*, 7, 695-705.

- Watson, J. D. G., Myers, R., Frackowiak, R. S., Hajnal, J. V., Woods, R. P., *et al.* (1993). Area V5 of the Human Brain: Evidence from a Combined Study Using Positron Emission Tomography and Magnetic Resonance Imaging. *Cerebral Cortex*, 3, 79-94.
- Wearden, J. H. (1992). Temporal generalization in humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 18, 134-144.
- Wearden, J. H. (2003). Applying the scalar timing model to human time psychology: Progress and challenges. In H. Helfrich (Ed.), *Time and mind II* (pp. 21-39). Göttingen: Hogrefe & Huber.
- Wearden, J. H., Edwards, H., Fakhrai, M., & Percival, A. (1998). Why "sounds are judged longer than lights": Application of a model of the internal clock in humans. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 51B, 97-120.
- Welchman, A. E., Deubelius, A., Conrad, V., Bühlhoff, H. H., & Kourtzi, Z. (2005). 3D shape perception from combined depth cues in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 8, 820-827.
- Westheimer, G. (2009). The third dimension in the primary visual cortex. *The Journal of Physiology*, 587, 2807-2816.
- Wheatstone, C. (1838). Contributions to the physiology of vision – part the first. On some remarkable and hitherto unobserved phenomena of binocular vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 128, 371-394.
- Williams, P. A., & Enns, J. T. (1996). Pictorial depth and framing have independent effects on the horizontal-vertical illusion. *Perception*, 25, 921-926.
- Wolfe, U., Maloney, L. T., & Tam, M. (2005). Distortions of perceived length in the frontoparallel plane: Tests of perspective theories. *Perception & Psychophysics*, 67, 967-979.
- Xiao, D. K., Marcar, V. L., Raiguel, S. E., & Orban, G. A. (1997). Selectivity of Macaque MT/V5 Neurons for Surface Orientation in Depth Specified by Motion. *European Journal of Neuroscience*, 9, 956-964.
- Young, M. P. (1992). Objective analysis of the topological organization of the primate cortical visual system. *Nature*, 358, 152-5.
- Zakay, S., & Block, R. A. (2004). Prospective and retrospective duration judgments: An executive-control perspective. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 64, 319-328.
- Zeiler, M. D. (1998). On sundials, springs, and atoms. *Behavioural Processes*, 44, 89-99.
- Zeiler, M. D. (1999). Time without clocks. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 71, 288-291.
- Zeki, S. M. (1990). La construction des images par le cerveau. *La Recherche*, 21, 712-721.
- Zeki, S. M. (2003). Improbable areas in the visual brain. *Trends in Neurosciences*, 26, 23-26.
- Zeki, S., & Ffytche, D. H. (1998). The Riddoch syndrome: insights into the neurobiology of conscious vision. *Brain*, 121, 25-45.
- Zihl, J., Von Cramon, D., Mai, N., & Schmid, C. (1991). Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage further evidence and follow up observations. *Brain*, 114, 2235-2252.

Perception de la 3D et estimation du temps chez les patients cérébro-lésés

Les études physiologiques et neuropsychologiques chez l'homme ont permis de rendre compte, en partie, du rôle essentiel que joue le carrefour anatomique temporo-pariétal et notamment le lobe pariétal, dans la cognition. Celui-ci est en effet connu pour être impliqué aussi bien dans des tâches d'analyse visuo-perceptive que dans le jugement d'événements temporels. Néanmoins, du fait de la complexité des mécanismes traités par ces structures anatomiques, leur rôle exact reste encore mystérieux. Le but de cette thèse est d'allier à la méthodologie psychophysique les données issues de patients cérébro-lésés lors de tâches de perception 3D d'une part et, d'autre part, d'estimation temporelle. La première partie de cette thèse vise à faire un état des lieux des connaissances actuelles sur le rôle du cortex pariétal dans la perception de la profondeur et du temps, et les liens entre ces deux dimensions et la neuropsychologie de patients cérébro-lésés. La deuxième partie – expérimentale – de la thèse a comme objectif d'apporter des éléments quantitatifs nouveaux à cet état des lieux. Les trois premiers travaux sont réalisés chez des patients cérébro-lésés pariétaux (avec ou sans négligence spatiale) et visent à étudier la manière dont ils perçoivent certains indices monoculaires, l'ombre dans un premier temps, la perspective linéaire dans un deuxième temps. La dernière étude a pour cadre la problématique de la perception temporelle chez le même type de patients, mais aussi chez des patients schizophrènes, chez qui l'on retrouve fréquemment un trouble de l'estimation des durées. Les résultats de ces études, lésionnelles et psychophysiques, confirment le rôle prépondérant du cortex pariétal dans l'intégration des indices de profondeur et ce pour différents niveaux de traitements – basiques, dans le cadre de la perspective linéaire et plus complexes, avec l'abstraction de la position de la source lumineuse dans le cas de l'ombre. Par ailleurs, notre dernière étude nous permet de rendre compte de l'implication de cette région cérébrale au cours d'une tâche de jugement temporel. Les patients pariétaux droits présentent un trouble spécifique lié au déroulement temporel d'une tâche. Enfin, nous présentons de nouveaux arguments en faveur d'un trouble du désengagement de l'attention (du côté ipsi vers le côté controlésionnel) chez les patients négligents, à la fois pour des tâches spatiales et temporelles. La double approche méthodologique utilisée dans les études présentées dans cette thèse renforce, et apporte de nouveaux éléments, concernant les connaissances sur le rôle du cortex pariétal dans la perception de la profondeur, de manière spécifique pour certains indices, et dans l'estimation des durées.

Mots clés : perception visuelle ; perception de la profondeur ; estimation temporelle ; négligence spatiale unilatérale ; schizophrénie

3D perception and time estimation in brain damaged patients

Physiological and neuropsychological studies in humans have helped to account, in part, for the essential role played by the temporo-parietal junction, including the parietal lobe, in cognition. It is indeed known to be involved in visual-analysis tasks and in the analysis of temporal events. However, because of the complexity of mechanisms addressed by these anatomical structures, their exact role remains mysterious. The aim of this thesis is to combine the psychophysical methodology to the data from brain damaged patients in 3D perception tasks on the one hand and, in temporal estimation on the other hand. The first part of this thesis aims to make an inventory of current knowledge on the role of the parietal cortex in the perception of depth and time, and the links between these two dimensions and the neuropsychology of brain damaged patients. The second part – experimental – of this thesis is intended to provide new quantitative results to this review. The first three studies are performed on patients with parietal brain damage (with or without spatial neglect) and aim to explore how they perceive some monocular depth cues, such as the shadow in a first study and linear perspective in two others studies. The final study is part of the problem of time perception with the same type of patients but also with schizophrenic patients, who often present a disorder of temporal estimation. The results of these lesional and psychophysical studies confirm the predominant role of the parietal cortex in the integration of depth cues, and for different levels of treatment – basic, for the linear perspective, and more complex with the abstraction of the light source position in the case of the shadow. Moreover, our last study allows us to account for the involvement of this brain region during a temporal task. Right parietal brain damaged patients present a specific disorder associated with the estimation of time duration. Finally, we present arguments in favor of a trouble for disengaging attention from the ipsilesional side in neglect patients for spatial and temporal tasks. This dual methodological approach used in the studies presented in this thesis strengthens, and provides new evidence, for understanding the role of the parietal cortex in depth perception, specifically for certain clues, and for the estimated duration of two events.

Key words: visual perception; depth perception; time estimation; spatial neglect; schizophrenia.